Tesis Doctoral 2009

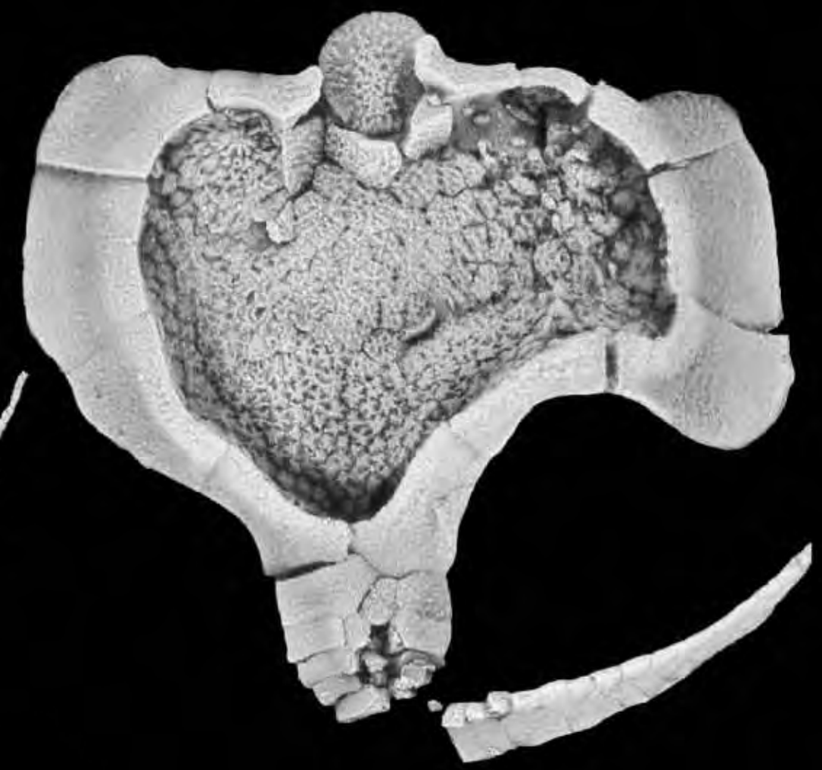
SAMUEL A. ZAMORA IRANZO

EQUINODERMOS DEL CÁMBRICO MEDIO DE LAS CADENAS IBÉRICAS Y DE LA ZONA CANTÁBRICA (NORTE DE ESPAÑA)

TESIS DOCTORAL

EQUINODERMOS DEL CÁMBRICO MEDIO DE LAS CADENAS IBÉRICAS Y DE LA ZONA CANTÁBRICA (NORTE DE ESPAÑA)

Samuel Andrés ZAMORA IRANZO



Facultad de Ciencias
Universidad de Zaragoza
Mayo 2009

TAXONOMIC DISCLAIMER

This publication is not deemed to be valid for taxonomic purposes.

(See article 8b of the International Code of Zoological Nomenclature, 3rd edition, 1985, eds. W.D. Ride *et al*.)

Tesis doctoral:

Equinodermos del Cámbrico medio de las Cadenas Ibéricas y de la Zona Cantábrica (Norte de España)

Autor:

Samuel Andrés ZAMORA IRANZO

Directores de la Tesis:

Prof. Dr. Eladio LIÑÁN GUIJARRO
Dr. Rodolfo GOZALO GUTIÉRREZ

Área y Museo de Paleontología
Departamento de Ciencias de la Tierra
Facultad de Ciencias
Universidad de Zaragoza

Mayo 2009

La presente Tesis Doctoral fue enviada a imprenta el 19 de Mayo de 2009.

Su defensa fue el 7 de Julio de 2009, en el edificio de Ciencias Geológicas del campus de San Francisco de la Universidad de Zaragoza.

Composición del tribunal de tesis:

Presidente: Prof. Dr. Jenaro Luis García Alcalde
(Universidad de Oviedo)

Secretario: Dr. Enrique Villas Pedruelo
(Universidad de Zaragoza)

Vocal n.º 1: Prof. Dr. Luis Carlos Sánchez de Posada
(Universidad de Oviedo)

Vocal n.º 2: Dr. Antonio Perejón Rincón
(CSIC-Universidad Complutense de Madrid)

Vocal n.º 3: Dr. Andrew B. Smith
(Natural History Museum, London)

Suplente n.º 1: Dra. Mª Eugenia Díes Álvarez
(Universidad de Zaragoza)

Suplente n.º 2: Dra. Mónica Martí Mus
(Universidad de Extremadura)

A mis padres, José Andrés e Isabel
A mi hermano Andrés

A Diana

The animals of the Burgess Shale are holy objects (in the unconventional sense that this word conveys in some cultures). We do not place them on pedestals and worship from afar. We climb mountains and dynamite hillsides to find them. We quarry them, split them, carve them, draw them, and dissect them, struggling to wrest their secrets. We vilify and curse them for their damnable intransigence. They are grubby little creatures of a sea floor 530 million years old, but we greet them with awe because they are the Old Ones, and they are trying to tell us something.

Wonderful Life
Stephen Jay Gould

En España, más que escasez de medios hay miseria de voluntad. El entusiasmo y la perseverancia hacen milagros. Lo excepcional es que, en lujosos y bien provistos laboratorios sostenidos por el Estado, un novel investigador logre estrenarse con memorable hazaña científica. Desde el punto de vista del éxito, lo costoso, lo que pide tiempo, brío y paciencia, no son los instrumentos, sino, desarrollar y madurar una aptitud. A lo más, la mezquindad económica nos condenará a limitar nuestras iniciativas, a achicar el marco de la indagación. Pero, ¿no es esto una ventaja?

Reglas y consejos sobre investigación científica:
Los tónicos de la voluntad
Santiago Ramón y Cajal

Una de las principales enfermedades del hombre es la pereza,
nunca dejes que pueda contigo.

Un buen amigo

ÍNDICE

Agradecimientos

Resumen 1

Abstract 2

1. INTRODUCCIÓN 3

1.1. Objetivos y planteamiento general 6
1.2. Situación geográfica y geológica 10
1.2.1. Cadenas Ibéricas 11
1.2.2. Zona Cantábrica 12
1.3. Antecedentes de equinodermos 12
1.4. Metodología 16
1.4.1. Trabajo de campo 16
1.4.2. Trabajo de laboratorio 17
1.4.3. Trabajo de gabinete 17

2. ESTRATIGRAFÍA 25

2. 1. Introducción 25
2.1.1. Cadenas Ibéricas 25
2.1.2. Zona Cantábrica 28
2. 2. Localidades y secciones estudiadas 29
2.2.1. Rambla de Valdemiedes 1 30
2.2.2. Jarque 1 33
2.2.3. Purujosa 36
2.2.4. Otras localidades de las Cadenas Ibéricas 39
2.2.5. Soto de Caso 1 42
2.2.6. Primajas 1 43
2.2.7. Barrios de Luna 44

3. BIOSTRATIGRAFÍA 47

3.1. Introducción 47
3.2. Resultados 48
3.3. Discusión de las propuestas anteriores 52
3.4. Comparación con otras regiones gondwánicas 52

4. PALEONTOLOGÍA SISTEMÁTICA **57**

4.1. Introducción **57**
4.2. Taxonomía descriptiva **63**
4.2.1. Cincta **63**
4.2.2. Eocrinoidea **84**
4.2.3. Edrioasteroidea **94**
4.2.2. Stylophora **95**
4.2.3. Ctenocystoidea **96**

5. PALEOBIOLOGÍA **99**

5. 1. Introducción **99**
5. 2. Interpretación de las aberturas de la teca **100**
5. 3. Interpretación de la anatomía interna **104**
5. 4. Evidencias morfológicas externas **106**

6. FILOGENIA **109**

6. 1. Relaciones internas de la Clase Cincta **109**
6. 2. Relación de los cincta con otros grupos de equinodermos **112**

7. ARTÍCULOS PRESENTADOS **119**

7.1. A Middle Cambrian edrioasteroid from the Murero biota (NE Spain) with Australian affinities. **121**

7.2. Nuevo carpoideo de la Clase Cincta Jaeckel, 1918 del norte de España: Inferencias sobre la morfología funcional del opérculo. **133**

7.3. A new Middle Cambrian cinctan (stem group echinoderm) from Spain convergent on stylophorans: palaeobiological implications. **149**

7.4. Pelmatozoan echinoderms from the Cambrian-Ordovician transition of the Iberian Chains, NE Spain: an early diversification of anchoring strategies. **169**

7.5. Nuevos datos sobre el género *Sucocystis* (Cincta, .Echinodermata) en el Cámbrico medio de España: Implicaciones biostratigráficas y filogenéticas**.** **189**

7.6. The oldest cinctan (stem-group Echinodermata) and the evolution of the water vascular system**.** **207**

7.7. Rooting phylogenies of problematic fossil taxa; a case study using cinctans (stem-group echinoderms). **223**

7.8. Middle Cambrian gogiids (Eocrinoidea, Echinodermata) from the Murero Formation (Northeast Spain): Taxonomy, palaeoecology and palaeogeographic implications. **251**

7. 9. The oldest stylophoran echinoderm: a new *Ceratocystis* from the Middle Cambrian of Germany **269**

8. CONCLUSIONES **283**

9. BIBLIOGRAFÍA **287**

AGRADECIMIENTOS

Sin duda alguna este es el capítulo que más me gusta y menos me cuesta escribir de toda la Tesis Doctoral. Recordar a todos aquellos con los que he compartido momentos durante esta etapa es muy gratificante.

No sería muy honesto si no comenzara la historia desde el principio, y no me refiero al inicio de mi tesis, porque afortunadamente en mi caso todo comenzó mucho antes. Al fin y al cabo mi formación, y la capacidad de poder haber realizado esta tesis se la debo, en parte, a algunas personas que estuvieron junto a mí durante mis primeras andaduras paleontológicas. Ya en los años 80, y por los cretácicos de la Sierra de Martes en el interior de Valencia, mi familia, en especial mi madre, me acompañaba a descubrir mis primeros fósiles. Desde entonces, en mi vida, los fósiles han sido una pasión y han jugado un papel muy importante. A mi familia debo agradecer en primer término, el poder estar hoy aquí, ya que desde siempre me han apoyado. A principios de los 90 ingresé en el Grupo Valenciano de Geología; con sus miembros, cada fin de semana recorríamos distintos lugares en busca de fósiles. De aquella etapa recuerdo con gran cariño a mis amigos Javier y Fernando, y siempre me emociona pensar en ellos. Llegué a Zaragoza en el año 97 y tras ingresar en la Asociación Paleontológica Aragonesa (APA), Eladio Liñán, uno de mis directores y mi mentor desde el principio, siempre me apoyó. De toda esta etapa en la APA hay tres nombres que merecen una mención muy especial, Fernando, Arturo y por supuesto Diego.

Ahora si que estoy en disposición (y tras estos breves párrafos) de empezar a agradecer a la gente que están junto a mí desde el comienzo de esta Tesis Doctoral y que han sido una parte importante de ella. En primer lugar quiero expresar mi agradecimiento a mis directores de tesis, Eladio Liñán y Rodolfo Gozalo. En el año 1998 recuerdo que con mucha ilusión me iba a la excavación paleontológica de Las Hoyas y que Eladio me preparó en una pequeña caja, un regalo para Pepelu. Recuerdo como Eladio me dijo “dale estos fósiles a Pepelu de mi parte, porque está muy interesado en ellos. Existe un investigador británico que asegura que los carpoideos fueron los ancestros de los cordados”. No puede evitar mirar en la caja y ver que en ella había dos carpoideos del grupo de los cincta. Este fue mi primer contacto con estos fósiles. En aquel momento no sabía que una parte de mi vida la iba a dedicar cautivado por esos extraños fósiles. Desde aquel año, los que ahora son mis directores me acogieron en cada excavación que realizaron y me enseñaron todo lo que sabían sobre el Cámbrico. El año 2003 fue muy importante porque fue el año en el

que Eladio me invitó a hacer una tesina sobre el yacimiento de Purujosa, que siendo estudiante encontré junto a Fernando y Arturo. Rodolfo Gozalo, mi otro director de tesis, ha realizado un trabajo titánico de revisión de este manuscrito. Su total disposición a ayudar, ha conseguido que este proyecto llegue a buen puerto.

Durante estos cuatro años he tenido el privilegio y el placer de compartir tiempo, conocimiento y muy buenos momentos con algunos investigadores a los que quiero agradecer su apoyo, tiempo y enseñanzas (muchas de ellas no están escritas en los libros y sólo los grandes maestros pueden contártelas). Entre ellos se encuentra Dick Jefferies (Natural History Museum, Londres), un ejemplo de pasión puesta al servicio de la ciencia. Siempre he recibido ánimos de él y me insistió para que trabajara con Imran. Recuerdo sus palabras "los dos sois jóvenes y entre vosotros seguro que os entenderéis mejor que conmigo". Andrew Smith (Natural History Museum, Londres) ha sabido amueblar mi cabeza para pensar y transmitir en términos científicos, y a escribir sólo aquello que merece la pena ser escrito. Me apoyó desde el principio, hemos trabajado juntos y me ha aconsejado siempre de la mejor manera. Con Imran Rahman (Imperial College, Londres), he compartido muy buenos momentos, no sólo en el plano científico, sino también en el personal y lo puedo considerar un buen amigo. A Colin Sumrall (Tennessee University) y a su familia (Linda y Douglas) quiero agradecerles el hacerme sentir como en casa durante los días que pasé en los Estados Unidos. Colin, además supo transmitirme conocimiento sobre los edrioasteroideos del Paleozoico. Con Bertrand Lefebvre (Universidad de Lyon, Francia) he compartido innumerables discusiones, pero siempre se ha comportado como un verdadero caballero. Cuando Bertrand te explica los estilóforos, llegan a parecer fósiles fáciles de estudiar. Este trabajo ha sido mejorado gracias a las discusiones e información inédita proporcionada por algunos investigadores a los que también quiero expresar mi agradecimiento, Sèbastien Clausen, Jim Sprinkle, Ron Parsley, Brian Willbur, Elise Nardin, Raimund Haude, Gerd Geyer, Peter Jell, Patricio Domínguez, Monica Martí-Mus y Mª Dolores Gil-Cid.

Durante mis trabajos publicados he recibido numerosas críticas, en su mayoría constructivas y algunas frases que me han animado a seguir trabajando. Una parte de estos agradecimientos va dedicada a todos los revisores de mis manuscritos.

Algunos conservadores de museos me han enviado ejemplares y moldes de látex que han sido muy importantes para llevar a cabo este trabajo. Entre ellos está, David Holloway (Museo de Victoria, Australia) y Marcus Bertling (Universidad de Münster, Alemania). El Dr. Miguel Arbizu me cedió unos ejemplares de cincta de León para que los estudiara.

Mi primer trabajo fue sobre erizos del Cretácico. Nunca olvidaré las enseñanzas y consejos que mis compañeros J. A. Gámez y Eduardo Mayoral supieron inculcarme. Sin duda alguna, todo ello marcó mi posterior trabajo.

Quiero dedicar unas líneas a Javier Álvaro y Daniel Vizcaïno con quienes he compartido muy buenos momentos. Con el primero tomo café cada día y nos lo pasamos francamente bien. Además de ello, tiene mucho que ver en algunas ideas que están plasmadas en este manuscrito. Con su ayuda, las formaciones del Languedociense han dejado de ser un misterio para mí. Daniel siente verdadera pasión y devoción por los trilobites y equinodermos del Cámbrico, y siempre que viene a verme le enseño algunos secretos que guardo entre mis cajones.

Podría escribir un capítulo entero sobre buenas anécdotas en el campo, como el descubrimiento de nuevos yacimientos, el primer edrioasteroideo completo, de cómo el holotipo de *Gogia parsleyi* estuvo perdido y sumergido en un arroyo un año, hasta que fue rescatado; de cómo hicieron falta más de 30 días muestreando en el mismo nivel y un año de espera para que el segundo ejemplar de *Eocystites* completo apareciera...la lista de anécdotas es interminable. Esta tesis muestra sólo una pequeña parte de todos estos hallazgos. La lista de personas que me han acompañado en mi trabajo de campo es muy larga pero cada una de ellas tuvo un protagonismo especial para mí y es insustituible. Tengo que destacar el trabajo y la ayuda de Fernando Gracia Sevilla, quién me ha acompañado en innumerables ocasiones a la búsqueda de niveles con "agujeritos" en las rocas cámbricas. Su pasión se contagia y juntos hemos descubierto muchos yacimientos nuevos con equinodermos. Jorge Esteve se ha unido en estos últimos meses y de vez en cuando tiene golpes de martillo brillantes, que parten las lutitas dejando ver ejemplares que han conseguido quitarme el sueño. Es de las pocas personas que tiene la suficiente ilusión como para seguirme en mis locuras. Nuestros madrugones (4 de la mañana) para estar al salir el sol en Zafra o en Los Barrios de Luna ya son un clásico. Puntualmente, he gozado de la compañía de buenos amigos con los que he pasado buenos momentos. Entre ellos tengo que destacar a Ignacio Martínez (lo siento porque *Inacystis* tendrá que esperar), Peter Carls me enseñó los rincones más escondidos del Paleozoico de Badules, Esperanza y Rodrigo demostraron su valía en el Cámbrico de Los Barrios de Luna. Diego García Bellido fue el único que se atrevió a acompañarme y estar picando bajo la lluvia en Murero durante la desastrosa excavación del 2006.

Una parte muy especial de estos agradecimientos se la dedico a Diana. Sin ella a mi lado y sin su apoyo constante, este trabajo no se hubiera llevado a cabo, al menos en su formato actual. Desde que me acompaña al campo, una vez incluso con muletas, encuentra más fósiles que yo. Siempre ha comprendido mis infidelidades con los carpoideos y no le ha importado pasar, algunas vacaciones, muestreando en la Cantábrica. Es imposible expresar todo el agradecimiento que tengo hacia ella después de cuatro años. Sin duda alguna, no puede evitar sentirse en parte responsable de que esta tesis haya salido adelante.

Mis compañeros de despacho me han hecho el trabajo más ameno en muchos momentos. El flujo de gente por el 9 ha sido intenso y espero no olvidarme a nadie: Sara, Penélope, María, Marian, Dani, Miguel, Luismi, Ome, Luca, Jorge C., Irene, Mª Eugenia, Uxue, Raquel, Silvia,

Gasca y J.Luis. Los buenos consejos de mi amiga Ainara Badiola me estimularon para tratar de mostrar lo mejor de mí mientras escribía esta memoria. No me olvido de los cafés en la máquina con Juan Rofes quien ha sido un apoyo continuo y de la tremenda nevada en Londres con Jaime Reyes, que nos retrasó la vuelta y nos hizo ampliar nuestra estancia varios días.

Algunos colegas de profesión y buenos amigos siempre me han dedicado su tiempo y sus mejores consejos. Entre ellos tengo que nombrar a Manolo Salesa y a Patxi Ortega.

Gran parte de los gráficos y las fotografías de esta tesis se las debo a Isabel Pérez, una verdadera "maga" del ordenador y con quien también he compartido buenos momentos.

Mi amigo Cristian me ayudó a traducir parte de la monografía de Friedrich que está escrita en Alemán.

A todos los miembros de Área de Paleontología (Dto. Ciencias de la Tierra) con los que he compartido todo este tiempo.

El apoyo económico de diversas instituciones ha sido indispensable para poder realizar este trabajo. En primer lugar quiero agradecer a la Dirección General de Aragón, por la beca que me concedieron en Mayo del año 2005. El Programa Europa de la CAI me ha permitido la visita a diversas instituciones con el fin de revisar colecciones.

A Pili, Dani y a José, mi familia en Zaragoza.

No por ser los últimos son los menos importantes. A mis amig@s tengo que agradecer el haber estado ahí, para permitirme pasar buenos momentos y evadir la mente del trabajo. A Kike, Mikel, Leyre, María, Beatriz, Joaquín y Eduardo Espílez y por supuesto a mis compañeros del Inter San José.

Resumen

Se estudian los equinodermos del Cámbrico medio procedentes de las Cadenas Ibéricas y de la Zona Cantábrica. El muestreo de once localidades ha permitido reconocer cincuenta niveles fosilíferos con equinodermos; en ellos se han recuperado más de 1800 ejemplares suficientemente bien conservados para poder ser estudiados en detalle. Estos niveles se concentran en la Formación Oville en la Zona Cantábrica y en las formaciones Mansilla, Murero, Borobia y Torcas en las Cadenas Ibéricas. El lapso temporal analizado en este trabajo va desde el Leoniense superior hasta el Languedociense superior, esto es, parte alta del Piso 5 y el Piso Drumiense (Serie 3 del Cámbrico) según las nuevas propuestas de la ISCS.

En total se han reconocido especímenes de cinco clases de equinodermos: Cincta, Eocrinoidea, Edrioasteroidea, Stylophora y Ctenocystoidea. Se han identificado un total de treinta y tres taxones muchos de los cuales son nuevos y otros se citan por primera vez en nuestro país.

Los taxones reconocidos son: Cincta: *Protocinctus mansillaensis* n. g. n. sp., *Sotocinctus ubaghsi*, *Asturicystis jaeckeli*, *Asturicystis* sp., *Gyrocystis mureroensis* n. sp., *G. platessa*, *G. testudiformis*, *G. badulesiensis*, *G. erecta*, *Gyrocystis* sp. L, *Gyrocystis* n. sp. A, *Elliptocinctus barrandei*, *Sucocystis theroensis*, *Sucocystis* sp. M, *Lignanicystis barriosensis*, *Undatacinctus melendezi*; Eocrinoidea: *Gogia parsleyi* n. sp., *Gogia gondi*, *Gogia* sp. A, *Gogia* sp. B, *Tabladocrinus moncayensis* n. g. n. sp., *Tabladocrinus* sp., *Ubaghsicystis segurae* y *Eocystites* sp.; Edrioasteroidea: *Cambraster* cf. *tastudorum*, *C. cannati* y dos especies en nomenclatura abierta; Stylophora: *Ceratocystis* sp. A, *Ceratocystis* sp. B y un Cornuta indet. Ctenocystoidea: Ctenocystoidea indet. A y Ctenocystoidea indet. B.

Durante este trabajo ha sido posible situar estratigráficamente todos los hallazgos y se especifica la posición bioestratigráfica de todos estos taxones, de acuerdo con las zonaciones establecidas con trilobites. Estas distribuciones se comparan con los datos bioestratigráficos sobre los equinodermos procedentes de otras regiones mediterráneas, como la Montaña Negra (Francia), Marruecos, Cerdeña (Italia) y República Checa.

La excelente conservación de algunos de los ejemplares de cincta han permitido estudiar algunos aspectos de su paleobiología con bastante detalle. Así, en su esqueleto se reconocen hasta cuatro tipos de aberturas que se interpretan como boca, ano, abertura atrial y poros suturales, la interpretación de estos útlimos es la más problemática. Respecto a su modo de vida los cincta debían vivir apoyando su cara inferior en el sutrato y utilizando su apéndice posterior como elemento estabilizador. Por otro lado, dependiendo del tipo de sustrato y la energía del medio, aparecieron distintas especies con morfologías que variaban en la presencia y desarrollo de túmulos ventrales. Estas estructuras jugaron un papel fundamental, en la estabilización del animal y su alimentación.

Se realiza por primera vez un análisis cladístico de la clase cincta basado en 21 taxones y 57 caracteres para inspeccionar las relaciones filogenéticas entre ellos. A partir de este análisis se presenta una clasificación para los cincta y se crea un nuevo género *Undatacinctus* que incluye especies del antiguo género *Sucocystis*.

Por último, se explora la relación filogenética de los cincta con otros grupos de deuteróstomos. Se rechaza la afinidad de los cincta con los hemicordados y con los blastozoos concluyendo que se trata de un grupo basal de equinodermos. Los cincta son críticos para entender la historia evolutiva del *stem-group* de los equinodermos ya que ilustran la transición de un sistema vascular acuífero par (primitivo) hacia uno construido sólo por el hidrocele izquierdo (derivado). La primera condición se observa también en otro grupo basal de equinodermos, los ctenocystoideos, y fue seguramente la condición ancestral de equinodermos y hemicordados.

Abstract

Fossil echinoderms from the middle Cambrian of the Iberian Chains and the Cantabrian Zone (North Spain) are herein reported. The sampling covers 11 different localities, with 50 fossiliferous levels recognized; 1800 specimens, in a reasonably good state of preservation, have been collected. The studied levels are located in the Oville Formation (Cantabrian Zone) and the Mansilla, Murero, Borobia and Torcas formations (Iberian Chains). The temporal range of these units is upper Leonian to upper Languedocian in the Mediterranean chronostratigraphic scale, which correlates with stage 5 and the Drumian Stage (Cambrian series 3) in the new ISCS classification of the Cambrian System.

A total of five different echinoderm classes are recognized: Cincta, Eocrinoidea, Edrioasteroidea, Stylophora and Ctenocystoidea. This includes 33 different taxa, many of which are new or are first recorded in the middle Cambrian of Spain.

The recognized taxa are as follows. Cincta: *Protocinctus mansillaensis* n. g. n. sp., *Sotocinctus ubaghsi*, *Asturicystis jaeckeli*, *Asturicystis* sp., *Gyrocystis mureroensis* n. sp., *G. platessa*, *G. testudiformis*, *G. badulesiensis*, *G. erecta*, *Gyrocystis* sp. L, *Gyrocystis* n. sp. A, *Elliptocinctus barrandei*, *Sucocystis theroensis*, *Sucocystis* sp. M, *Lignanicystis barriosensis*, *Undatacinctus melendezi*; Eocrinoidea: *Gogia parsleyi* n. sp., *Gogia gondi*, *Gogia* sp. A, *Gogia* sp. B, *Tabladocrinus moncayensis* n. g. n. sp., *Tabladocrinus* sp., *Ubaghsicystis segurae* and *Eocystites* sp.; Edrioasteroidea: *Cambraster* cf. *tastudorum*, *C. cannati* and two species in open nomenclature; Stylophora: *Ceratocystis* sp. A, *Ceratocystis* sp. B and one indeterminate cornute; Ctenocystoidea: Ctenocystoidea indet. A and Ctenocystoidea indet. B.

All species are stratigraphically well-constrained which, together with trilobite biozonation, allows their biostratigraphic position to be established. These data are compared with those from other Cambrian areas including Montagne Noire (France), Morocco, Sardinia (Italy) and Bohemia (Czech Republic).

Some exceptionally preserved specimens of cinctans are studied in detail for palaeobiological purposes. Cinctans rested with their lower face on the sea floor in life, and the posterior appendage (stele) was used to stabilize the animal. There are four openings through the body wall: mouth, anus, atrium and sutural pores of problematic function. Some species developed ventral swellings and bridge structures in the cinctus; these characters were probably adaptations to life in higher water flow regimes.

A rigorous cladistic analysis of the class Cincta is undertaken for the first time. This includes 21 taxa and 57 morphological characters. A new classification of cinctans is proposed based on the results of this analysis. The genus *Sucocystis* is deemed to be paraphyletic, and *Undatacinctus* n. g. is therefore erected to include three species (*U. melendezi*, *U. undata* and *U. quadricornuta*).

Finally, the phylogenetic position of cinctans relative to other deuterostomes is discussed. Hemichordate and blastozoan affinities are rejected and it is concluded that cinctans are best considered as basal stem-group echinoderms. Cinctans are critical to understanding the evolutionary history of the echinoderm stem-group because they illustrate the transition from a paired water vascular system (basal) to one constructed from the left hydrocoel only (derived). The former condition is also observed in another group of stem-group echinoderms, the Ctenocystoidea, and was the situation in the latest common ancestor of echinoderms and hemichordates.

CAPÍTULO 1: INTRODUCCIÓN

Los equinodermos forman parte de los deuteróstomos. Este grupo se compone de cuatro clados principales, de acuerdo con los estudios sobre biología molecular y los datos morfológicos (Zeng y Swalla, 2005). El primero lo forman los cordados (cefalocordados + (tunicados + vertebrados)), el segundo está compuesto por los hemicordados, el tercero por los equinodermos y el cuarto por los xenoturbélidos (Fig. 1.1). Los equinodermos y los hemicordados presentan muchos rasgos genéticos y embriológicos comunes por lo que han sido incluidos dentro de un mismo grupo llamado Ambulacraria. *Xenoturbella* se ha propuesto como grupo hermano de los ambulacraria formando así el clado Xenambulacraria, para el cual sólo se han tenido en cuenta los estudios moleculares (Bourlat *et al*., 2006). La mayor aportación de la biología molecular a los estudios paleontológicos es que posibilita la predicción de caracteres para distintos nodos de los estudios filogenéticos (Cameron *et al*., 2000; Cameron, 2002; Ruppert, 2005; Zeng y Swalla, 2005), por otro lado, el estudios de los fósiles es la única manera de poder testar las propuestas de los biólogos moleculares. Dentro de este contexto, el estudio morfológico detallado de los equinodermos cámbricos está aportando información muy relevante al grupo troncal de los Ambulacraria y al de Echinodermata (Smith, 2008; Swalla y Smith, 2008; Rahman y Zamora, en prensa: capítulo 7.6).

La principal característica de los equinodermos es la presencia de un esqueleto de origen mesodérmico compuesto de cientos a miles de placas de calcita, comúnmente llamadas osículos. Su microestructura permite apreciar que estas placas son muy porosas y están formadas por un enrejado de fibras de calcita entrelazadas entre sí, configurando una estructura llamada estereoma. El sistema vascular acuífero y la simetría radial son otras dos características que se asocian a los equinodermos. Sin embargo, muchas características típicas de los equinodermos actuales no están presentes en algunos grupos del Cámbrico lo que ha ocasionado controversias importantes. Muchos de ellos carecen de simetría radial (carpoideos) y algunos carecen de sistema vascular acuífero (estilóforos). Solamente la presencia de placas de calcita estereómica permite asignar sin dudas estos grupos al Filo Echinodermata.

Los equinodermos son organismos minoritarios en las faunas del Cámbrico; periodo en que se produce su aparición en el registro fósil, concretamente en el Cámbrico

inferior. Estos organismos se diversificaron con bastante rapidez, y ya en el Cámbrico medio presentan una diversidad importante aunque sin llegar a la que alcanzarán durante la gran diversificación del Ordovícico. En un lapso de unos 45 millones de años que supone el Cámbrico inferior y medio, aparecieron nueve clases de equinodermos sin que por el momento se conozca su posible ancestro (Sprinkle, 1992). Estas nuevas clases presentan morfología que responden a planes corporales muy diferenciados y adaptaciones a modos de vida también muy variados. Lo que, por otro lado, les otorga un papel fundamental en la reconstrucción de las comunidades bentónicas de este periodo. Generalmente, sus poblaciones están compuestas de numerosos individuos pero con baja diversidad taxonómica. En muy raras ocasiones aparece más de un taxón de equinodermos por clase en un nivel, y cuando lo hacen sus planes corporales son muy diferentes.

Entre los grupos de equinodermos que tienen su origen en el Cámbrico inferior y medio se encuentran los enigmáticos carpoideos (Soluta, Stylophora, Cincta y Ctenocystoidea), blastozoos (Eocrinoidea), helicoplacoideos y edrioasteroideos (Fig. 1.2). Existen aproximadamente 95 especies y 62 géneros de equinodermos formalmente descritos en el Cámbrico de todo el mundo, muchos de los cuales están mal conocidos y/o descritos con muy pocos ejemplares.

La historia del estudio sobre los equinodermos cámbricos en nuestro país se remonta a uno de los trabajos pioneros sobre este periodo, que fue realizado por Prado *et al*.

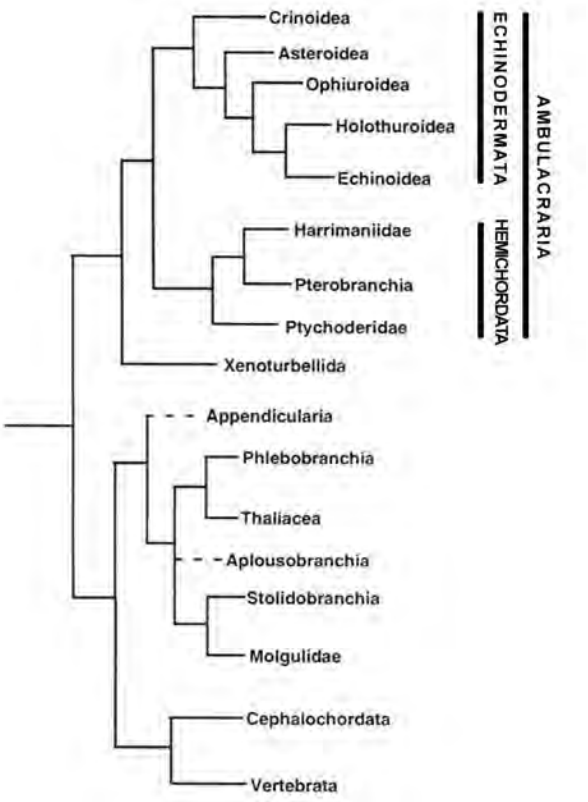


Figura 1.1. Cladograma obtenido a partir de datos moleculares y morfológicos, donde se muestran los principales grupos de deuteróstomos. Tomado de Zeng y Swalla, 2005.

(1860), quienes describieron un carpoideo del grupo de los cincta procedente del Cámbrico medio del Norte de España. Se tiene que esperar más de un siglo para que se dediquen trabajos específicos a este grupo; en estos trabajos se han descrito y/o referido taxones pertenecientes a tres clases de equinodermos: cincta, eocrinoidea y estilófora (Schroeder, 1973; Friedrich, 1993; Sdzuy, 1993; Gil Cid y Domínguez, 1995a, 1995b, 1998, 2002; Ubaghs y Vizcaïno, 1991; Clausen, 2004).

Durante el desarrollo de esta tesis doctoral se han realizado distintos trabajos tanto de revisión de parte del material conocido, como sobre nuevas aportaciones sistemáticas, morfológicas, filogenéticas, etc. (Zamora *et al*.,

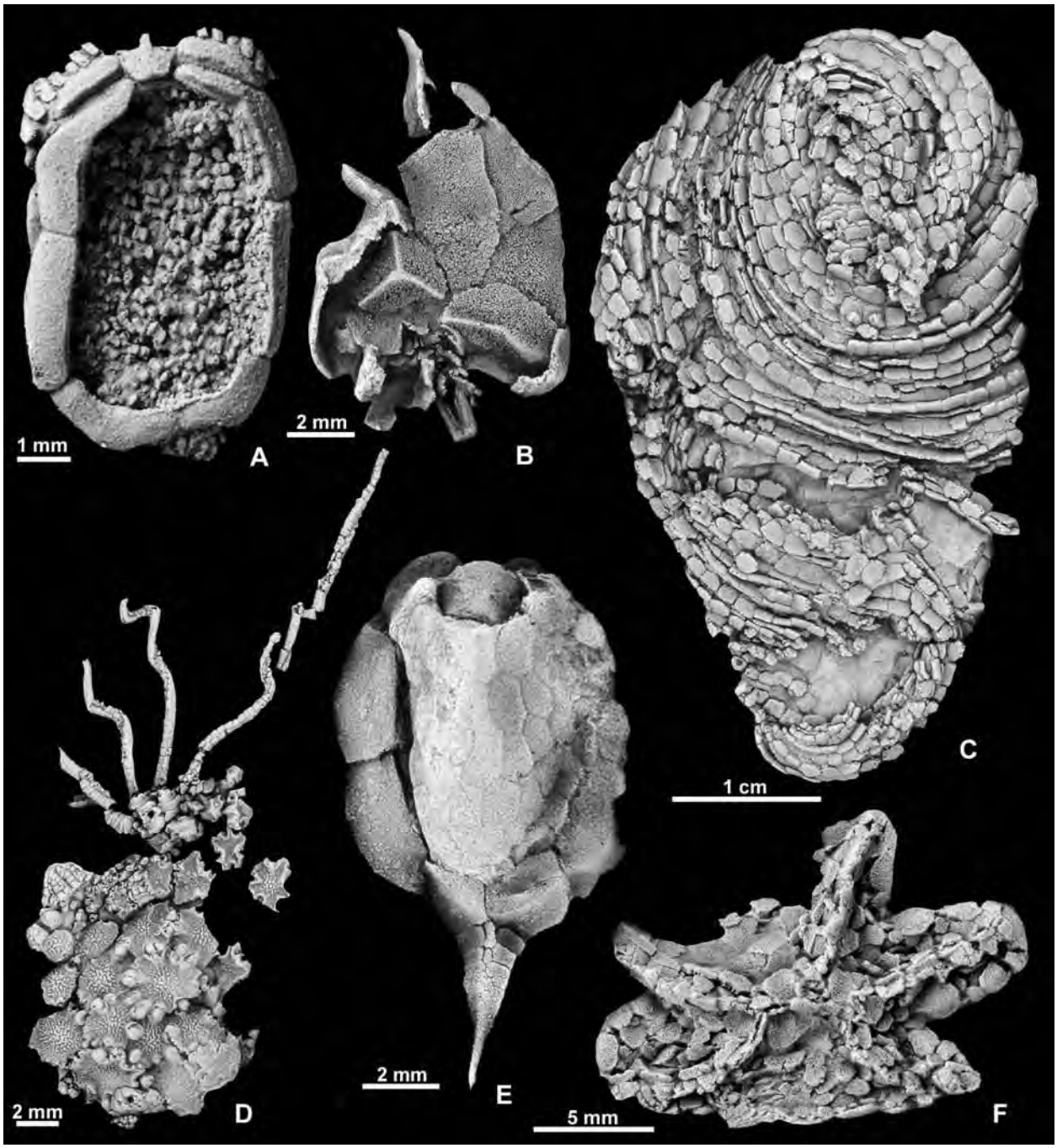


Figura 1.2. Grupos de distintos equinodermos cámbricos. A. Ctenocystoideo, Cámbrico medio (Estados Unidos) BMNH E63150. B. Estilóforo, Cámbrico medio (Alemania) LfU51733. C. Helicoplacoideo, Cámbrico inferior (Estados Unidos) BMNH E27094, D. Eocrinoideo, Cámbrico inferior (España) MGM2005K. E. Cincta, Cámbrico medio (España) MPZ2009/150, F. Edrioasteroideo, Cámbrico medio (España) MPZ2007/1890.

2007 a, 2007b; Zamora y Smith, 2008; Zamora y Rahman, en prensa; Zamora *et al*., en prensa a, b; Rahman y Zamora, en prensa; Rahman *et al*., en revisión). Dentro del análisis de la diversidad de este grupo hay que destacar que se han reconocido dos clases (Edrioasteroidea y Ctenocystoidea), que hasta ahora no se habían referido en España. La clase Edrioasteroidea citada por Zamora *et al*. (2007a), y la clase Ctenocystoidea, que por el momento sólo ha sido citada en listas faunísticas, sin haberse realizado un trabajo específico sobre ella. De

la clase Stylophora sólo se conocían placas desarticuladas (Gil Cid y Domínguez, 1998), pero durante los trabajos de campo de esta tesis doctoral, se han encontrado los primeros ejemplares articulados que están en proceso de estudio.

Esta es la primera tesis doctoral centrada sobre el estudio de los equinodermos del Cámbrico medio de España. Para este trabajo se han seleccionado cuatro secciones estratigráficas de las Cadenas Ibéricas (Rambla de Valdemiedes 1, Jarque 1, Purujosa 3 y Purujosa 4) y tres de la Zona Cantábrica (Barrios de Luna 1, Primajas 1 y Soto de Caso 1). Además, se ha completado el estudio con la revisión de material publicado previamente sobre yacimientos españoles (Schroeder, 1973; Ubaghs y Vizcaïno, 1991; Friedrich, 1993; Sdzuy, 1993; Gil Cid y Domínguez 1995a, 1995b, 1998, 2002; Clausen, 2004) y con material complementario de otras áreas geográficas como la *Great Basin* (EE.UU.), la región Barrandiense (República Checa), *Frankenwald* (Alemania), *Montagne Noire* (Francia), Gales (Reino Unido), Cerdeña (Italia), Anti-Atlas (Marruecos) y Siberia (Rusia). Estas revisiones junto con el nuevo material ha permitido tener una visión amplia y más integral de la sistemática, morfología, filogenia, etc. de este grupo durante el Cámbrico.

Se han recolectado numerosos ejemplares, de los cuales más de 1.800 están en un estado de preservación que han permitido su estudio detallado. La mayoría de estos ejemplares fueron recogidos durante las labores de campo de esta tesis doctoral. En el material analizado se encuentran representadas cinco clases de equinodermos: Cincta, Eocrinoidea, Edrioasteroidea, Ctenocystoidea y Stylophora; se han identificado treinta y tres taxones de los cuales dieciséis pertenecen a la clase cincta, ocho son eocrinoideos, cuatro edrioasteroideos, tres estilóforos y otros dos ctenocystoideos. De todos ellos sólo algunos taxones se han estudiado con todo detalle y han sido publicados; otro material ha sido utilizado para analizar distintos aspectos pero todavía es necesario realizar estudios más detallados. En conjunto, esta tesis complementa la información que ya se había publicado previamente y aporta aspectos nuevos relacionados con la taxonomía, filogenia, paleobiología, diversidad y edad de los equinodermos.

1. 1. Objetivos y planteamiento general

1.1.1. **Objetivos**

El principal objetivo de esta tesis doctoral es el estudio sistemático de los equinodermos españoles del Cámbrico medio procedentes de las Cadenas Ibéricas y la Zona Cantábrica. Este objetivo ha implicado la revisión del material previamente descrito, así como el muestreo detallado de diversas secciones, tanto nuevas como previamente estudiadas. Las publicaciones presentadas como parte de esta tesis se centran en cuatro grupos de equinodermos: cincta, eocrinoidea, stylophora y edrioasteroidea. Parte del material recolectado sólo ha sido clasificado y descrito brevemente en el capítulo de sistemática (capítulo 4). Algunos taxones todavía están en

distintas fases de estudio y esperan publicarse en el futuro.

Dentro de este objetivo general se han ido perfilando objetivos más detallados en función del material recolectado y del estudiado procedente de distintas colecciones:

Revisión sistemática de la Clase Cincta, atendiendo principalmente a la taxonomía del grupo y a las relaciones filogenéticas entre los diferentes taxones. La revisión de los cincta previamente publicados y/o depositados en museos y colecciones, para compararlos con el material recogido en nuestros muestreos, evidenció la carencia de un filogenia coherente que incluyera todas las especies de la Clase Cincta. Hasta el momento sólo se han publicado clasificaciones taxonómicas tradicionales (Termier y Termier, 1973; Ubaghs, 1968b; Sdzuy, 1993) o filogenias desarrolladas sin métodos matemáticos (Friedrich, 1993).

También se ha intentado clarificar la relación de la clase Cincta con otros grupos de deuteróstomos. Actualmente existen diferentes hipótesis que relacionan a los Cincta con distintos grupos de deuteróstomos (Bather, 1930; Ubaghs, 1968b; Friedrich, 1993, 1995; Jefferies *et al*., 1996; David *et al*., 2000; Smith, 2005; Swalla y Smith, 2008). Este punto trata de esclarecer, de acuerdo con los datos morfológicos y utilizando los datos actuales ofrecidos por la biología molecular, qué posición podrían ocupar los cincta en el panorama general de los deuteróstomos (Fig. 1.1).

Finalmente, se han abordado algunas cuestiones relacionadas con la morfología funcional de la Clase Cincta. Hasta el momento sólo unos pocos trabajos han abordado cuestiones de morfología funcional (Friedrich, 1993; Parsley, 1999; Domínguez Alonso, 1999b). El estudio morfológico detallado y la utilización de nuevas tecnologías para el estudio de los fósiles aporta información relevante sobre este aspecto. La excelente conservación que presenta parte del material recuperado, permite analizar algunos aspectos morfo-funcionales no abordados anteriormente, lo que permite avanzar algunas hipótesis sobre la funcionalidad de algunos elementos anatómicos.

El estudio taxonómico de los eocrinoideos ha sido otro objetivo. Estos organismos han sido muy poco estudiados en el margen oeste de Gondwana (Ubaghs, 1987; Ubaghs y Vizcaïno, 1991; Clausen, 2004) debido principalmente a la falta de material. Sin embargo existen muchos niveles donde aparecen placas desarticuladas, y en varios de ellos se ha recuperado material articulado. Esto permite indagar en cuestiones como su taxonomía, ontogenia o paleobiogeografía.

Otro objetivo general ha sido un primer estudio de la paleoecología de los eocrinoideos. Los blastozoos en general son organismos que presentan una gran plasticidad morfológica, con estructuras que se pueden interpretar como adaptaciones al medio donde habitaban. El estudio tanto de su morfología, como de los niveles donde aparecen (litología, asociación faunística, etc.) es básico para poder identificar las diferentes adaptaciones que presentan a los diversos nichos ecológicos que ocupan.

Por último, se quería establecer una bioestratigrafía para los equinodermos. El extenso trabajo de campo realizado, los datos previos existentes y el marco bioestratigráfico proporcionado por los trilobites, han permitido ubicar los hallazgos de equinodermos de manera precisa y conocer su distribución vertical, situándolos perfectamente dentro de la escala cronoestratigráfica regional.

1. 1. 2. **Planteamiento general.**

Esta tesis está planteada como un compendio de nueve publicaciones sobre equinodermos del Cámbrico. Se estructura en dos partes principales, la primera consta de seis capítulos en los que se desarrollan aspectos introductorios y se justifica la relación de publicaciones presentada. Además se incluyen algunos aspectos que no han sido posibles de tratar en las publicaciones, pero que se consideran muy relevantes. El primer capítulo es una introducción donde se explica todo el trabajo realizado. Incluye aspectos geológicos generales y la metodología aplicada para el estudio de equinodermos. El segundo capítulo (estratigrafía) incluye una descripción detallada de todas las localidades y secciones estudiadas. El tercero (biostratigrafía) permite situar todos los equinodermos encontrados en una escala temporal que puede ser comparada con otras regiones. El cuarto capítulo (paleontología sistemática) incluye el estudio de casi todos los taxones de equinodermos que se han encontrado haciendo esta tesis. Ya que no todos los taxones han podido publicarse por el momento por falta de tiempo, se aprovecha esta parte para definir algunos de manera informal, otros por el contrario, sólo se comentan y quedan a la espera de un estudio más completo. Los dos últimos capítulos de este bloque (paleobiología y filogenia) ofrecen un resumen sobre aspectos que están ya publicados.

El segundo bloque de esta tesis doctoral son nueve trabajos ya publicados o al menos aceptados. Ocho de ellos tratan sobre equinodermos del Cámbrico español y uno sobre material alemán derivado de la revisión de las colecciones de Würzburg. En todos ellos el doctorando ha contribuido de manera importante, y en ningún caso se presentan trabajos que se alejen de la temática planteada en esta tesis doctoral.

La segunda parte de esta tesis consta de los siguientes artículos:

Zamora, S., Liñán, E., Domínguez Alonso, P., Gozalo, R. and Gámez Vintaned, J. A. 2007a. A Middle Cambrian edrioasteroid from the Murero biota (NE Spain) with Australian affinities. *Annales de Paleontologie* **93**, 249-260.

Zamora, S., Liñán, E., Gámez Vintaned, J. A., Domínguez Alonso, P. and Gozalo, R. 2007b. Nuevo carpoideo de la Clase Cincta Jaeckel, 1918 del norte de España: Inferencias sobre la morfología funcional del opérculo. *Ameghiniana* **44(4)**, 227-238.

Zamora, S. and Smith, A. B. 2008. A new Middle Cambrian stem-group echinoderm from Spain: Palaeobiological implications of a highly asymmetric cinctan. *Acta Palaeontologica Polonica,* **53(2)**, 207–220.

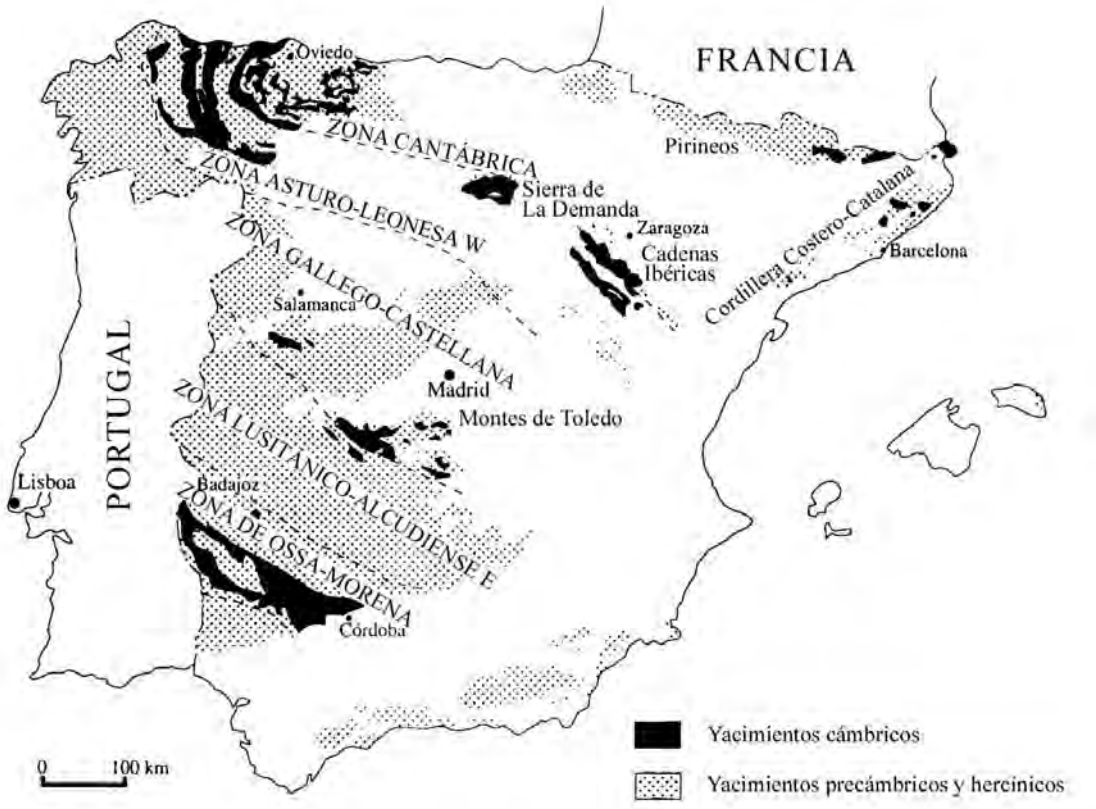


Figura 1.3. Mapa de la Península Ibérica con la situación de las zonas donde afloran materiales de edad cámbrica. Tomado de Liñán *et al*. (2002).

Rahman, I.A., and **Zamora, S**., en prensa. The oldest cinctan (stem-group Echinodermata) and the evolution of the water vascular system**.** *Zoological journal of the Linnean Society***.**

Zamora, S., and Rahman, I. A. 2008. Nuevos datos sobre el género *Sucocystis* (Cincta, Echinodermata) en el Cámbrico medio de España: Implicaciones biostratigráficas y filogenéticas**.** *Revista Española de Paleontología*, **23(2)**, 301-313.

Smith A. B. and **Zamora S.** en prensa. Rooting phylogenies of problematic fossil taxa; a case study using cinctans (stem-group echinoderms). *Palaeontology*

Zamora, S., Álvaro, J. J. and Vizcaïno, D. en prensa (a). Pelmatozoan echinoderms from the Cambrian-Ordovician transition of the Iberian Chains, NE Spain: an early diversification of anchoring strategies. *Eclogae Geologicae Helveticae*.

Zamora, S., Gozalo, R. and Liñán E., en prensa (b). Middle Cambrian gogiids (Eocrinoidea, Echinodermata) from the Murero Formation (Northeast Spain): Taxonomy, palaeoecology and palaeogeographic implications. *Acta Palaeontologica Polonica*.

Rahman, I. A., **Zamora, S.** and Geyer, G. en revisión. The oldest stylophoran echinoderm: a new *Ceratocystis* from the Middle Cambrian of Germany. *Paläontologische Zeitschrift*.

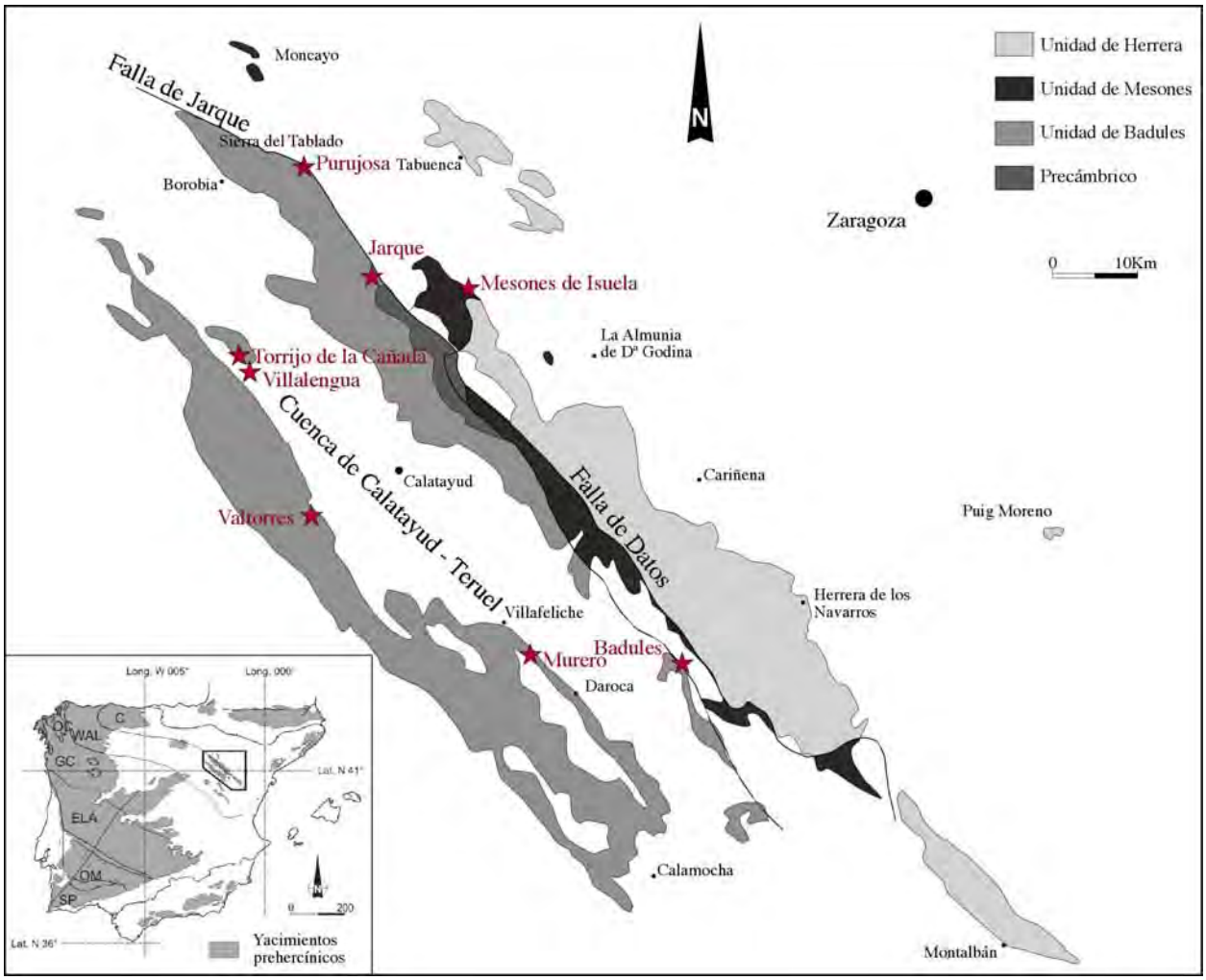


Figura 1.4. Mapa geológico de las Cadenas Ibéricas donde se muestran las principales unidades y localidades estudiadas. Modificado de Gozalo y Liñán (1988).

1. 2. Situación geográfica y geológica

La Península Ibérica presenta algunos de los mejores y más extensos afloramientos cámbricos de toda Europa (Lotze, 1961; Liñán *et al*., 2002). Las diferentes regiones donde afloran materiales de esta edad pueden observarse en la figura 1.3. De todas ellas, únicamente se tiene constancia de la presencia de restos de equinodermos en las Cadenas Ibéricas, Cordillera Cantábrica y Sierra Morena.

El material estudiado en esta tesis doctoral procede de diferentes secciones situadas en las Cadenas Ibéricas y en la Cordillera Cantábrica, concretamente de la Zona Cantábrica.

1. 2. 1. **Cadenas Ibéricas**

Las Cadenas Ibéricas están situadas en el NE de la Península Ibérica (Fig. 1.4) dentro del Sistema Ibérico; forman dos alineaciones montañosas de dirección NO-SE, en cuyos núcleos afloran materiales precámbricos y del Paleozoico afectados por la orogenia hercínica. La Cadena Ibérica Oriental está separada de la

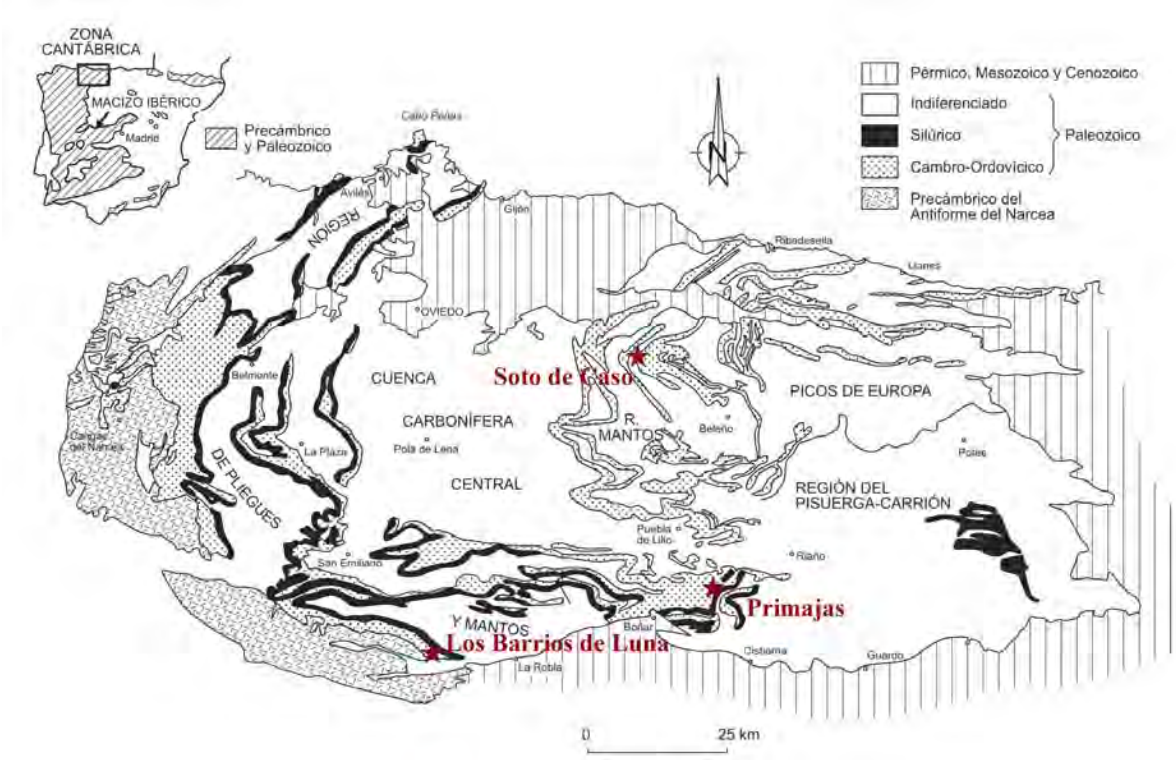


Figura 1.5. Mapa geológico de la Cordillera Cantábrica donde se muestran las principales localidades estudiadas. Tomado de Aramburu *et al*. (2006).

Occidental por la cuenca terciaria de Calatayud-Teruel. Estos materiales hercínicos, se han individualizado en tres unidades geológicas separadas por fallas de primer orden; de suroeste a noreste se encuentran la Unidad de Badules, Unidad de Mesones y Unidad de Herrera, separadas por las fallas de Jarque y Datos (Lotze, 1929; Carls, 1983; Gozalo y Liñán, 1988). Los materiales del Cámbrico afloran en las tres unidades, aunque en la Unidad de Herrera lo hacen exclusivamente los del Furóngico (antiguo Cámbrico superior). En conjunto, la serie Cámbrica de las Cadenas Ibéricas presenta una potencia variable entre 2000 y 4000 metros según las diferentes regiones (Gozalo, 1995; Gozalo *et al*., 2004).

En la Unidad de Badules la secuencia estratigráfica comprende materiales que abarcan desde el Neoproterozoico al Ordovícico inferior con un buzamiento generalizado hacia el sur y una estructuración en mantos (Lotze, 1961; Liñán y Gozalo, 1986; Álvaro *et al*., 1992; Álvaro, 1994). La unidad de Mesones comprende materiales que abarcan desde el Neoproterozoico hasta el Cámbrico medio con un buzamiento general hacia el norte (Valenzuela *et al*., 1990). Por último, en la unidad de Herrera afloran materiales que incluyen desde el Furóngico hasta el Carbonífero.

1. 2. 2. **Zona Cantábrica**

La Cordillera Cantábrica constituye un macizo montañoso situado en el norte de España y con una alineación Este-Oeste casi paralela al Mar Cantábrico. Estos relieves marcan una frontera geográfica entre las provincias de Asturias al norte y León al sur.

En la Cordillera Cantábrica sólo se han estudiado algunas secciones localizadas en la Zona Cantábrica (Fig. 1.5) de acuerdo con la división en zonas del Macizo Ibérico (Lotze, 1945; Julivert *et al*., 1972; Pérez-Estaún *et al*., 2004; Aramburu *et al*., 2006). La Zona Cantábrica junto con la Asturoccidental-leonesa conforman un arco con la concavidad hacia los pirineos y que se conoce como la "Rodilla Astúrica".

1. 3. Antecedentes sobre los equinodermos del Cámbrico de España

Los equinodermos representan un elemento minoritario dentro de las faunas cámbricas y su estudio en nuestro país ha sido escaso e intermitente, al menos hasta tiempos recientes en los que se ha producido un incremento considerable en el estudio de estos fósiles. Una cuestión que puede explicar este falta de estudios detallados es la dificultad de obtener ejemplares completos y poco deformados para su correcta identificación. El estudio de material fragmentario, escaso o mal conservado, incluido en listas faunísticas y donde se determinaba a nivel específico, ha desembocado en una importante proliferación nomenclatorial con el consiguiente incremento de las listas de sinonimias.

La primera cita de estos fósiles en nuestro país es relativamente antigua y se remonta a mediados del siglo XIX cuando Prado *et al*. (1860) citan la presencia del carpoideo cincta *Trochocystites bohemicus* ?, n. sp., en la Cordillera Cantábrica cerca de León, al norte de Sabero y Boñar.

Mallada y Buitrago (1878) encuentran *Trochocystites bohemicus* cerca de Belmonte (Oviedo) y en varias localidades leonesas. Mallada (1875) y Monreal (1879) dan un listado de varias localidades donde se había encontrado esta especie. Finalmente, Barrois (1882) señala un nuevo yacimiento en Puente Rodical, en el Valle de Narcea (Asturias), lo que constituye la última cita del siglo XIX para estos fósiles en España.

Posteriormente, no será hasta Gislen (1927) cuando de nuevo se estudie este grupo en España, concretamente describe *Decacystis hispanica* n. gen. n. sp. [actualmente considerado como sinónimo subjetivo más reciente de *Gyrocystis platessa* de acuerdo con Friedrich (1993)]. El material consistía en un ejemplar y un fragmento de otro procedente del Cámbrico medio de Adrados (León).

Hernández-Sampelayo (1935) en su obra "El Sistema Cambriano" fue el primero en citar un cincta, que clasificó como *Trochocystites*, en la Rambla de Valdemiedes (Zaragoza), junto a él citó otros ejemplares provenientes de Asturias. En este trabajo, el autor determinó erróneamente una librígena del trilobites *Paradoxides* como si se tratara de una larga estela de un cincta; esta identificación errónea llevó a confusión años más tarde a Meléndez (1952b) en sus reconstrucciones sobre los cincta.

Es importante destacar que todas las referencias, a excepción de la de Gislen (1927), clasificaban todos los hallazgos de

equinodermos cámbricos como pertenecientes al género *Trochocystites*, el único conocido entonces. La revisión realizada de este material en el trabajo de Friedrich (1993) muestra que muchos de ellos realmente entran dentro de la variabilidad morfológica de la especie *Gyrocystis platessa*. Hasta el momento no se ha encontrado el género *Trochocystites* fuera de Bohemia, por lo que debe de considerarse endémico.

Meléndez (1952a) traduce la publicación original de Gislen (1927) añadiendo algunos comentarios y en el mismo año Meléndez (1952b) hace una recopilación de todo lo publicado hasta la fecha.

Colchen y Ubaghs (1969) describen *Oryctoconus lobatus*, en la transición Cámbrico-Ordovícico del la Sierra de la Demanda. Este trabajo representa la primera cita de pelmatozoos en el Cámbrico de nuestro país. Posteriormente, este género ha sido estudiado en dos trabajos más (Álvaro y Colchen, 2002; Zamora *et al*., en prensa (a): ver capítulo 7.4).

Los trabajos de Schroeder (1972, 1973) suponen una puesta al día sobre el conocimiento de los cinctas españoles. En el primero de ellos, Schroeder concluye aclarando que casi todos los Carpoideos conocidos hasta ese momento no pertenecían a *Trochocystites bohemicus*, como se venía publicando de manera habitual, él incluyo a estos ejemplares dentro de la especie *Decacystis hispanica*. Desde el punto de vista sistemático clasificó un ejemplar figurado por Hernández-Sampelayo (1935) y por Meléndez (1952b) como *Gyrocystis* cf. *barrandei* n. ssp. También resuelve el problema de la identificación errónea de la larga librígena como una estela de un cincta por Hernández-Sampelayo (1935) y Meléndez (1952b). Por último, aporta los primeros datos sobre la posición estratigráfica de los cincta en España. En el trabajo de 1973, Schroeder (1973) amplia sus aportaciones sobre los cincta en el Cámbrico de España; así, revisa el material publicado en trabajos previos, junto con el material de las colecciones Josopait y Schmitz depositados en la Universidad de Münster y el material recogido por el propio autor. Entre las novedades, se da a conocer nuevo material de *Decacystis hispanica* de Ferredal (Asturias) y Láncara de Luna (León), y se describe una nueva especie, *Gyrocystis*? *melendezi* en el Cámbrico medio de Valtorres (Ateca, Zaragoza).

Chauvel y Meléndez en Gutiérrez Marco *et al*. (1984) figuran un ejemplar de cincta de la zona de Sierra Morena perteneciente a la colección Gil Cid. Este ejemplar fue recogido en las cercanías de Zafra y es de edad Cámbrico medio. El ejemplar representa una cara ventral y fue asignado a *Decacystis* cf. *hispanicus*. Este ejemplar fue estudiado años más tarde por Gil Cid y Domínguez (1995b).

Ubaghs y Vizcaïno (1991) describen el nuevo subgenero y especie *Gogia* (*Alanisicystis*) *andalusiae* del orden Gogiida, se trata del primer eocrinoideo completo y articulado publicado del Cámbrico español. El material procedía del Marianiense (Cámbrico inferior) de Alanís (Sevilla). El trabajo en conjunto sigue teniendo total validez, y recientemente *Alanisicystis* ha sido elevado a

la categoría de género (ver Zamora *et al*., en prensa (b): capítulo 7.8).

La monografía de Friedrich (1993) sobre los cincta, es sin duda el trabajo más significativo de todos los que han tratado sobre los equinodermos cámbricos españoles. En esta monografía no sólo se ofrece unas listas de sinonimias adecuadas, en las que se aclaran los problemas nomenclaturales que existían previamente, sino que también se definen varias especies nuevas cuya localidad tipo se encuentra en nuestro país y se incrementa el número de localidades en las que se citan equinodermos. Desde el punto de vista taxonómico, este autor considera que la especie *Decacystis hispanica* es un sinónimo subjetivo más reciente de *Gyrocystis platessa*; considera que el ejemplar figurado por Hernández-Sampelayo (1935) y Meléndez (1952b), clasificado por Schroeder (1973) como *Gyrocystis* cf. *barrandei* n. ssp. es ahora asignado a *Gyrocystis* cf. *testudiformis* n. sp.; la especie *Gyrocystis*? *melendezi* Schroeder, 1973 es incluida en el género *Sucocystis*; se definen tres nuevas especies, incluidas en el género *Gyrocystis*, procedentes del Cámbrico español, cuyas localidades tipo se ubican en las Cadenas Ibéricas: *Gyrocystis testudiformis* [Jarque y Ateca (Zaragoza) y Concha de Artedo (Asturias)], *G. badulesiensis* [Badules y Lanzuela (Zaragoza y Teruel)] y *G. erecta* de [Badules (Zaragoza)]. Se define un nuevo género y especie *Progyrocystis disjuncta* de Jarque (Zaragoza). Por último, se describe en nomenclatura abierta una nueva forma de Los Barrios de Luna (León). Este excelente trabajo taxonómico adolece de un problema importante ya que en la mayoría de las ocasiones no se específica la posición estratigráfica concreta de cada taxón. Otro pequeño problema concierne al taxón *Sucocystis melendezi*, del cual Friedrich (1993: figura 8) ofrece una reconstrucción basada en material inédito, cuya localidad no figura en la colección de la Universidad de Würzburg, como pudo comprobar el doctorando durante su visita a la misma; sin embargo este material procede de la localidad de Ateca según comunicación personal del Prof. Liñán.

Sdzuy (1993) ofrece importantes datos, tanto sistemáticos como bioestratigráficos, acerca de los equinodermos cincta españoles, junto con las evidencias más antiguas de este grupo a nivel mundial. En este trabajo se describen dos nuevos géneros y tres nuevas especies procedentes del Cámbrico medio de la presa de Porma y Soto de Caso (Asturias): *Sotocinctus ubagshi*, *Asturicystis jaekeli* y *Trochocystoides planus*. De estas tres especies, sólo de *Asturicystis* se dispone de material suficiente, mientras que de *Sotocinctus ubagshi* y *Trochocystoides planus* sólo se dispone de un ejemplar incompleto de cada uno. Desde el punto de vista de la clasificación supragenérica de los cincta este autor discrepa ampliamente de las propuestas de Friedrich (1993), aspecto que se comentará más adelante. Por último, el Prof. Sdzuy comentaba en la primera página que estaba preparando una publicación sobre *S. melendezi*, donde seguramente pensaba incluir el material del Norte de España mencionado por Friedrich (1993), pero este trabajo nunca fue publicado.

Gil Cid y Domínguez (1995a, 1995b) publicaron dos trabajos sobre Cincta de España.

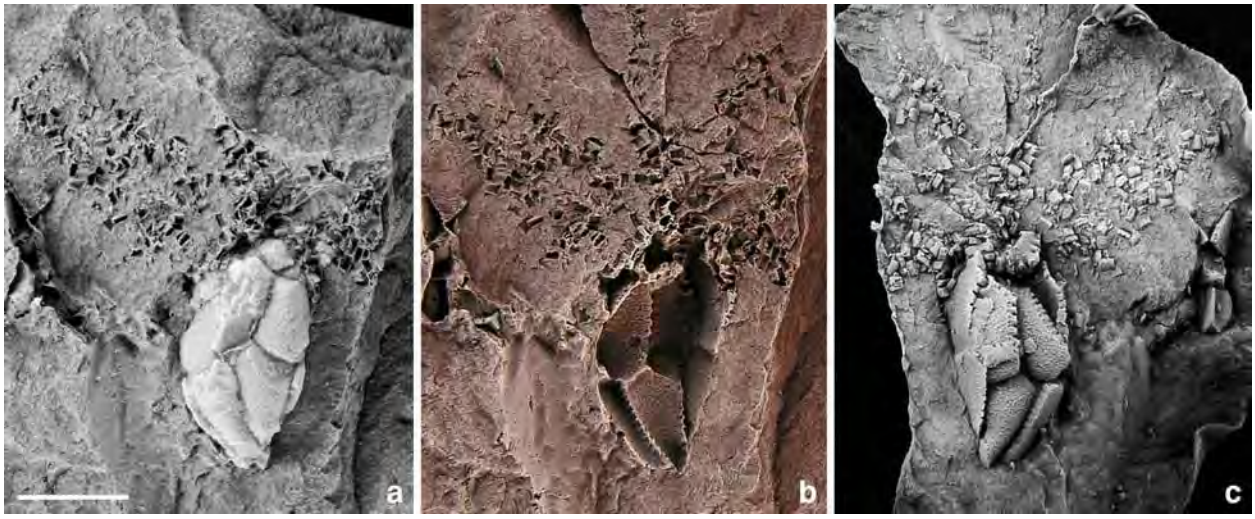


Figura 1.6. Ejemplar de *Tabladocrinus moncayensis* n. gen. n. sp. (Languedociense inferior, Cadenas Ibéricas) donde se muestra el tratamiento que reciben los equinodermos para poder estudiarlos. a. ejemplar con las placas de calcita recristalizadas. b. molde artificial tras disolver el esqueleto con ácido clorhídrico. c. réplica de látex blanqueada con cloruro de amonio.

En el primero (Gil Cid y Domínguez, 1995a) describen una nueva especie, *Gyrocystis cruzae* del Cámbrico medio de Asturias, con material procedente de los fondos del Museo Geominero de Madrid, en cuyas colecciones estaban clasificados como *Decacystis hispanicus*. En el siguiente trabajo Gil Cid y Domínguez (1995b) aportan datos sobre la presencia de *Gyrocystis* en el Cámbrico medio de Zafra (Badajoz).

Friedrich (1995) describe nuevas formas de cincta de Cerdeña, Marruecos y Gales. Este trabajo también le sirvió para comentar algunas cuestiones referidas a los últimos trabajos aparecidos sobre los cincta españoles (Sdzuy, 1993; Gil Cid y Domínguez, 1995a, 1995b). Friedrich (1995); se ratifica en su propuesta de clasificación supragenérica de los cincta y expresa su desacuerdo con las críticas y propuesta vertidas en Sdzuy (1993), así no está de acuerdo en considerar Sucocystidae como sinónimo subjetivo más reciente de Trochocystitidae. Respecto a los trabajos de Gil Cid y Domínguez acepta la presencia de *Gyrocystis* en Zafra (Badajoz), pero plantea que *Gyrocystis cruzae* pudiera considerarse como un sinónimo subjetivo más reciente de *G. platessa*.

Gil Cid y Domínguez (1998) figuran y describen placas aisladas de blastozoo, asignadas a *Eocystites* y de estilóforo, asignadas a *Ceratocystis* en el Cámbrico medio de Badajoz. Además comentan la presencia de *Ceratocystis* en Córdoba. Esta es la primera referencia de equinodermos estilóforos en el Cámbrico de España.

Clausen (2004b) describe los primeros restos de pelmatozoos del Cámbrico inferior de las Cadenas Ibéricas. Se trata de placas aisladas provenientes del Bilbiliense de Mesones (Zaragoza) y que fueron identificadas como placas basales de la teca de eocrinoideos.

Los últimos trabajos sobre equinodermos cámbricos españoles son los publicados durante el desarrollo de la presente tesis doctoral y que se incluyen como parte de la misma.

1. 4. Metodología

La metodología que se ha utilizado para la realización de la presente tesis doctoral, es la habitual de los trabajos clásicos en paleontología; y se ha desarrollado en varias etapas que pueden resumirse en tres tipos de labores principales: trabajo de campo, trabajo de laboratorio y trabajo de gabinete.

1. 4. 1. **Trabajo de campo**

Levantamiento de columnas estratigráficas

Se han estudiado siete secciones estratigráficas tres de ellas previamente estudiadas (Rambla de Valdemiedes 1; Jarque 1; Barrios de Luna) y se ha procedido a levantar cuatro columnas estratigráficas nuevas (Purujosa 3, Purujosa 4; Soto de Caso 1; Primajas 1).

Muestreo

En las secciones estudiadas se han muestreado sólo los niveles del Cámbrico medio y, sobre todo, aquellos que han librado mayor abundancia de equinodermos completos. Además, se han estudiado algunos niveles concretos de localidades donde se habían definido algunas especies de equinodermos (ej. Valtorres y Barranco de la Encomienda en Ateca, Zaragoza). También se han trabajado algunos niveles nuevos, derivados de prospecciones realizadas por el autor en localidades con equinodermos desconocidas hasta la fecha (ej. Torrijo de la Cañada o Villalengua). El muestreo ha sido especialmente intenso en aquellos niveles susceptibles de presentar equinodermos no desarticulados y perfectamente conservados. A estos niveles se les conoce en la literatura como "*Echinoderm-Lagerstätten*" o "*starfish beds*" (Smith, 1988; Brett *et al*., 1997; Nebelsick, 2004; Lefebvre, 2007). El trabajo de muestreo ha sido una de las partes que más tiempo ha llevado durante esta tesis. De hecho, sólo una mínima parte del material recuperado ha podido ser estudiado con todo el detalle que se merece. Un porcentaje todavía menor del material, es el que se incluye en las publicaciones presentadas.

El muestreo se ha visto supeditado en gran medida al nivel que se estaba trabajando y a la abundancia relativa de equinodermos. Por ejemplo, existen niveles donde los equinodermos son muy escasos en relación a otros grupos fósiles. Este puede ser el caso del nivel BL1/5 en Los Barrios de Luna donde la proporción trilobites/equinodermos es aproximadamente 100/1. Existen algunos niveles donde hay gran cantidad de restos de equinodermos, pero es casi imposible encontrar ejemplares articulados susceptibles de ser clasificados; como es el caso de algunos niveles depositados en facies proximales de la base de la Formación Borobia en Purujosa o Torrijo de la Cañada. En estos casos es necesario movilizar grandes cantidades de roca (más de 1 m^3) para obtener un sólo ejemplar completo. Otros niveles son muy productivos

en cuanto a cantidad de ejemplares y estado de conservación; por ejemplo niveles del techo de la Formación Murero depositados en facies más profundas de Purujosa. En ellos aparecen gran cantidad de ejemplares completos y articulados de diferentes tipos de equinodermos representando yacimientos clásicos de *Echinoderm-Lagerstätten*. En un sólo día de muestreo intenso pueden recuperarse hasta 5-10 ejemplares más o menos completos de cincta y algún gogiido (1-2 ejemplares). Grupos como estilóforos, ctenocystoideos, eocrinoideos (no gogiidos) y edrioasteroideos son muy raros.

1. 4. 2. **Trabajo de laboratorio**

Preparación de las muestras en el laboratorio

Todas las muestras obtenidas fueron limpiadas y preparadas en el laboratorio. Tras su lavado con agua y un cepillo blando, fueron cortadas con una sierra de agua. Una vez reducidas de tamaño, se procedió a su preparación mediante percutor mecánico, bajo lupa, para eliminar la matriz circundante. Algunas de las muestras debieron ser consolidadas previamente a su preparación, utilizando una disolución de paraloid en acetona al 10%. El uso de ácido oxálico ha resultado muy eficaz para eliminar los restos de óxido. Algunos ejemplares que conservaban el caparazón recristalizado fueron disueltos con ácido clorhídrico (10%) obteniendo así moldes artificiales (Fig. 1.6a, b).

En esta fase se realizaron réplicas de los equinodermos obtenidos. Sus caparazones se conservan en la mayoría de los casos como moldes naturales y es necesario la realización de réplicas para observar sus características anatómicas. Tras la realización de diferentes pruebas mediante inyección de siliconas, este problema se resolvió mediante el uso de caucho látex (Fig. 1.6c). Éste resultó ser el material más apropiado para este fin, por su capacidad de replicación que permitía replicar todos los elementos requeridos, su fluidez que le permitía rellenar el interior de los moldes de las placas de estos organismos y su flexibilidad que permitía desmoldear fácilmente y sin romper, ni el molde, ni la réplica. En la mayoría de las ocasiones y debido a la complejidad de la porosidad móldica de los fósiles de equinodermos, es necesario realizar varias réplicas para obtener una perfecta y sin burbujas, que sirva para ser fotografiada.

1. 4. 3. **Trabajo de gabinete**

Recopilación bibliográfica

La recopilación bibliográfica se inició a partir de la bibliografía sobre Cámbrico existente en la Universidad de Zaragoza, aunque no incluía una parte importante de los trabajos básicos sobre equinodermos ya que no existía una línea de investigación previa centrada en este grupo. Para solucionar estas carencias se utilizaron diferentes bases de datos (GeoRef, Scirus, Science Direct), se visitaron bibliotecas en centros extranjeros (Würzburg, Londres) y se contactó con numerosos especialistas. El intercambio bibliotecario que existe actualmente en la Universidad de Zaragoza facilitó mucho esta parte del trabajo.

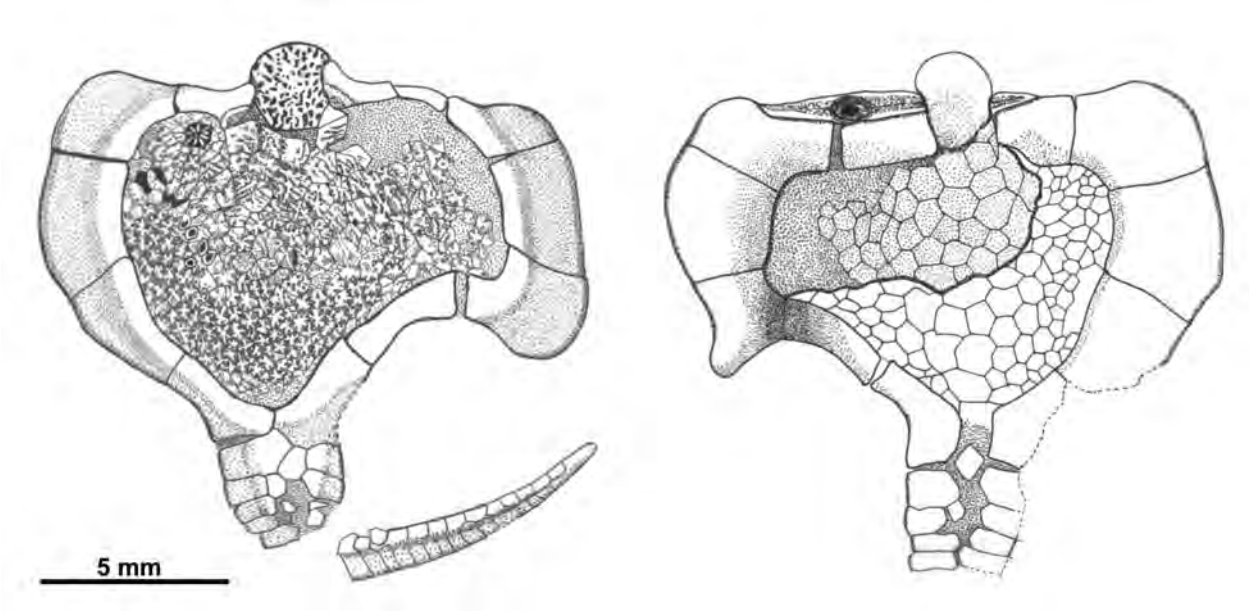


Figura 1.7. Dibujo a cámara clara de la cara dorsal y ventral del holótipo de *Lignanicystis barriosensis* Zamora y Smith (2008).

Revisión de colecciones históricas

Durante el desarrollo de este trabajo se han realizado varias estancias que han permitido revisar las colecciones de distintas instituciones, cuando no ha sido posible visitarlas se han solicitando moldes de los originales o prestamos de material original. Las colecciones que se citan en este trabajo y de las que se ha revisado material son las siguientes:

- Fachrichtung Geowissenschaften der Ernst-Moritz-Arndt-Universität Greifswald, Alemania (FGWG).
- Geologisch- Paläontologisches Institut-Universität Münster, Alemania (GPM).
- Institut de Géologie, Université de Rennes, Francia (IGUR).
- Institut für Paläontologie der Julius-Maximilians-Universität Würzburg, Alemania (PIW).
- Instituto Geológico y Minero de España, Museo Geominero, España (MGM).
- Museo Paleontológico, Universidad de Zaragoza, España (MPZ).
- Narodni Muzeum, Praga, República Checa (NMP).
- Natural History Museum, Londres (NHM).

A continuación se resumen los datos más relevantes de estas estancias:

En el inicio de este trabajo, a finales de 2005, se revisaron las colecciones inéditas que el Grupo Murero había recogido en sucesivas campañas de campo y que estaban depositadas en el Museo Paleontológico de la Universidad de Zaragoza. El material estaba en general mal conservado o era incompleto faltando en muchas ocasiones una de las partes del fósil (para estudiar equinodermos es casi imprescindible tener las dos, parte y contraparte). Aún así, de toda la revisión se extrajeron datos de interés y que guiaron los posteriores muestreos de las secciones de

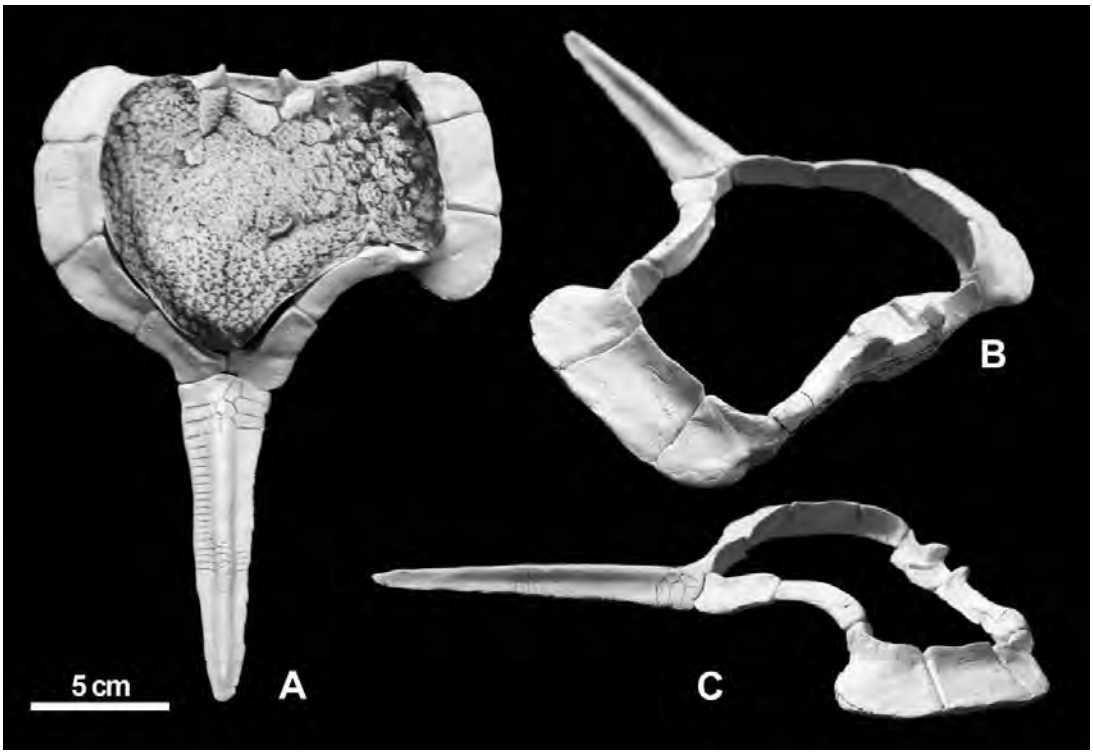


Figura 1.8. Maqueta del cincta *Lignanicystis barriosensis* a gran escala que permitió inferir algunos aspectos paleobiológicos desarrollados en la publicación de Zamora y Smith (2008).

Jarque 1 y Rambla de Valdemiedes 1. Cabe destacar que un ejemplar procedente de Mesones resultó ser el primer representante de la clase Edrioasteroidea reconocido en el Cámbrico de España (Zamora *et al*. 2007a: ver capítulo 7.1).

En Octubre de 2006 se realizó una visita a las colecciones de equinodermos cámbricos depositadas el Institut für Paläontologie der Julius-Maximilians-Universität Würzburg (Alemania) bajo la atención del Dr. Gerd Geyer. Estas colecciones contienen el material utilizado en los trabajos de Friedrich (1993, 1995) y Sdzuy (1993) en los que se sentaron las bases de la taxonomía actualmente utilizada para los cincta. En estas colecciones se conserva material de gran interés científico como los holotipos de *Sucocystis bretoni* Friedrich, 1993 y *S. acrofera* Friedrich, 1993 de Francia; *S. quadricornuta* Friedrich, 1993 de Marruecos; *Progyrocystis disjuncta* Friedrich, 1993, *Gyrocystis badulesiensis* Friedrich, 1993, *G. erecta* Friedrich, 1993, *G. testudiformis* Friedrich, 1993, *Sotocinctus ubaghsi* Sdzuy, 1993, *Trochocystoides planus* Sdzuy, 1993 y *Asturicystis jaekeli* Sdzuy, 1993 de España, y *Ludwigicinctus truncatus* Friedrich, 1993 de Alemania. Además, en estas colecciones aparecen cuantiosos ejemplares de taxones procedentes de localidades clásicas, además de una colección de moldes de látex que el Dr. Friedrich realizó de ejemplares depositados en otras instituciones de Europa (París, Berlín, Nantes, Praga, Londres, etc). Merece la pena destacar que en esta colección también se tuvo acceso a material de equinodermos cámbricos que estaba inédito; entre estos ejemplares se encontró un edrioasteroideo clasificado como *Stromatocystites* sp. que proviene

del yacimiento de Riosol en la Cordillera Cantábrica, así como, un ejemplar de carpoideo cornuta clasificado como *Ceratocystis prosthiakida* n. sp. (*nomen nudum*) procedente de las rocas del Cámbrico medio basal alemán, que también ha sido incluido en esta tesis (Rahman *et al*., en revisión: capítulo 7.9).

A finales de 2006 se pudo estudiar la colección que el Dr. Wolfgang Hammann de la Universidad de Würzburg (Alemania), había recogido en sucesivas campañas de campo en el Paleozoico inferior de las Cadenas Ibéricas, y que posteriormente a su fallecimiento habían organizado los Dres. Enrique Villas y Javier Álvaro (ambos de la Universidad de Zaragoza). Este material junto con parte de la colección de Josopait que estaba depositado en la Universidad de Münster ha sido clave para analizar las posibles estrategías utilizadas por los pelmatozoos primitivos (seguramente eocrinoideos) para superar el evento de extinción Cámbrico-Ordovícico en medios someros de alta energía (ver Zamora *et al*., en prensa: capítulo 7.4).

Las colecciones del Natural History Museum (Londres) fueron revisadas en dos ocasiones Febrero y Abril de 2007; la primera vez bajo la supervisión del Dr. Richard Jefferies y la segunda bajo la del Dr. Andrew B. Smith. La primera estancia también sirvió para perfeccionar algunas de las técnicas aplicadas al estudio de los equinodermos cámbricos, como la realización de moldes de látex y los dibujos a cámara clara. En la segunda visita se aprovechó también para acceder a los laboratorios del Imperial College bajo la supervisión del Dr. Marck Sutton y con la colaboración del estudiante de doctorado Imran A. Rahman, donde se aprendieron las técnicas de preparación de muestras para su estudio mediante microtomografía.

El resto de material previamente publicado y depositado en Praga, Münster, Greifswald y Rennes fue consultado mediante el préstamo de originales y moldes de látex, con lo que se ha tenido acceso a las colecciones más importantes sobre equinodermos cámbricos de Europa Occidental.

Fotografía

Todos los fósiles y los moldes fueron fotografiados con la cámara digital Nikon D-80 con objetivo macro por Dª Isabel Pérez. Para obtener los mejores resultados ha sido necesario blanquear la mayoría de los ejemplares y réplicas con cloruro amónico; obteniéndose así una homogeneización del color del fósil que ha permitido que la iluminación resaltara de manera más nítida el relieve y obtener un mejor contraste. Se utilizaron cinco focos, cuatro de ellos situados en los polos NO, SO, NE y SE del fósil y un quinto adicional en el polo NO, consiguiendo así el sombreado adecuado. Cuando el fósil era demasiado pequeño fue necesario utilizar además un foco puntual de luz fría, con el fin de resaltar pequeños detalles. También se han realizado fotografías de microscopio electrónico.

Cámara clara

El estudio sistemático de equinodermos hace necesario el empleo de la cámara clara para realizar dibujos que reproduzcan

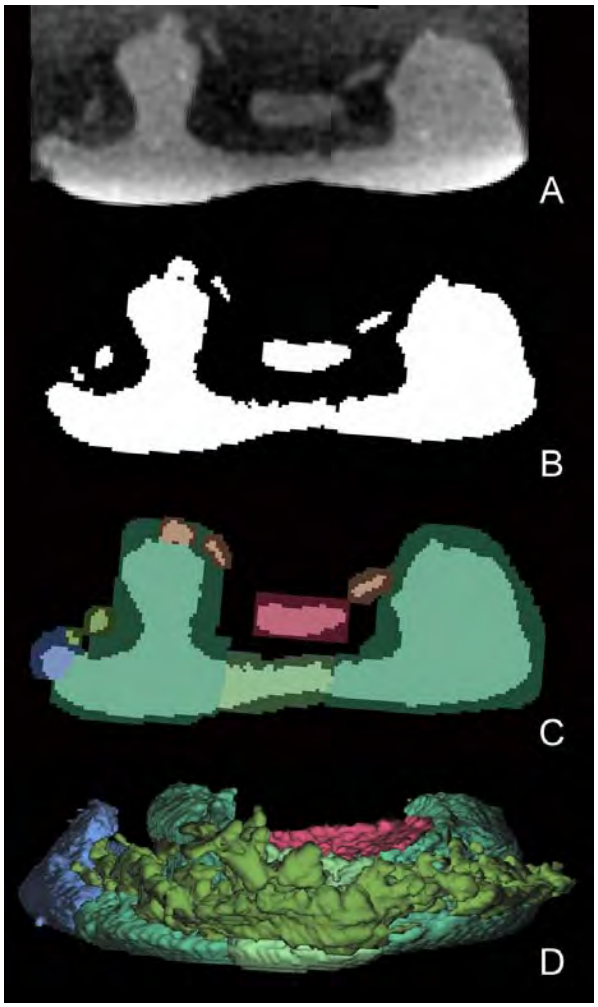


Figura 1.9: Diferentes etapas de la reconstrucción del cincta *Protocinctus mansillaensis* Rahman y Zamora, en prensa. A. Sección directamente extraida del micro-tomógrafo. B. Sección donde se individualiza el fósil de la matriz circundante. C. Sección con la interpretación de las placas en distintos colores. D. Reconstrucción frontal del ejemplar a partir de la combinación de todas las secciones.

y resalten lo más fielmente posible las características anatómicas elegidas (Fig. 1.7). Por ello fue necesario dibujar un gran número de ejemplares mediante este método.

En algunos casos el trabajo no pasa de esta fase, pero la complejidad de los equinodermos cámbricos hace necesario las reconstrucciones en tres dimensiones de algunos de los ejemplares. Esta parte del trabajo es muy lenta y minuciosa. Esta metodología se ha utilizado principalmente en los cincta y se realiza de la siguiente manera:

- se dibuja cada placa del organismo en las seis normas posibles (dorsal, ventral, anterior, posterior, lateral izquierda y lateral derecha).
- se redibujan todas las placas a la misma escala; casi siempre las placas aparecen colapsadas pero sin deformar esto permite encajarlas posteriormente como si de un puzzle se tratase. De esta manera se obtiene una primera aproximación del cinctus del organismo original.
- una vez reconstruido el cinctus se sitúan el resto de las partes, la estela, opérculo, boca etc. Normalmente no todas ellas se ven en todos los ejemplares por lo que es necesario disponer del mayor número de ellos.
- el resultado final, es que se dispone de un modelo tridimensional aproximado, pero bastante fiel del endoesqueleto.

El objetivo que se persigue al realizar este tipo de reconstrucciones es doble. Por una parte, permite observar en un sólo diagrama todas las partes anatómicas del taxón en cuestión, lo que ayuda mucho en su descripción taxonómica. Hay que indicar que mucho material fósil de equinodermos está parcialmente desarticulado o es fragmentario, pero a partir de todos los ejemplares recuperados es posible reconstruir aproximadamente el fósil completo. Por otra parte, esta técnica ayuda a comprender e interpretar la posición de las estructuras presentes en el esqueleto de los cincta, y su significado paleobiológico.

Generación de modelos tridimensionales

Con el fin de poder entender la disposición de algunas estructuras en los cincta y su posible función, para comprender su significado paleobiológico se realizó un modelo a gran escala de la especie *Lignanicystis barriosensis* (Fig. 1.8). Este modelo ha sido especialmente interesante para visualizar y comprender la posición de los túmulos en la cara ventral del cinctus en este taxón.

Microtomografía de rayos X

Una de las mejores maneras de observar el interior de los objetos de pequeño tamaño es a través de la microtomografía de rayos X (MRX). Originariamente esta técnica se desarrolló en medicina para visualizar los tejidos y huesos, pero actualmente se utiliza en muchas otras disciplinas incluyendo la paleontología. La principal ventaja de esta técnica es que permite estudiar con todo detalle y sin destruir, casi cualquier fósil. MRX permite el estudio de muestras de muy pequeño tamaño (menos de 1 mm) produciendo modelos de escala y resolución microscópica (Davis y Wrong, 1996; Maire *et al*., 2001; Ritman, 2004).

Los sistemas de MRX someten la muestra a una irradiación de rayos X que la atraviesan e inciden en un receptor. El objetivo es obtener series múltiples de vistas del objeto en un amplio rango de orientaciones, por ello la muestra (o el receptor) se rota durante el proceso de irradiación. El receptor está conectado a un equipo informático que convierte las señales en una serie de imágenes digitalizadas (a partir de la atenuación de los rayos X, lo que se correlaciona con variaciones en la densidad del objeto). Esto permite detectar variaciones en la composición o mineralogía, lo que en paleontología podría traducirse en diferencias entre el fósil y la matriz circundante. El resultado final del proceso es una base de datos de vistas o "rodajas" en 2D de la muestra con diferente intensidad en brillo (fig. 1.9a), lo que se correlaciona con cambios en la composición (para más detalles sobre la aplicación de esta técnica en Paleontología véase: Davis y Wrong, 1996; Ketchman y Carlson, 2001; Maire *et al*., 2001; Salvo *et al*., 2003; Ritman, 2004; Sutton, 2008.

Para transformar estas vistas en 2D en un modelo tridimensional se utiliza el software SPIERS (Sutton *et al*., 2001; en este trabajo se resume el protocolo a seguir). En este proceso cada imagen se trata individualmente con el fin de reconocer todas las partes posibles del fósil (Fig. 1.9 b, c); una vez reconocidas las distintas partes, las vistas se compilan en un modelo tridimensional del fósil que permite hacerse una idea mucho más adecuada de cómo podía ser su aspecto y donde se situaba cada elemento (Fig. 1.9d).

Durante este trabajo se han escaneado para su estudio siete carpoideos pertenecientes a las clases Cincta y Stylophora. En esta memoria se han incluido los cincta y un estilóforo alemán (ver Rahman y Zamora, en presa: capítulo 7.6; Rahman *et al*. en revisión: capítulo 7.9). Este trabajo se está realizado en colaboración con el estudiante de doctorado Imran A. Rahman del Imperial College (Londres), quién se ha encargado del

procesado de las vistas en 2D a partir de los archivos obtenidos por el microtomógrafo y de la generación del modelo tridimensional. Los resultados han sido trabajados de manera conjunta.

Previamente a introducir los ejemplares en los sistemas de microtomografía, las muestras se redujeron de tamaño mediante una cortadora mecánica con el fin de obtener unas muestras de roca lo más pequeñas posibles; ya que al reducir el volumen de matriz en relación al tamaño del fósil se obtienen mejores resultados. Tras ello, se procedió a realizar la microtomografía por los técnicos del Imperial College, y posteriormente el Sr. Rahman procesó la información de las vistas 2D mediante el programa SPIERS. Finalmente el análisis de los resultados fue realizado por ambos. En varias ocasiones fue necesario volver a los datos originales, para tratar de identificar partes del fósil que resultaban difíciles de visualizar, pero que por comparación con otros taxones debían de estar presentes.

CAPÍTULO 2: ESTRATIGRAFÍA

2. 1. Introducción

Esta investigación se ha centrado en los materiales del Cámbrico medio de las Cadenas Ibéricas y de la Zona Cantábrica. En estas dos regiones afloran algunas de los mejores secuencias de este periodo de toda España (Lotze, 1961; Zamarreño, 1972; Liñán *et al*., 2002, 2004).

2. 1. 1. Cadenas Ibéricas

Las primera propuesta moderna de las unidades estratigráficas para el Cámbrico de las Cadenas Ibéricas fue elaborada por Lotze (1929). Esta propuesta se ha mantenido bastante estable para los materiales del Cámbrico inferior, pero ha sufrido numerosas modificaciones para el Cámbrico medio y superior (Furóngico en la actualidad), las modificaciones principales se deben a Lotze (1958, 1961), Sdzuy (1971), Schmitz (1971), Josopait (1972), Liñán y Tejero (1988), Liñán *et al*. (1992) y Álvaro (1995). Una síntesis de la estratigrafía del Cámbrico de las Cadenas Ibéricas y de sus fósiles se puede consultar en Gozalo (1995), Liñán *et al*. (1996, 2002, 2004, 2008) y Gozalo *et al*. (2004, 2008).

En el Cámbrico inferior se reconocen siete formaciones: Formación Bámbola (Cordubiense), Formación Embid (Cordubiense-Ovetiense), Formación Jalón (Ovetiense), Formación Ribota (Marianiense), Formación Huérmeda (Marianiense), Formación Daroca (Bilbiliense) y Formación Valdemiedes (Bilbiliense-Leoniense), esta última dentro del grupo Mesones que se comentará junto a las formaciones del Cámbrico medio. Estas seis unidades son fundamentalmente detríticas, sólo la Formación Ribota es carbonatada, con potentes bancos dolomíticos (ocasionalmente calcáreos) con intercalaciones margosas. Hasta el momento en ninguna de estas formaciones se ha citado la presencia de equinodermos.

El Cámbrico medio está representado por la mayor parte del Grupo Mesones y parte del Grupo Acón. En ambas unidades existen abundantes restos de equinodermos que constituyen el núcleo central de la investigación de esta tesis.

El grupo Mesones se caracteriza porque la mayoría de sus tramos presentan las denominadas facies rizadas, compuestas por intercalaciones de lutitas con niveles de nodulos carbonatados. Este grupo se subdivide

en tres formaciones que en orden ascendente son: Valdemiedes, Mansilla y Murero.

La Formación Valdemiedes se caracteriza por niveles de lutitas grises y gris-azuladas con algún nivel de arenisca muy fina, con nódulos carbonatados intercalados, ocasionalmente los niveles carbonatados pueden formar capas nodulares continuas. En esta formación se localiza el límite Cámbrico inferior-medio clásico, reconocido por la primera aparición de paradoxídidos. Estos niveles han sido estudiados con gran detalle y en ellos se ha definido el Evento Valdemiedes (Liñán *et al*., 1993; Álvaro *et al*., 1993; Dies *et al*., 2004; Gozalo *et al*., 2007). Por otro lado, las actuales propuestas de la ISCS para situar el límite entre las series 2 y 3 del Cámbrico en las primeras apariciones de las especies *Oryctocephalus indicus* o *Ovatorictocara granulata*, también se situarían dentro de esta formación, aunque la ausencia de estos taxones obliga a establecer una correlación aproximada (ver Gozalo *et al*., 2007).

Los equinodermos más antiguos encontrados hasta ahora en las Cadenas Ibéricas provienen de esta formación, concretamente de los niveles de edad Bilbiliense. Se trata de edrioasteroideos completos que presentan una gran similitud morfológica con el género *Stromatocystites*. También se han reconocido eocrinoideos gogiidos de edad Bilbiliense. Este material ha sido escuetamente estudiado, pero no se ha incluido en la presente tesis. Cabe señalar que Clausen (2004b) definió el eocrinoideo *Rhopalocystis*? *mesonesensis* utilizando placas aisladas de la base de la teca procedente del Bilbiliense de Mesones.

La Formación Mansilla se caracteriza por un cambio en la coloración de los materiales que pasa de tonos azulados en la Formación Valdemiedes, a tonos rojos y violáceos en la Mansilla. Litológicamente está compuesta básicamente por lutitas con nódulos carbonatados y algunas intercalaciones de calizas y dolomía nodulosas (facies "griotte").

Los niveles de esta formación presentan abundantes restos de equinodermos, aunque en muchas ocasiones son placas aisladas. El material bien preservado que se ha podido estudiar incluye el representante más antiguo de la clase cincta, *Protocinctus mansillaensis* Rahman y Zamora, en prensa (*nomen nudum*). Además se han encontrado otros dos taxones, el cincta *Asturicystis* sp. y el blastozoo *Eocystites*. Todos ellos aparecen en la parte alta de dicha formación.

Por encima de la Formación Mansilla se sitúa la Formación Murero, ambas formaciones se distinguen claramente por un cambio de coloración de las lutitas, que pasan de ser rojizas a presentar tonalidades verdes y azules.

La Formación Murero es conocida por su importante contenido fosilífero con gran cantidad de trilobites, braquiópodos, esponjas, icnofósiles, etc (Liñán *et al*. 1996, 2008). También destaca por una abundante presencia de equinodermos, habiéndose encontrado representantes de varias clases:

- Cincta: *Sotocinctus ubaghsi* Sdzuy, 1993, *Gyrocystis mureroensis* n. sp. (*nomen nudum*), *Gyrocystis* n. sp. A, *Gyrocystis testudiformis* Friedrich, 1993, *G. platessa* Jaekel, 1918, *G. badulesiensis* Friedrich, 1993, *G. erecta* Friedrich, 1993, *Progyrocystis disjuncta* Friedrich, 1993, *Sucocystis* sp M.
- Eocrinoidea: *Gogia* sp., *Gogia parsleyi* Zamora *in* Zamora *et al.*, en prensa (b) (*nomen nudum*), *Gogia gondi* Ubaghs, 1987, *Eocystites* sp. y *Tabladocrinus moncayensis* n. gen n. sp. (*nomen nudum*).
- Edrioasteroidea, entre los que se incluyen un nuevo género y especie, un edrioasteroidea indet. y *Cambraster* aff. *tastudorum* Jell *et al*., 1985.
- Como elementos minoritarios se han encontrado el cornuta *Ceratocystis* sp. A y un ctenocystoideo por determinar.

El Grupo Acón está compuesto por varias formaciones siliciclásticas con una edad Cámbrico medio-Furóngico definidas por Álvaro (1995). Previamente, estos materiales fueron estudiados bajo diferente denominaciones como Capas de Ateca (Lotze, 1961), Capas de Acón (Schmitz, 1971) o Capas de la Almunia (Josopait, 1972; Shergold y Sdzuy, 1991).

En varias de estas formaciones se han encontrado niveles con abundantes equinodemos, que actualmente están en proceso de estudio. En este trabajo se ha abordado el estudio de los equinodermos de la base de la Formación Borobia, en la que los cincta siguen siendo muy abundantes y se han reconocido algunos taxones que habían sido definidos

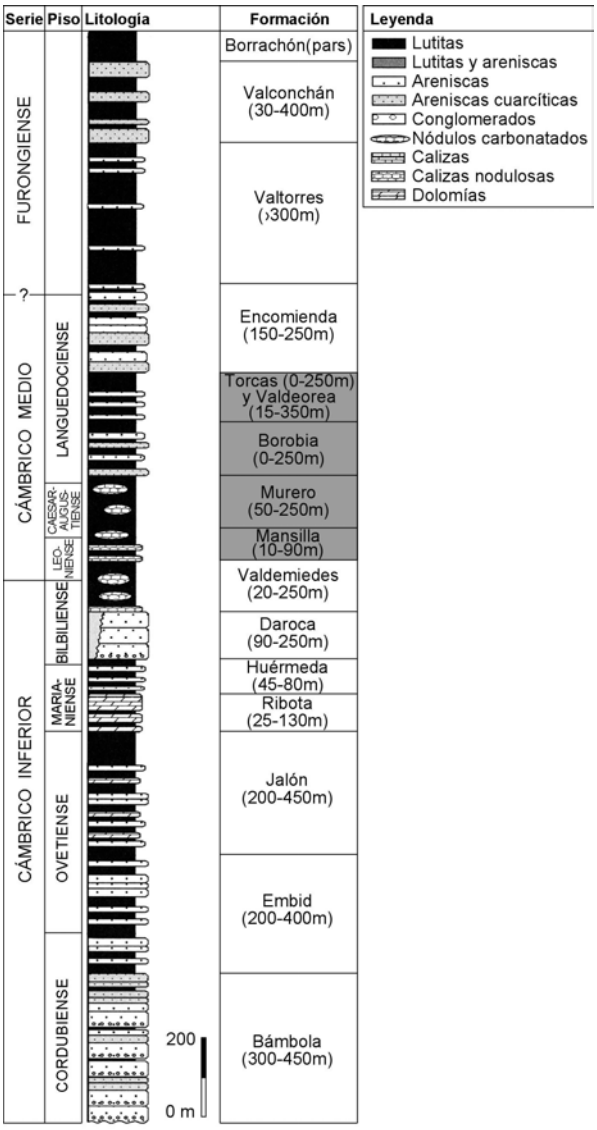


Figura 2.1: Columna sintética de las Cadenas Ibéricas con indicación en gris de las formaciones donde se han recogido y estudiado equinodermos durante este trabajo. Tomada de Gozalo *et al*. (2004).

en otras regiones como la Montaña Negra (Francia); como es el caso de *Elliptocinctus barrandei* (Munier-Chalmas y Bergeron, 1889) y *Sucocystis theronensis* Cabibel, Termier y Termier, 1959. Junto a estos también se ha encontrado *Lignanicystis* sp. También están presentes otras clases de equinodermos como el edrioasteroideo *Cambraster cannati* Miquel (1894), el estilóforo *Ceratocystis* sp., un nuevo cornuta y placas desarticuladas del eocrinoideo *Eocystites*.

Finalmente, dentro de este grupo merece la pena comentar que en la Formación Torcas se definió, *U. melendezi* (Schroeder, 1973). En la Formación Valtorres, con una edad ligeramente más moderna (Furóngico, antiguo Cámbrico superior), se han reconocido columnares de eocrinoideos tras revisar el material de Josopait (1972: capítulo 7.4).

2. 1. 2. Zona Cantábrica

El Cámbrico de la Zona Cantábrica en la Cordillera homónima está representado por potentes series siliciclásticas con algunos tramos carbonatos intercalados. Las bases estratigráficas de estos materiales fueron establecidas por Barrois (1882) y Compte (1937, 1938, 1959), aunque luego sufrieron algunos retoques y estudios de detalle; ver Zamarreño (1972), Aramburu y García-Ramos (1993) y Aramburu *et al*. (1992, 2006). En orden estratigráfico ascendente se encuentra la Formación Mora (constituida por lutitas y areniscas alternantes con rocas volcánicas, de edad neoproterozoica), la Formación Herrería (formada por cuarcitas, lutitas pizarrosas, areniscas groseras y conglomerados; Cámbrico inferior), la Formación Láncara (que es una potente sucesión de calizas y dolomías, Cámbrico inferior-medio), la Formación Oville (representada por una sucesión de lutitas pizarrosas con esporádicos nódulos carbonatados en la base, que culmina con areniscas finas; Cámbrico medio, llegando su techo en algunas áreas hasta el Ordovícico inferior) y la Cuarcita de Barrios (una sucesión de cuarcitas y areniscas groseras; Cámbrico medio-Ordovícico inferior).

Los trabajos en la Zona Cantábrica se han centrado principalmente en la base de la Formación Oville, concretamente en el Miembro Genestosa; que generalmente presenta un rico contenido fosilífero y en la que se han recolectado bastantes fósiles de equinodermos. Un hecho importante es que el límite de esta Formación con la infrayacente Formación Láncara es diacrónico, la edad de este límite varía desde el Leoniense superior hasta el Caesaraugustiense superior (Zamarreño, 1972; Sdzuy y Liñán, 1993; Liñán *et al.*, 2002). Los equinodermos son abundantes en los niveles lutíticos del Miembro Genestosa y su diacronía ha permitido estudiar los fósiles de varias biozonas, desde el Leoniense superior hasta el Languedociense inferior. Por otra parte, las faunas presentan una excelente conservación, sólo comparable a la de algunas localidades de las Cadenas Ibéricas, como Purujosa.

En esta tesis se han estudiado tres secciones de la Zona Cantábrica (Fig. 1.5), una localizada en Asturias (Soto 1, en Soto de Caso) y dos en León (Primajas 1 en Primajas y Barrios de Luna 1 en Los Barrios de Luna). En la Formación Oville se ha recuperado una fauna diversa que comprende diferentes grupos de equinodermos, como los Cincta: *Gyrocystis platessa* Jaekel, 1918, *G. testudiformis* Friedrich, 1993, *G*. sp. L, *Lignanicystis barriosensis* Zamora y Smith, 2008, *Sotocinctus ubaghsi* Sdzuy, 1993, *Asturicystis jaekeli* Sdzuy, 1993; los eocrinoideos: *Ubaghsicystis segurae* Gil Cid y Domínguez, 2002 y *Tabladocrinus* sp; un estilóforo del género *Ceratocystis* sp. B y un Ctenocystoideo sin determinar. Además, en la revisión del material de Würzburg se

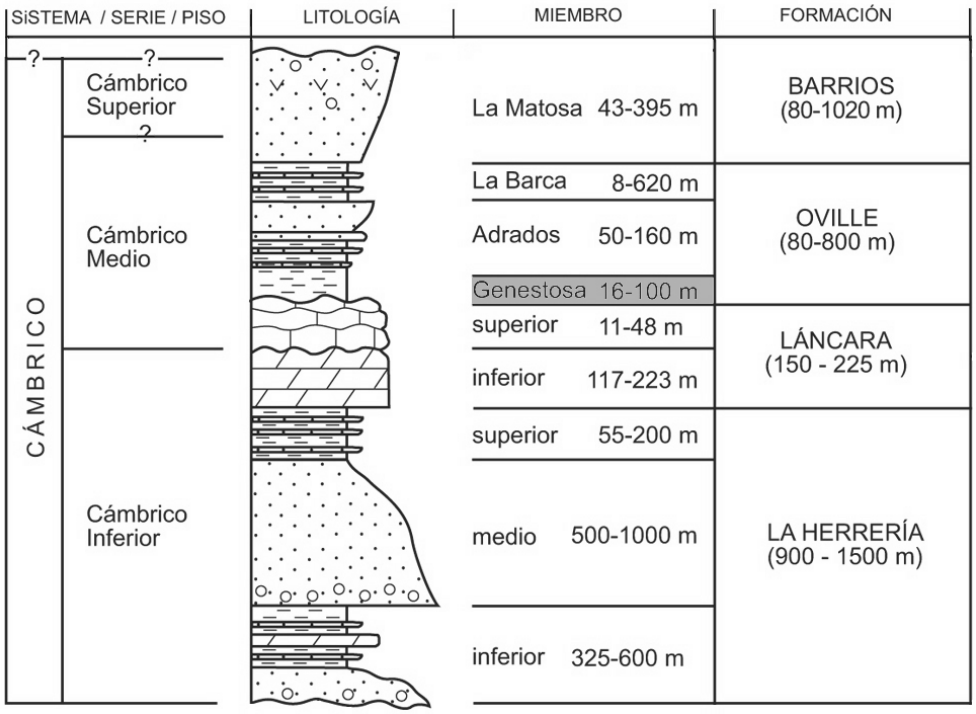


Figura 2.2: Columna sintética de la Zona Cantábrica con indicación del miembro donde se han recogido equinodermos. Según Aramburu *et al*. (1992).

evidenció la presencia de un edrioasteroideo del yacimiento de Riosol, que se ha determinado como *Stromatocystites* sp. Por último Gil Cid y Domínguez, 1995a, definieron en estos niveles el cincta *Gyrocystis cruzae*.

2.2. Localidades y secciones estudiadas

La elección de las diferentes secciones y localidades analizadas en este trabajo ha sido motivada por diversos factores. En primer lugar existían ya un conjunto de secciones suficientemente bien estudiadas, que podían servir como punto de partida a la hora de incluir los nuevos datos sobre equinodermos dentro del conocimiento general del Cámbrico medio del norte de España. Estas secciones son Rambla de Valdemiedes 1 y Jarque 1 (Cadenas Ibéricas). En la Zona Cantábrica se habían citado equinodermos en varias secciones clásicas, lo que condicionó la elección de secciones como Barrios de Luna 1 y Soto de Caso 1.

La selección de las dos secciones de Purujosa (3 y 4) se debe al conocimiento previo obtenido durante la realización de la Tesis de Licenciatura del autor (Zamora, 2005). Durante la misma se comprobó la existencia de varios niveles dentro del Grupo Mesones con una rica y bien preservada fauna de equinodermos, junto con representantes de otros grupos como trilobites, braquiópodos, esponjas, icnofósiles, etc.

La última sección analizada es la de Primajas 1, donde el autor encontró un nivel interesante con equinodermos durante sus prospecciones en la Zona Cantábrica.

Además de estas secciones, se han revisado algunas localidades o niveles puntuales de algunos cortes estratigráficos, que aquí se tratarán de manera conjunta. Estas localidades básicamente corresponden a localidades tipo de especies de equinodermos (Valtorres y Badules), aquellas en las que previamente se habían publicado datos de equinodermos (Mesones) o nuevas localidades donde se han encontrado por primera vez estos fósiles (Torrijo de la Cañada y Villalengua), todas ellas en la provincia de Zaragoza.

A continuación se procede a describir brevemente estas secciones y localidades, con indicación de la información sobre los equinodermos registrados en ellas. Para seguir un orden lógico primero se analizan las secciones de las Cadenas Ibéricas (Fig. 1.4) desde el SE al NO, a continuación las localidades de esta región y, por último, las secciones de la Zona Cantábrica (Fig. 1.5). El orden que se usa para describir las secciones de la Zona Cantábrica, es desde las partes más internas a las más externas. La base de la Formación Oville en Soto de Caso, que es el yacimiento más interno de la Zona Cantábrica, es Leoniense superior (Zona de *Eccaparadoxides asturianus*), en Primajas de Caesaraugustiense inferior (Zona de *B. granieri*) y en Barrios de Luna de Caesaraugustiense superior (Zona de *Solenopleuropsis simula*).

2. 2. 1. Rambla de Valdemiedes 1

La sección Rambla de Valdemiedes 1 se localiza al norte de la localidad de Murero, y es sin duda alguna una de las áreas mejor conocidas y estudiadas del Cámbrico español. La primera referencia a esta localidad fue hace casi un siglo y medio (Verneuil, 1862), posteriormente se han realizado numerosos estudios sobre la misma ver Liñán y Gozalo (1999). Murero se localiza en el sureste de la Cadena Ibérica Occidental, en la Unidad de Badules; en esta región los afloramientos cámbricos se estructuran según Gozalo *et al.* (1993) en tres unidades tectono-estratigráficas (Bloques de Vargas, Villafeliche y Jiloca); ubicándose la sección estudiada en el bloque de Villafeliche.

En la Rambla de Valdemiedes afloran niveles que abarcan desde la parte alta de la Formación Valdemiedes hasta la base del grupo Acón (Liñán y Gozalo, 1986; Liñán *et al*., 2008), en una sucesión monoclinal con un buzamiento generalizado hacia el suroeste y fracturada por fallas normales.

En la localidad de Murero se han levantado varias secciones (Liñán y Gozalo, 1986). De todas ellas, la más completa es la Rambla de Valdemiedes 1, motivo por el que se ha seleccionado en este estudio. Esta localidad es un referente importante para el estudio de trilobites y otros grupos cámbricos, ya que en ella se han definido numerosas especies; de todos modos el material se encuentra muy deformado tectónicamente, lo que dificulta de manera notoria el estudio de los equinodermos y su determinación. Además, esta deformación, plantea serios problemas para la realización de estudios paleobiológicos detallados de este y otros grupos.

La sección Rambla de Valdemiedes 1 ha sido publicada completa en varias ocasiones,

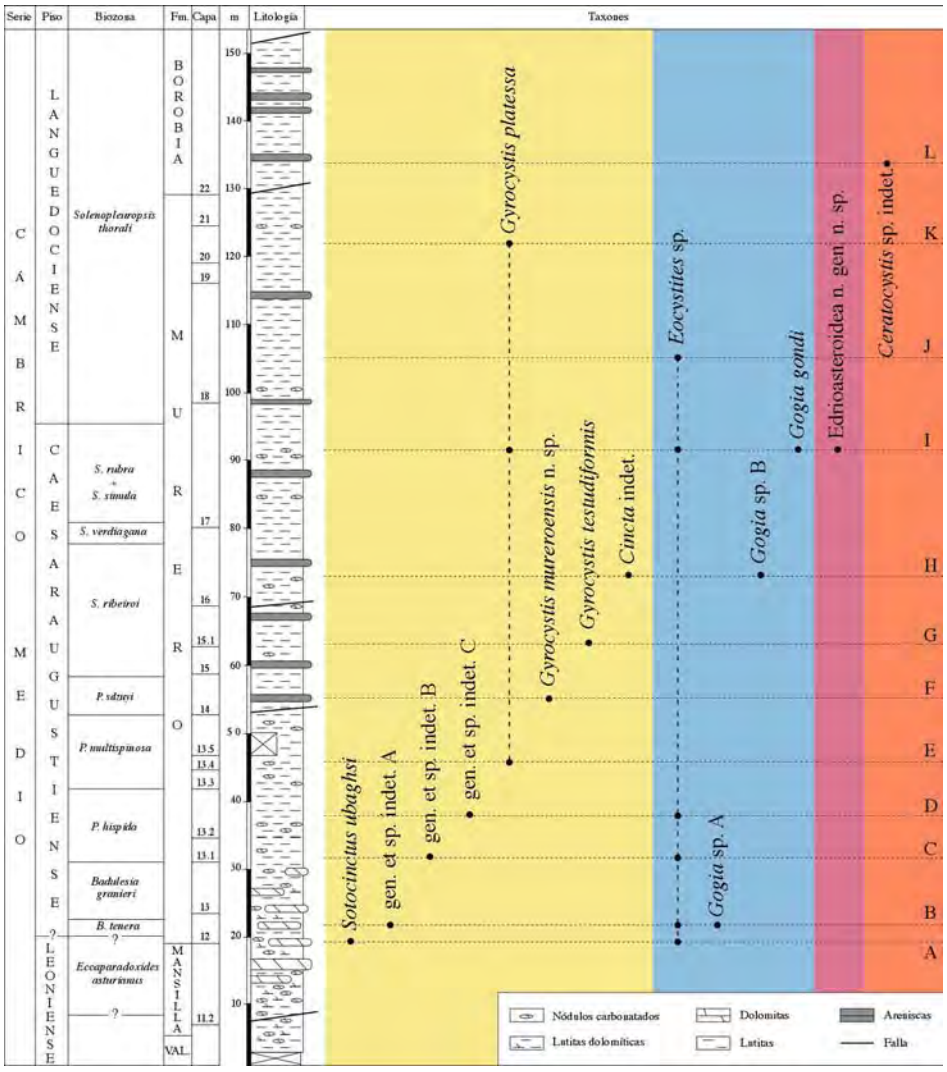


Figura 2.3: Columna estratigráfica de Murero (RV1) con indicación exacta de los niveles en los que se han recuperado equinodermos. Modificada de Liñán y Gozalo (1986). Los colores indican clases distintas de equinodermos.

ver Liñán y Gozalo (1986) y Liñán *et al*. (2008). La Formación Valdemiedes está representada sólo por sus niveles superiores, concretamente los últimos 60 metros de la misma (Dies, 2004); su litología es básicamente lutitas con escasos niveles de areniscas muy finas y algunos niveles con nódulos intercalados. En esta Formación se ha encontrado un único nivel con restos de equinodermos completos y articulados. En él se han recuperado varios ejemplares de edrioasteroideo de edad Cámbrico inferior (Bilbiliense) que se han clasificado como *Stromatocystites* sp.; también es destacable la gran abundancia de placas desarticuladas de edrioasteroideos en toda la formación.

La Formación Mansilla tiene un espesor visible de 17 m, aunque su base esta fallada, por lo que la potencia total debe ser mayor. Los niveles basales son predominantemente dolomíticos, de aspecto nodular y tonos rosados, con intercalaciones lutíticas violáceas. Continua con un tramo eminentemente lutítico, de color rosa, con nódulos dolomíticos esporádicos. Hasta el momento, en esta Formación sólo se han

encontrado placas de equinodermos aisladas.

La Formación Murero en este corte presenta una potencia de 110 metros de lutitas con niveles de nódulos intercalados. Se han reconocido once niveles con equinodermos articulados susceptibles de ser clasificados (Fig. 2.3), que de base a techo, se detallan a continuación:

- **A**, ha proporcionado el cincta *Sotocinctus ubaghsi* junto con placas de *Eocystites* sp.
- **B**, se ha localizado el eocrinoideo gogiido *Gogia* sp. A, un cincta sin determinar y placas desarticuladas de *Eocystites* sp.
- **C** y **D,** han proporcionado abundantes cincta todavía sin determinar
- **E**, registra la primera presencia del cincta *Gyrocystis platessa* (Fig. 2.4).
- **F**, sólo se ha encontrado *Gyrocystis mureroensis* sp. nov. (*nomen nudum*).
- **G**, abundantes ejemplares de *Gyrocystis testudiformis*
- **H**, ha proporcionado un ejemplar y numerosas placas de *Gogia* sp. B. y un cincta indet.
- **I**, es uno de los niveles que más material ha proporcionado y en el se ha encontrado un eocrinoideo clasificado como *Gogia gondi*, el cincta *Gyrocystis platessa* (Fig. 2.5) y un Edrioasteroideo n. gen. n. sp. (Fig. 2.6).
- **J**, se ha encontrado numerosas placas de *Eocystites* sp.
- **K**, es el último nivel de la Formación Murero y ha proporcionado *Gyrocystis platessa*.

En esta sección sólo afloran los primeros 20 m de la Formación Borobia, ya dentro del Grupo Acón, constituida por una alternancia

Figura 2.4: Niveles de la Formación Murero en Murero donde se han recogido equinodermos de la especie *Gyrocystis platessa*.

Figura 2.5: Cluster con cincta (*Gyrocystis platessa*) de Murero. Observar la gran deformación que presentan los ejemplares. Escala = 5 mm.

Figura 2.6: Edrioasteroideo del Cámbrico medio de Murero. Escala = 5 mm.

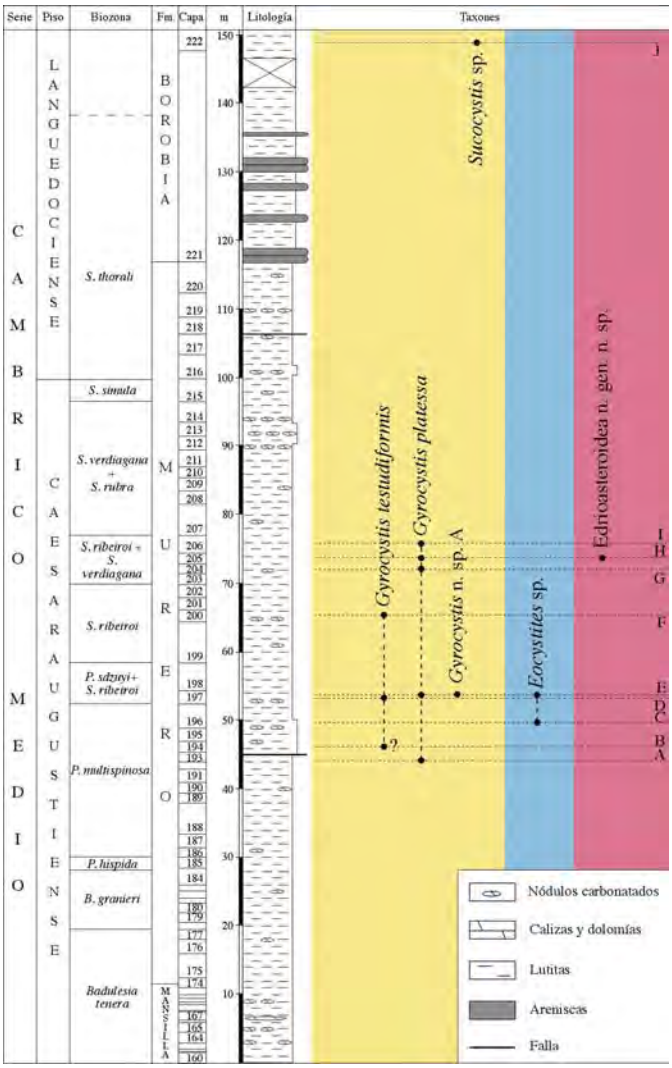
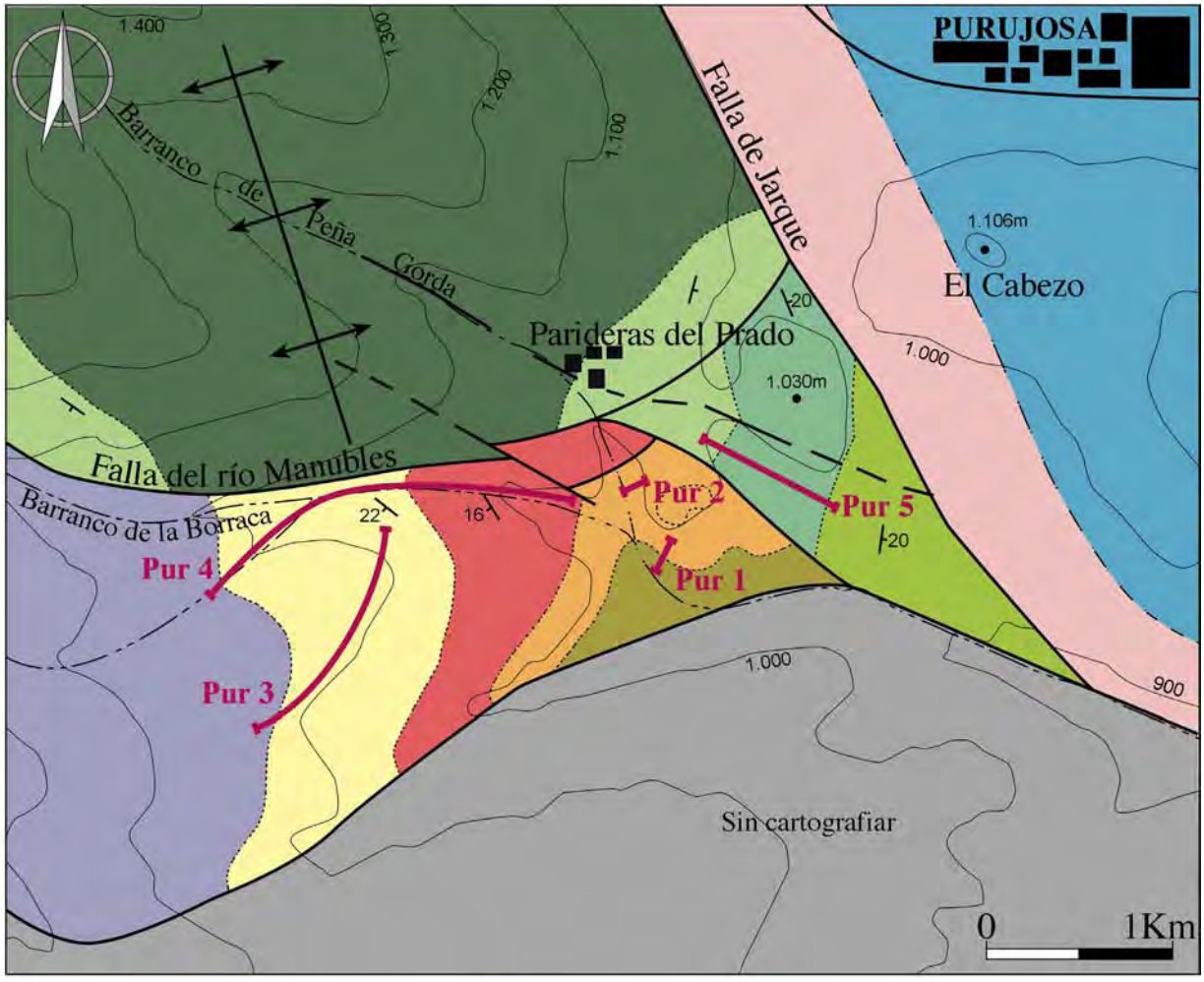


Figura 2.7: Columna estratigráfica de Jarque (J1) con indicación exacta de los niveles en los que se han recuperado equinodermos. Tomada de Liñán *et al*. (2008).

de lutitas rosadas y areniscas finas dispuestas en bancos centimétricos a decimétricos. En ella se han encontrado abundantes placas de equinodermos desarticuladas, aunque no se han reconocido ejemplares articulados. Únicamente han podido ser clasificadas algunas de estas placas como pertenecientes al estilóforo *Ceratocystis* sp. (nivel **L** de la Fig. 2.3).

2. 2. 2. Jarque 1

La sección de Jarque, al norte de la localidad de Jarque de Moncayo, se localiza en la parte septentrional de la Cadena Ibérica Oriental, dentro de la Unidad de Badules. La sección completa ha sido publicada por Liñán *et al*. (1996, 2008). La sucesión aflorante en esta localidad es una de las más completas de las Cadenas Ibéricas y abarca desde la Formación Embid hasta el Grupo Acón. El Grupo Mesones, con 340 m de espesor, se registra completo en esta sección.



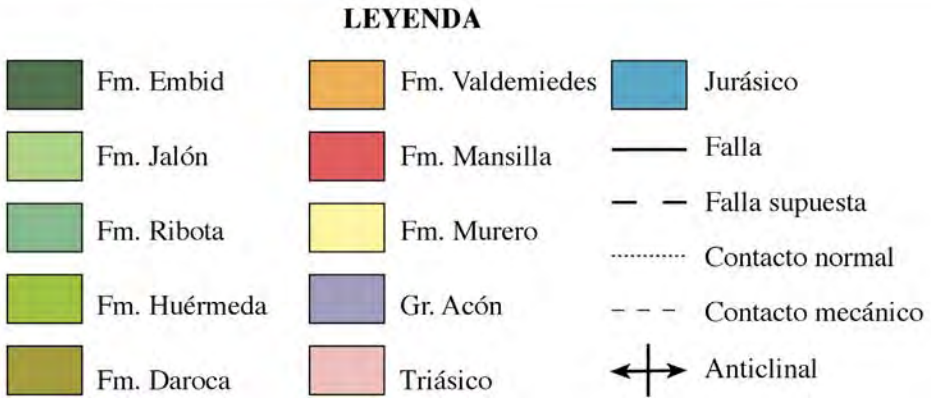


Figura 2.8: Cartografía del Cámbrico de Purujosa, en el Parque Natural del Moncayo, donde se muestran las formaciones en las que se han realizado los muestreos y la situación de los cortes que se muestran en la figura 2.9. Tomado de Zamora (2005).

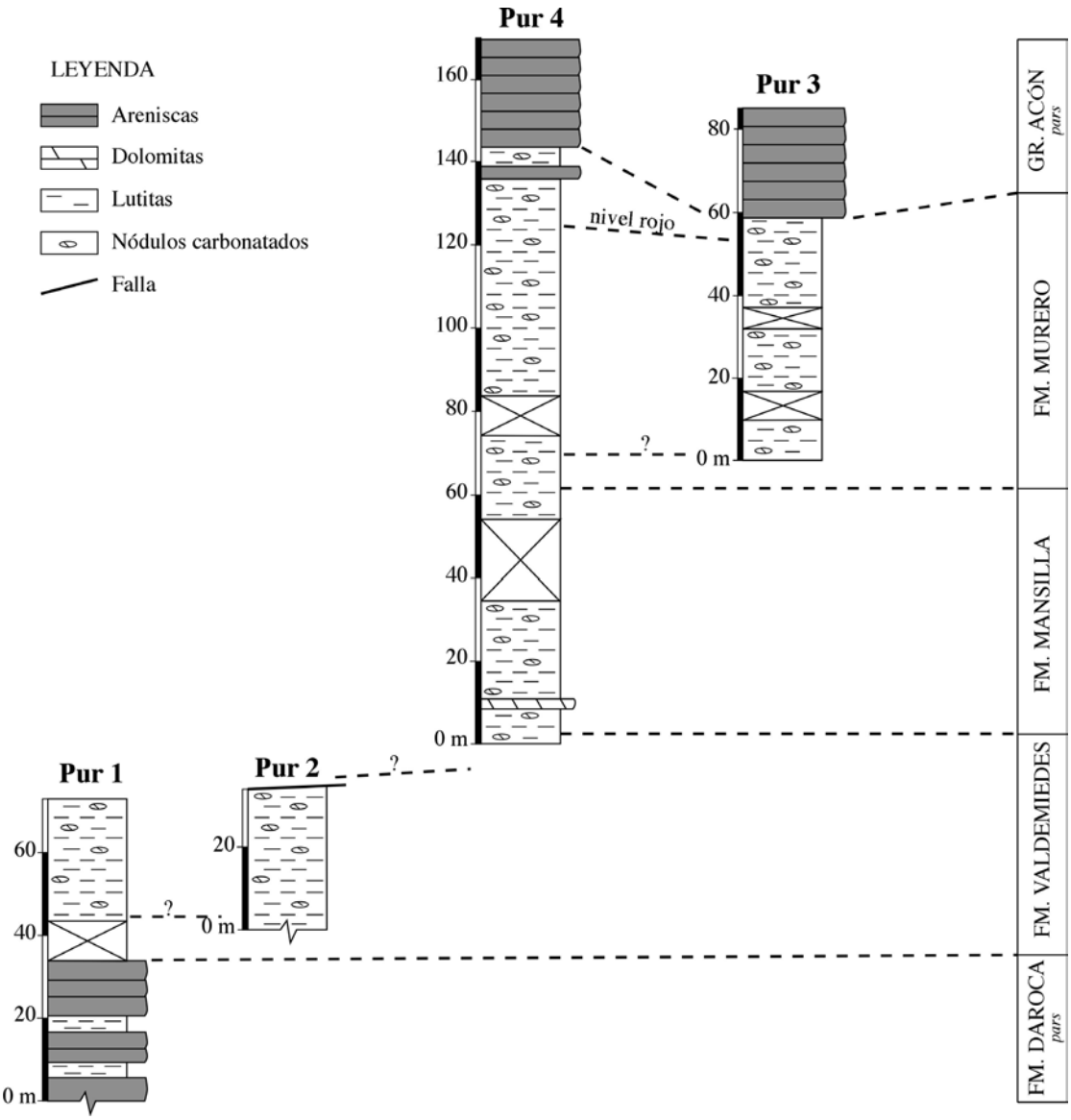


Figura 2.9: Correlación entre las columnas realizadas en Purujosa, donde se muestra como se ha construído la columna sintética a partir de las series Pur 3 y Pur 4. . Tomado de Zamora (2005).

La Formación Mansilla tiene un espesor de 72 m, con dos tramos uno inferior más carbonatado y otro superior mucho más lutítico, con nódulos calcáreos intercalados, ambos de colores violáceos y rojos. En esta Formación se han encontrado abundantes placas de equinodermos y algunos ejemplares articulados, pero que por el momento no se han podido determinar.

En esta sección los trabajo se han centrado en la Formación Murero, que en esta localidad presenta una potencia aproximada de 100 metros de lutitas verdes y ocres con niveles de nódulos intercalados. Dentro de esta Formación se han localizado 10 niveles (Fig. 2.7) con equinodermos articulados. A continuación se detallan los taxones identificados en cada uno de ellos:

- **A**, ha proporcionado una abundante fauna de *Gyrocystis platessa*.
- **B**, se han recogido ejemplares que se asignan con dudas a *Gyrocystis testudiformis*
- **C**, presenta placas desarticuladas de *Eocystites* sp.
- **D**, se han localizado ejemplares de *Gyrocystis testudiformis*
- **E**, se han reconocido *Gyrocystis platessa, Gyrocystis* n. sp. A y *Eocystites* sp.
- **F**, presencia de numerosos ejemplares articulados de *Gyrocystis testudiformis*
- **G**, **H**, **I**, son tres niveles muy próximos en los que se ha encontrado *Gyrocystis platessa*. En el nivel **H** además se ha encontrado un edrioasteroideo, que seguramente se trata de un nuevo género y especie.

En la Formación Borobia, cuyo límite se sitúa en unos niveles métricos areniscosos, y luego es eminentemente lutítica, sólo se han encontrado equinodermos en el nivel **J** (Fig. 2.7)**,** cercano a su base, del género *Sucocystis*.

2. 2. 3. Purujosa

Los afloramientos cámbricos de Purujosa (Fig. 2.8), en la Sierra de Tablado y dentro del Parque Natural del Moncayo, se localizan en la provincia de Zaragoza cerca del límite con Soria, a unos dos kilómetros al sur de dicha localidad y en la parte septentrional de la Cadena Ibérica Oriental. Geológicamente estos materiales se incluyen en la Unidad de Badules.

El Cámbrico de Purujosa es uno de los más completos de las Cadenas Ibéricas y destaca tanto la abundancia de fósiles

Figura 2.10: Cantera realizada en la Formación Murero para buscar equinodermos (Purujosa).

Figura 2.11: Fósil de estilóforo (*Ceratocystis* sp.) de Purujosa. Escala = 2 mm.

Figura 2.12: Carpoideo cincta, *Protocinctus mansillaensis* Rahman y Zamora (en prensa) conservado en calcita con las placas recristalizadas. Escala = 2 mm.

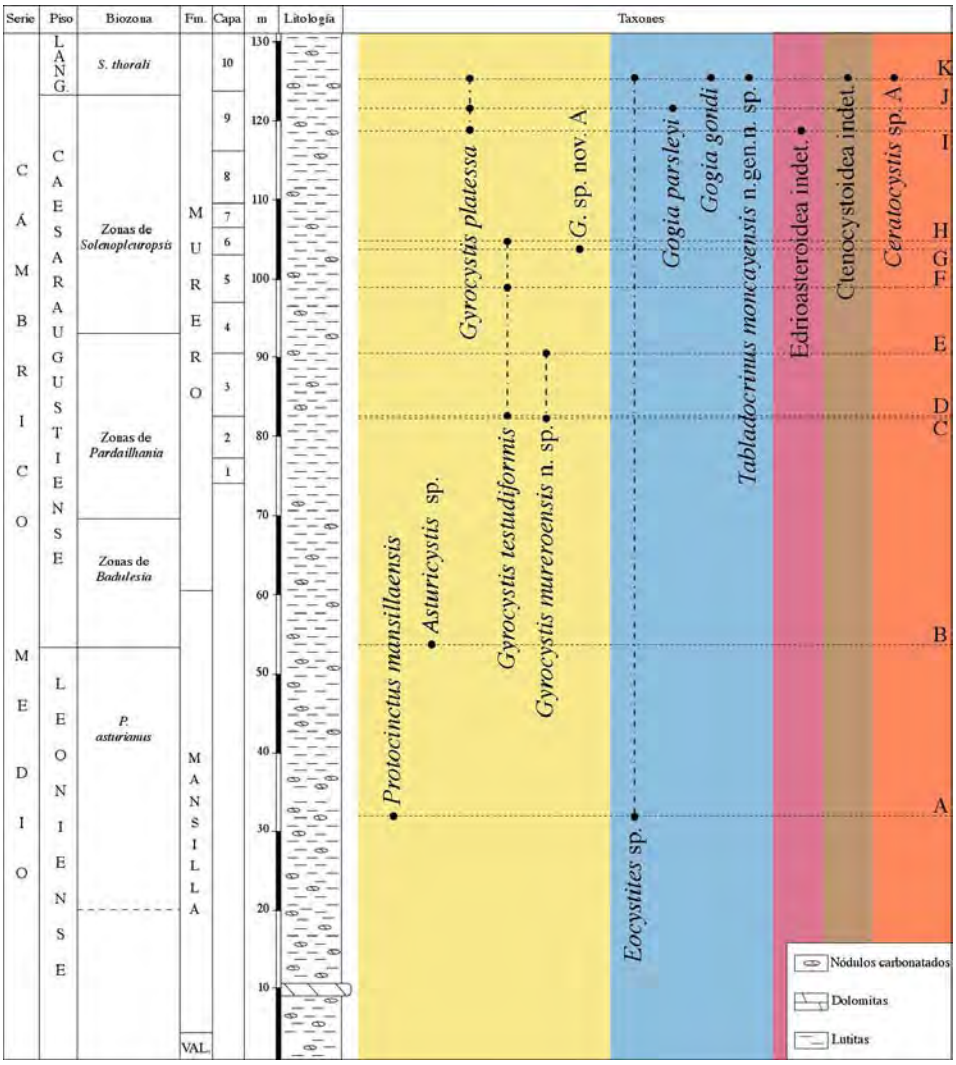


Figura 2.13: Columna estratigráfica de Purujosa (Parque Natural del Moncayo) con indicación exacta de los niveles en los que se han recuperado equinodermos.

como su excelente conservación. Esta región fue estudiada por el doctorando durante la realización de su Tesis de Licenciatura, en ella se pueden encontrar los detalles de la geología de esta región (Zamora, 2005).

En los trabajos previos se levantaron un total de cinco secciones estratigráficas (Fig. 2.8), en las que se encuentran representadas desde el techo de la Formación Jalón hasta la base del Grupo Acón. En este trabajo sólo se incluyen las secciones Pur-3 y Pur-4 (Fig. 2.9), en las que están representadas las formaciones Mansilla y Murero y la base del Grupo Acón, en cuyos niveles se han encontrado numerosos equinodermos. Parte del material recolectado ya está publicado (Rahman y Zamora, en prensa; Zamora *et al*., en prensa (b)) o en fase muy avanzada de estudio.

La sección Pur-3 incluye unos 60 m de la Formación Murero, cuya base se encuentra cubierta, y los primeros 20 metros de la base de la Formación Borobia. La sección Pur-4

se inicia cerca de la base de la Formación Mansilla, presenta completa la Formación Murero e incluye la base de la Formación Borobia. En la figura 2.13 sólo se incluyen las formaciones Mansilla y Murero, donde se han encontrado abundantes equinodermos, y está elaborada con los datos combinados de las secciones Pur-3 y Pur-4.

La Formación Mansilla tiene un espesor superior a los 60 m, aunque no se puede precisar más, ya que su base no aflora en buenas condiciones; está compuesta de lutitas violáceas con niveles de nódulos carbonatados intercalados y en su parte inferior se observa algún nivel dolomítico. Los fósiles son abundantes en la parte alta de la formación donde se han recogido trilobites, braquiópodos y equinodermos. En esta formación se han localizado dos niveles (A y B) con equinodermos. El nivel A con el cincta *Protocinctus mansillaensis* n. gen. n. sp. (Fig. 2.12) y placas aisladas de *Eocystites*, y el nivel B con el cincta *Asturicystis* sp.

La Formación Murero presenta una potencia total de 78 metros en la sección Pur-3; está compuesta de lutitas verdes y verde azuladas con algunos nódulos carbonatados intercalados. El techo es muy característico debido al color rojizo que presentan los niveles lutíticos. En ella se han localizado nueve niveles con equinodermos (Fig. 2.13):

- **C**, donde se ha reconocidos *Gyrocystis mureroensis* sp. nov. (*nomen nudum*)
- **D**, se caracteriza por la presencia del cincta *Gyrocyctis testudiformis*
- **E**, también caracterizado por el cincta *Gyrocystis mureroensis* sp. nov. (*nomen nudum*)
- **F** y **H**, al igual que el nivel **D**, se caracterizan por la presencia del cincta *Gyrocyctis testudiformis*
- **G**, con *Gyrocystis* sp. nov. A.
- **I**, en él se presentan asociados el cincta *Gyrocystis platessa* y un edrioasteroideo sin determinar
- **J**, se registran las especies *Gyrocystis*

Figura 2.14: Ejemplares de cincta de la localidad de Villalengua. Escala = 3 mm.

Figura 2.15: Ejemplares del cincta *Elliptocinctus barrandei* de la localidad de Villalengua. Escala = 5 mm.

platessa y *Gogia parsleyi* n. sp. (*nomen nudum*).

- **K**, presenta una abundante fauna de equinodermos en la que se han identificado el cincta *Gyrocystis platessa*, los eocrinoideos *Gogia* gondi, *Tabladocrinus moncayensis* n. gen n. sp. *nomen nudum* y *Eocystites* sp.), el estilóforo *Ceratocystis* sp. A (Fig. 2.11), restos de edrioasteroideos y un ctenocystoideo sin determinar.

2. 2. 4. Otras localidades de las Cadenas Ibéricas

En este apartado se sigue el mismo criterio utilizado para las secciones, se irán comentado desde las más meridionales a las más septentrionales. Este criterio sólo se modificará para la localidad de Mesones, que se verá en último lugar, ya que geológicamente se ubica en la Unidad homónima, mientras que el resto de localidades pertenecen a la Unidad de Badules.

2. 2. 4. 1. Badules

Las primeras referencias de la presencia de fósiles en el Cámbrico medio cerca de Badules se deben a Palacios (1893) y Dereims (1898), quienes citan trilobites paradoxídidos y conocorífidos, entre otros. Lotze (1929), Hernández-Samplelayo (1935) y Meléndez (1944a, 1944b), vuelven a referir fauna de este yacimiento. Meléndez (*op. cit.*) describió y figuró algunos trilobites de esta localidad, en la que definió una nueva especie, *Ptychoparia sampelayoi* Meléndez, 1944a, que Sdzuy (1961) incluye en el género *Solenopleuropsis*. Posteriormente, en los años 60 el yacimiento fue estudiado por el Prof. Peter Carls quién pasó toda la información a su entonces director de Tesis Doctoral el Prof. Sdzuy, que incluyó dos yacimientos con fósiles de Badules en su trabajo de 1961, a los que también se hacía referencia en Lotze (1961). Finalmente, Sdzuy (1969) publicó una serie de localidades y el listado de trilobites del Cámbrico medio de esta localidad y comentó que en ella había una de las mejores secuencias de las Cadenas Ibéricas del Cámbrico medio; sin embargo no llegó a publicar este material (actualmente depositado en el Museo Paleontológico de la Universidad de Zaragoza).

El yacimiento clásico se encuentra en la carretera que va de Badules a Fombuena, a la altura del Km 18,5 (Mélendez, 1994a, 1944b). Sdzuy (1961) cita niveles fosilíferos que se sitúan en el Km 17,850 (indicación del Prof. Carls) de la misma carretera, y que presumiblemente pertenecen a la misma sección de Mélendez, 1994a, 1944b. Uno de los problemas inherentes a este yacimiento es que los profesores Sdzuy y Carls recogieron todo el material durante la ampliación de la citada carretera y en los campos cercanos durante los años 60, pero actualmente los materiales de la zona están cubiertos, por lo que no es posible reconocer ninguna sección y hasta el momento sólo se ha podido recoger material rodado.

En referencia a los equinodermos, Friedrich (1993) describió *Gyrocystis badulesiensis* y *Gyrocystis erecta* en este yacimiento, pero no indica el nivel exacto donde aparecen; uno de los ejemplares depositado en Wurzbürg con el número PIW92V97, tiene

asociado un cranidio de trilobites clasificado como *Solenopleuropsis simula* lo que indica la parte alta del Caesaraugustiense superior o incluso el Languedociense inferior. Durante una visita reciente en compañía del Prof. Carls se encontró un ejemplar de *G. badulesiensis* rodado.

2. 2. 4. 2. Valtorres

Entre los pueblos de Ateca y Valtorres aflora una secuencia bastante completa de materiales del Grupo Acón, originalmente denominadas como *Almunia Schichten* por Josopait (1972). En los afloramientos que se sitúan al sur de la carretera Nacional II y la localidad de Valtorres, Josopait (1972) sitúa dos de sus localidades fosilíferas (localidades 4, 10) de la Capa A2 de las *Almunia Schichten*; esta capa equivale a la Formación Torcas según Álvaro (1995). En estas localidades Josopait encontró material de cincta que Schroeder (1973) asignó a *Gyrocystis*? *melendezi* n. sp., especie que posteriormente Friedrich (1993) incluyó en el género *Sucocystis*, y que en esta tesis se incluye en *Undatacinctus* (Smith y Zamora, en prensa, *nomen nudum*). Shergold y Sdzuy (1991: 199) ofrecen el listado de trilobites hallados en estas localidades, estos trilobites indican que estos niveles tienen una edad de Languedociense superior.

Durante esta tesis doctoral se han visitado ambas localidades y se ha recogido gran cantidad de material. Los cincta aparecen en unos niveles centimétricos de limolitas muy bioturbadas, asociados a restos de trilobites y braquiópodos articulados.

Figura 2.16: Lutitas de la Formación Oville con *Badulesia tenera* y el cincta *Sotocinctus ubaghsi* en el yacimiento de Soto de Caso (Zona Cantábrica).

Figura 2.17: Ejemplar de cincta conservado como molde en lutitas de la Formación Oville del yacimiento de Soto de Caso (Zona Cantábrica). Escala = 3 mm.

2. 2. 4. 3. Torrijo de la Cañada y Villalengua

En esta área estudiada previamente por Schmitz (1971) se encuentra una sucesión bastante completa del tránsito entre las formaciones Murero y Borobia. Por el momento no se ha realizado ningún trabajo en detalle, pero en las prospecciones preliminares se han localizado tres niveles fosilíferos en el primer

miembro de la Formación Borobia, en los que se ha descubierto una fauna muy interesante de equinodermos. La edad de estos niveles basada en los trilobites es Cámbrico medio, y casi con toda seguridad es de Languedociense inferior.

Los tres niveles estudiados son litológicamente muy parecidos (lutitas beiges), y todos ellos tienen gran abundancia de restos de equinodermos. En los tres niveles se ha encontrado el edrioasteroideo *Cambraster cannati* (Miquel, 1894) pero asociado a diferentes especies de cincta. En los dos niveles de Torrijo de la Cañada aparece asociado, en un caso a placas de cincta sin determinar y a un estilóforo cornuta indeterminado y en el otro a *Sucocystis theronensis*. En el caso de Villalengua aparece asociado a *Elliptocinctus barrandei*.

2. 2. 4. 5. Mesones

El Cámbrico de Mesones, al oeste de la localidad de Mesones de Isuela, se sitúa en la Cadena Ibérica Oriental. Desde un punto de vista geológico se ubica en la Unidad de Mesones (Gozalo y Liñán, 1988). Lotze (1961) fue el primero en establecer un esquema estratigráfico para el Cámbrico de la región. Posteriormente, Valenzuela *et al*. (1990) realizaron un trabajo centrado en la Unidad de Mesones entre las localidades de Brea de Aragón y Mesones de Isuela; este trabajo incluye una cartografía detallada y dos series estratigráficas de detalle, una en el Cámbrico inferior y otra en el Cámbrico inferior-medio, que abarcan desde la Formación Bámbola hasta el Grupo Mesones. Los trabajos más recientes

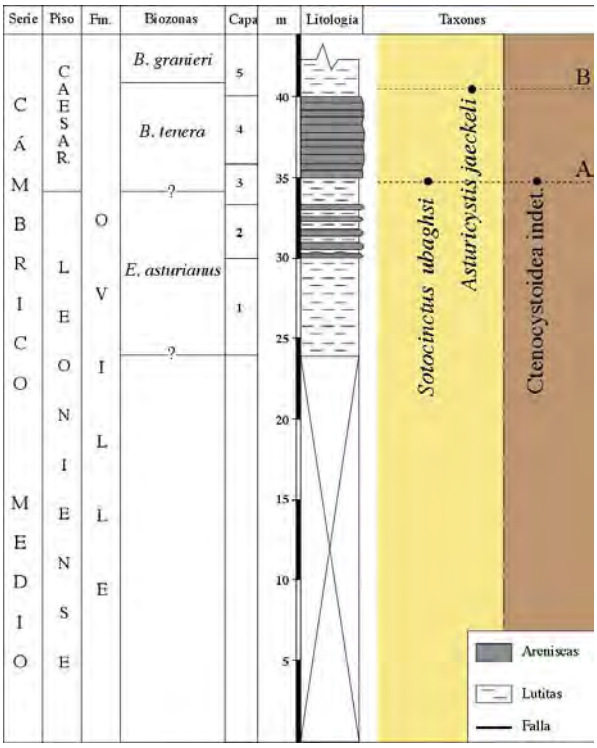


Figura 2.18: Columna estratigráfica de Soto de Caso con indicación exacta de los niveles en los que se han recuperado equinodermos.

sobre la región se han centrado básicamente en la Formación Valdemiedes, en los niveles entorno al límite Cámbrico inferior-medio (Gozalo *et al*., 1993; Clausen, 2004a, b; Dies Álvarez *et al*., 2004).

Desde el punto de vista de los estudios sobre equinodermos, merece la pena destacar el trabajo de Clausen (2004b), quién encontró placas aisladas de eocrinoideos que clasificó como *Rhopalocystis*? *mesonesensis*, *Rhopalocystis*? cf. *mesonesensis* y gen. et sp. indet. procedentes de los niveles de edad Bilbiliense (Cámbrico inferior) de la Formación Valdemiedes.

Hasta el momento, no se ha realizado una prospección detallada de la región, pero al revisar las colecciones que nuestro grupo

de investigación tiene en la Universidad de Zaragoza se encontró un ejemplar de edrioasteroideo clasificado como *Cambraster* cf. *tastudorum*. El otro taxón estudiado de este yacimiento es el cincta *Sucocystis* sp. M. encontrado por un estudiante y ahora doctorando del Área de Paleontología (Jorge Colás) durante la asignatura de Trabajo de Campo.

El primero de ellos ha sido estudiado por Zamora *et al*. (2007a: capítulo 7.1), y procede de la parte alta de la Formación Murero en niveles de edad Caesaraugustiense superior. El segundo de ellos (Zamora y Rahman, 2008: capítulo 7.5) procede del tramo III de la Formación Murero de acuerdo con Valenzuela *et al*. (1990), que actualmente se incluye en la parte alta de la Formación Murero. Se trata de un paquete constituido predominantemente por lutitas rojas aunque también aparecen algunos niveles intercalados de lutitas verdosas, algún nivel de areniscas y niveles de nódulos carbonatados intercalados. La edad de estos niveles es de Languedociense inferior.

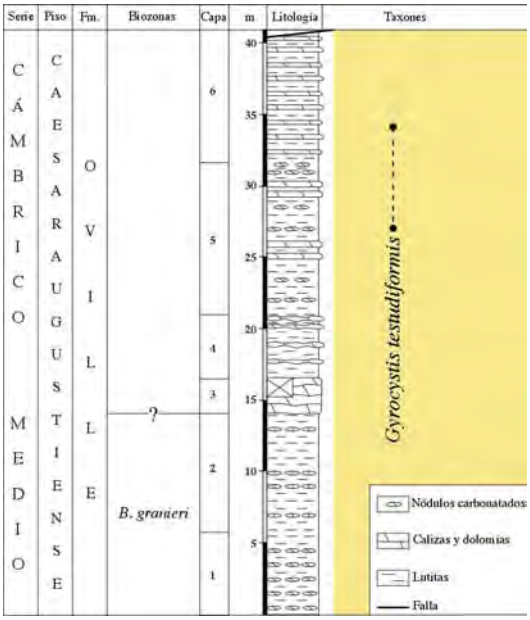


Figura 2.19: Columna estratigráfica de Primajas con indicación exacta de los niveles en los que se han recuperado equinodermos.

2. 2. 5. Soto de Caso 1

El yacimiento de Soto de Caso se encuentra en la zona asturiana de la Cordillera Cantábrica y ya fue citado por Julivert (1968). En el mismo volumen de la revista *Trabajos de Geología* también se hace referencia a esta localidad en Sdzuy (1968) y Zamarreño y Julivert (1968). En estos trabajos se ofrece su localización geográfica y geológica, una descripción detallada de sus trilobites y bioestratigrafía (Sdzuy, *op. cit.*), y se caracteriza dentro de la facies Beleño (Zamarreño y Julivert, *op. cit.*). Geológicamente se sitúa en la Unidad del Ponga (*sensu* Julivert, 1971), en la parte central de la Zona Cantábrica. Posteriormente, Sdzuy (1993) estudió los cincta provenientes de esta localidad donde define tres especies *Sotocinctus ubaghsi*, *Asturicystis jaekeli* y *Trochocystoides planus*, cuya posición bioestratigráfica está perfectamente establecida.

Debido a la importancia de Soto de Caso como localidad tipo de estas especies, el yacimiento fue visitado en Julio de 2008. Para acceder a la sección ha de tomarse una senda que asciende abruptamente la montaña entre las localidades de Soto y Bezanes; sin dejar la senda y a unos 2,5 kilómetros aproximadamente se encuentra primero la Formación Oville y luego la Formación Láncara. Los primeros metros de la formación Oville están bastante cubiertos y no es fácil distinguir donde está el

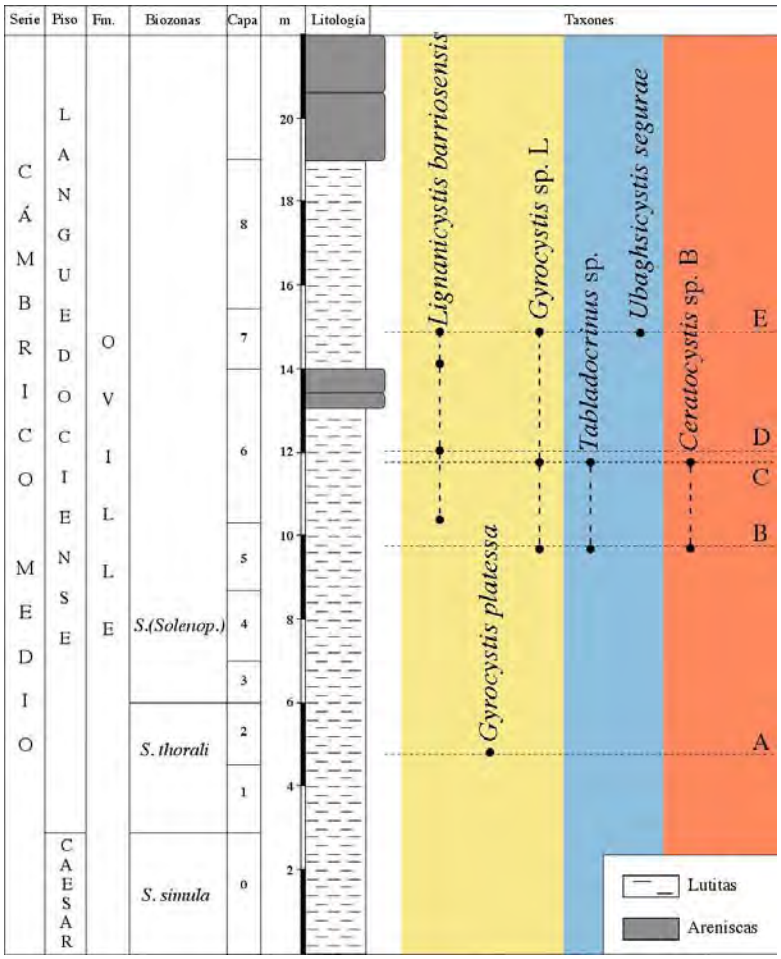


Figura 2.20: Columna estratigráfica de Los Barrios de Luna (BL-1) con indicación exacta de los niveles en los que se han recuperado equinodermos.

límite entre una y otra. Aún así, afloran varios metros de la formación Oville, compuestos de lutitas muy laminadas de color beige, muy ricos en fósiles de trilobites y equinodermos (Fig. 2.18).

El muestreo realizado durante la visita al yacimiento ha permitido localizar los niveles donde el Prof. Sduy definió los cincta *Sotocinctus ubaghsi*, *Asturicystis jaekeli* y *Trochocystoides planus*; además, en el nivel donde se encuentra *Sotocinctus ubaghsi* también se ha encontrado un ctenocystoideo. Por último decir que tras el estudio de este material, Smith y Zamora (en prensa: capítulo 7.7) consideran que *Trochocystoides planus* sería un sinónimo subjetivo más reciente de *Sotocinctus ubaghsi*.

2. 2. 6. Primajas 1

El corte de Primajas se localiza en la carretera que accede a esta localidad desde el embalse de Porma; esta carretera corta varias escamas cabalgantes en las que afloran parte de la Formación Láncara y la parte baja de la Formación Oville. Zamarreño (1972) estudió dos secciones en diferentes escamas, pero en este trabajo sólo se analizaron los materiales de la Formación Láncara, que incluyó dentro

de la facies Barrios dentro del esquema facial establecido para la Cordillera Cantábrica (ver también Sdzuy y Liñán, 1993). Geológicamente se sitúa en la Unidad del Esla (*sensu* Julivert, 1971), en la parte meridional de la Zona Cantábrica.

En una de las escamas cabalgantes que son cortadas por la carretera, se encuentra una sucesión de la base de la Formación Oville que presenta un buen afloramiento. Se reconocen 40 metros del miembro inferior de esta formación (Mb. Genestosa) compuestos principalmente por lutitas con nódulos carbonatados intercalados y niveles dolomíticos centimétricos (Fig. 2.19). Se han encontrado equinodermos en dos niveles muy cercanos uno del otro, en los que hasta el momento sólo se ha reconocido el cincta *Gyrocystis testudiformis*, junto a trilobites que indican una edad de Caesraugustiense medio.

2. 2. 7. Barrios de Luna

Esta localidad clásica es una de la más estudiadas de la Cordillera Cantábrica (Gómez de Llanera y Rodríguez Arango, 1948; Lotze y Sdzuy, 1961; Sdzuy, 1969; Bosch, 1969; Seilacher, 1970; Parga y Luque, 1971; Zamarreño y Julivert, 1978; Zamarreño, 1972; van Staalduinen 1973; Crimes *et al*., 1977; Martín Parra, 1989; Palacios y Vidal, 1992; Álvaro *et al*. 2003b; Wotte, 2006; Aramburu *et al*. 2006; Zamora *et al*. 2007b; Zamora y Smith, 2008). Geológicamente se sitúa en la Unidad de Somiedo-Correcilla (*sensu* Julivert, 1971), al suroeste de la Zona Cantábrica. Desde el punto de vista facial, los Barrios de Luna es el área tipo para las facies tipo Barrios establecida para el Cámbrico de la Cordillera Cantábrica por Zamarreño (1972) y Sdzuy y Liñán (1993).

Los trabajos se han centrado en el Miembro Genestosa de la base de la Formación Oville, en la sección BL1. En Aramburu *et al*. (2006: figura 12) se ofrece una cartografía de detalle, la sección estudiada se sitúa en la parada 5 de la figura citada. Se ha levantado una sección de detalle de 19 metros de potencia compuesta por lutitas principalmente, con un

Figura 21: Yacimiento de Los Barrios de Luna (BL-1). Se observa el contacto entre la Formación Láncara y el Miembro Genestosa de la Formación Oville.

Figura 22: Ejemplares de *Lignanicystis barriosensis* Zamora y Smith, 2008 del Yacimiento de Los Barrios de Luna (BL-1) recogidos en la formación Oville. Escala: 1 cm.

nivel de arenisca fina intercalado y que da un resalte en el barranco estudiado (Fig. 2.20, 21). La secuencia estudiada abarca desde la base de la Formación Oville hasta la impropiamente denominada "Arenisca de *simula*", cuya edad en esta región es Laguedociense inferior (Aramburu *et al*., 2006: 58 y figura 12). En casi todos los niveles analizados se han encontrado restos de equinodermos, aunque en algunos de estos niveles son muy escasos.

Friedrich (1993) describió un cincta en nomenclatura abierta proveniente de esta sección; el posterior hallazgo de más material (Fig. 2.22) permitió definir un nuevo género y especie: *Lignanicystis barriosensis* Zamora y Smith, 2008: ver capítulo 7.3, donde se incluyó este ejemplar. Gil Cid y Domínguez 2002 describieron el eocrinoideo *Ubaghsicystis segurae* con un único ejemplar en esta sección, pero no especifican cual sería su posición estratigráfica.

Los trabajos de campo en este yacimiento han proporcionado una fauna diversa de equinodermos que se localizan en cinco niveles (Fig. 2.20), todos ellos situados en materiales del Languedociense inferior:

- **A**, compuesto por argilitas, hasta el momento sólo se ha encontrado cincta *Gyrocystis platessa*
- **B**, a partir de este nivel la sucesión se hace más limolítica, en él se han encontrado placas desarticuladas del estilóforo *Ceratocystis* sp. B, un ejemplar articulado del eocrinoideo *Tabladocrinus* sp., un ejemplar de *Lignanicystis barriosensis* y varios ejemplares de *Gyrocystis* sp. L (para este taxón ver Zamora *et al*., 2007: capítulo 7.2)
- **C**, se han encontrado varios *Gyrocystis* sp. L y *Ceratocystis* sp. B, además de placas desarticuladas de *Tabladocrinus* sp.
- **D**, en este nivel es muy abundante el cincta *Lignanicystis barriosensis*, donde se recogieron 34 ejemplares en diferente estado de conservación (Zamora y Smith, 2008: capítulo 7.3).
- **E**, este nivel ha proporcionado varios ejemplares de *L. barriosensis*, un ejemplar de *Gyrocystis* sp. L y dos ejemplares completos del eocrinoideo *Ubaghsicystis segurae*, que por otro lado permite por primera vez conocer su posición estratigráfica exacta

CAPÍTULO 3: BIOSTRATIGRAFÍA

3. 1. Introducción

El conocimiento del registro de los equinodermos cámbricos presenta claras diferencias entre las distintas áreas a nivel mundial, en general esta información es bastante deficiente y queda todavía mucho trabajo por realizar. Las razones que pueden explicar esta falta de información son varias:

- El principal problema es de muestreo, ya que en la mayoría de los casos se trata de un grupo generalmente minoritario en las asociaciones fósiles cámbricas. Por ello es necesario movilizar gran cantidad de roca para encontrar ejemplares que puedan ser estudiados con fiabilidad.
- Otro problema deriva de la dificultad de reconocer algunos restos en el campo, por lo que sus fósiles pasan en muchas ocasiones desapercibidos.
- Un tercer problema, es que muchas veces, lo único que se encuentran son placas desarticulada cuyo valor taxonómico es muy limitado. Para clasificar equinodermos es necesario tener ejemplares completos que sólo están disponibles en determinados niveles que se denominan de manera genérica *Echinoderm Lagerstätten*.
- Por último, no se puede olvidar que desde el punto de vista bioestratigráfico este grupo no ofrece por el momento grandes precisiones, por lo que en los trabajos sobre geología regional o estratigrafía del cámbrico nunca ha sido un grupo que haya interesado a los investigadores.

De todos modos, en los últimos años y con un énfasis más paleobiológico, se está desarrollando por parte de un grupo de investigadores un importante esfuerzo para conocer mejor este grupo, lo que ha conducido en la última década a encontrar y describir un gran número de taxones de equinodermos del Cámbrico en numerosas regiones como Norteamérica, China, Europa occidental, Norte de Africa y también en España.

Estos nuevos hallazgos están permitiendo, por primera vez, conocer de manera más detallada la distribución estratigráfica de los distintos taxones, lo que supone un avance en las aplicaciones bioestratigráficas y de correlación de este grupo, aunque sean más limitadas que las de otros grupos como trilobites o acritarcos.

La escasez de trabajos con datos bioestratigráficos con equinodermos también es evidente cuando se analizan los estudios

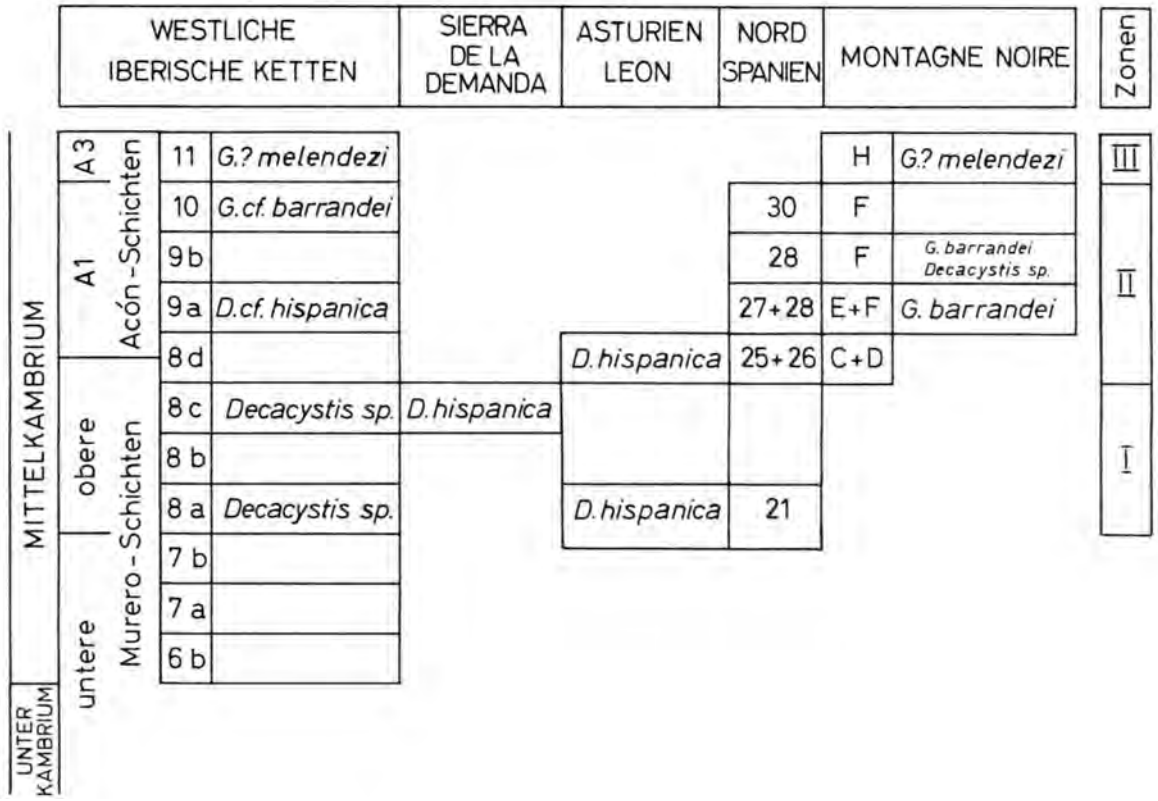


Figura 3.1. Esquema propuesto por Schroeder (1973) que muestra la posición estratigráfica de los cincta encontrados en el Norte de España y Francia.

previos en España. Sólo existen dos trabajos previos en los que se daba información precisa de la distribución estratigráfica de los diferentes taxones de equinodermos cincta del cámbrico medio español (Schroeder, 1973; Sdzuy, 1993). En el primero de ellos Schroeder (1973) hace un intento de síntesis de la distribución de las especies de cincta reoconocidas en el norte de España y en la Montaña Negra francesa (ver Fig. 3.1). Estas distribuciones se sitúan de acuerdo con los propuestas bioestratigráficas para el Cámbrico de ambas regiones por medio de trilobites. La propuesta de Sdzuy (1993) sintetiza en un cuadro la distribución de los géneros de cincta conocidos hasta ese momento en relación con las subdivisiones propuestas en España y Escandinavia (ver Fig. 3.2).

3. 2. Resultados

En la figura 3.3 de este trabajo se representan la distribución estratigráfica de todos los equinodermos del Cámbrico medio reconocidos hasta el momento en España. La edad de los distintos niveles con equinodermos se ha establecido en función de los trilobites acompañantes y de las escalas bioestratigráficas usadas en la actualidad. La precisión utilizada es a nivel de subpiso para facilitar su comparación con otras regiones mediterráneas. La escala utilizada es la desarrollada para el Cámbrico de la Península Ibérica y Francia, que de manera general se utiliza en la mayoría de los trabajos sobre el cámbrico de la región Mediterránea, y que para el Cámbrico medio incluye los pisos Leoniense,

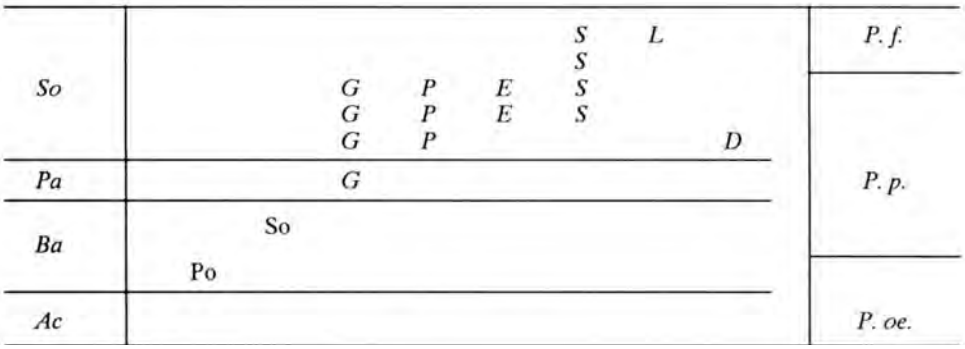


Figura 3.2. Distribución biostratigráfica de cincta (Tomado de Sdzuy, 1993). En las columnas de la izquierda y la derecha se muestran las subdivisiones mediterráneas y escandinavas respectivamente. Po y So indican los horizontes donde este autor encontró cincta en Porma y Soto de Caso (Zona Cantábrica). D, E, G, L, P y S, hacen referencia a los géneros de cincta *Davidocinctus*, *Elliptocinctus*, *Gyrocystis*, *Ludwigicinctus*, *Progyrocystis* y *Sucocystis*.

Caesaraugustiense y Languedociense (Liñán *et al*., 1993, 2002; Álvaro y Vizcaïno, 1998; Sdzuy *et al*., 1999). En aras de un análisis bioestratigráfico más detallado en la figura 3.3 se han incluido todos los taxones reconocidos durante la realización de esta tesis, aunque algunos de ellos todavía no han sido objeto de publicación. En esta figura los taxones se han distribuido de acuerdo con la clase a que pertenecen y, dentro de ella, por el orden de aparición en el registro.

A la hora de establecer esta distribución hay que indicar que existen tres taxones cuya posición biostratigráfica no se conoce con precisión que fueron definidos por Friedrich (1993) y Gil Cid y Domínguez (1995a): *Progyrocystis disjuncta*, *Gyrocystis badulesiensis* y *Gyrocystis cruzae*. Friedrich (*op. cit.*) al indicar su posición estratigráfica sólo indica que están asociados al género *Solenopleuropsis* de trilobites, cuya distribución abarca el Caesaraugustiense superior y el Languedociense inferior. *Gyrocystis badulesiensis* procede del yacimiento de Badules, que como ya se ha indicado en el capítulo anterior se encuentra cubierto en la actualidad y no se ha podido establer su posición exacta dentro de la serie. Por otro lado la localidad tipo de *Progyrocystis disjuncta* es Jarque, en la que no se ha vuelto a encontrar este taxón, a pesar de que esta localidad ha sido objeto de trabajo durante bastantes días por algunos miembros del grupo de investigación Murero. *Gyrocystis cruzae* fue definido al revisar una colección histórica del Museo Geominero y su posición biostratigráfica no se conoce con detalle. Gil Cid y Domínguez 1995a indican que se encuentra con *Solenopleuropsis* por lo que su edad aproximada es de Caesraugustiense superior-Languedociense inferior.

A continuación se va a sintetizar los datos de la figura 3.3 comentando por separado cada una de las clases de equinodermos reconocidas:

Clase Cincta

Los cincta presentan en España el registro más completo a escala mundial conocido hasta el momento. El cincta más antiguo, procedente del Leoniense superior

de las Cadenas Ibéricas, es *Protocinctus mansillaensis*. Ya en el Caesaraugustense inferior se han reconocido dos géneros: *Sotocinctus* y *Asturicystis*. El primero es monoespecífico, y la especie *Sotocinctus ubaghsi* se ha reconocido tanto en las Cadenas Ibéricas como en la Cordillera Cantábrica. El género *Asturicystis* fue definido en la Cordillera Cantábrica y se ha identificado durante este trabajo en las Cadenas Ibéricas.

El Caesaraugustiense medio-superior se caracteriza por la presencia de varias especies del género *Gyrocystis*, cuya distribución llega hasta el Languedociense inferior.

Durante el Languedociense inferior, además de continuar *Gyrocystis*, aparecen nuevos géneros como *Elliptocinctus*, *Lignanicystis* y *Sucocystis*; esta diversificación puede estar relacionada con cambios ecológicos asociados al comienzo de la regresión que tiene lugar a finales del Caesaraugustiense y base del Languedociense (Sdzuy y Liñán, 1993; Liñán *et al*., 1997, 2002; Álvaro *et al*., 2003a). La regresión alcanza su máximo regresivo durante el Languedociense medio, momento durante el cual no hay registro de cincta.

Tras este episodio existe registro del último género de cincta *Undatacinctus*, presente sólo en las Cadenas Ibéricas durante el Languedociense superior.

Clase Eocrinoidea

El eocrinoideo con un rango de distribución más amplio es el género *Eocystites*, cuya distribución abarca desde el Leoniense superior hasta el Languedociense inferior. Posiblemente bajo esta identificación se encuentren varias especies. El género *Gogia* es el eocrinoideo más representado en el Cámbrico medio español, hasta el momento sólo se ha encontrado en las Cadenas Ibéricas. De este género existen placas aisladas en distintos niveles, pero sólo ha sido posible identificar cuatro especies, dos de las cuales están en nomenclatura abierta: *Gogia* sp. A (Zamora *in* Zamora *et al*., en prensa (b)) representada en el Caesaraugustiense inferior por varios ejemplares. *G. parsleyi* Zamora *in* Zamora *et al*., en prensa (b) (*nomen nudum*) y *Gogia* sp. B se registran en el Caesaraugustiense supeior y *Gogia gondi* es característica del Languedociense inferior. Otro grupo de blastozoos representado son los Lichenoididae, conocidos previamente sólo en Bohemia. Se han reconocido dos especies distintas, asignadas al nuevo género *Tabladocrinus* (*nomen nudum*), de las que se ha recuperado muy poco material pero bien conservado. Las dos se registran en materiales del Languedociense inferior. El eocrinoideo *Ubaghsicystis segurae* sólo se ha encontrado en el Languedociense inferior de la Cordillera Cantábrica.

Clase Edrioasteroidea

Hasta el momento este grupo no se había citado formalmente en España, en este trabajo se ha encontrado diverso material procedente sólo de las Cadenas Ibéricas. En el Caesaraugustiense superior se han encontrado tres taxones: Edrioasteroidea indet., Edrioasteroidea gen. et sp. nov. y *Cambraster* cf. *tastudorum* (Zamora *et al*., 2007a). *Cambraster cannati* se ha encontrado en materiales del Languedociense inferior.

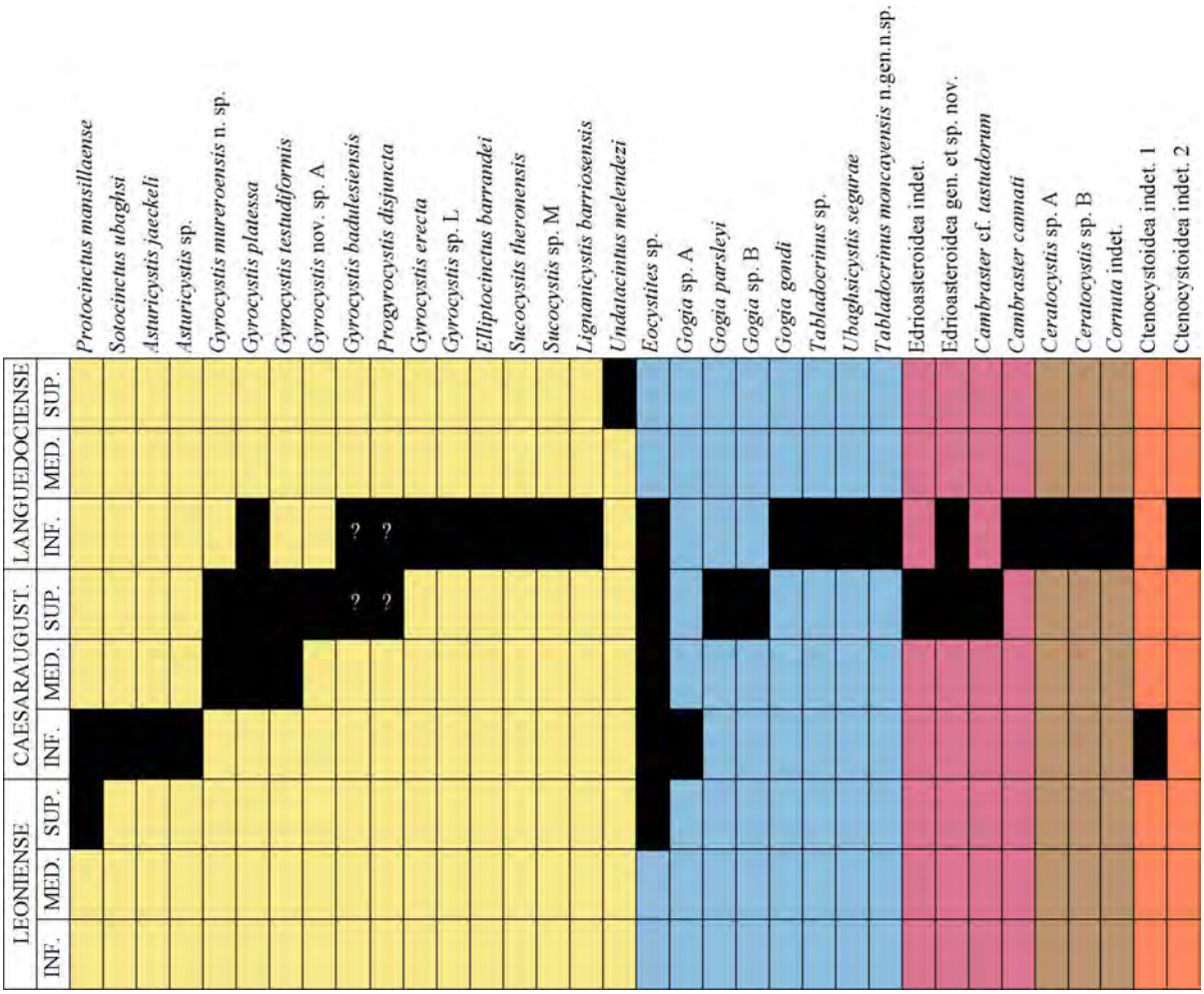


Figura 3.3. Distribución biostratigráfica de las cinco clases de equinodermos tratadas en este trabajo, Cincta, Eocrinoidea, Edrioasteroidea, Stylophora y Ctenocystoidea, procedentes del Cámbrico medio de las Cadenas Ibéricas y la Zona Cantábrica.

Clase Stylophora

Los estilóforos españoles incluyen miembros del grupo de los cornuta. Se han reconocido únicamente dos géneros uno de los cuales está todavía en nomenclatura abierta. *Ceratocystis* aparece tanto en el Languedociense inferior de las Cadenas Ibéricas como en el de la Cordillera Cantábrica, por ahora no es posible precisar si se trata de una o dos especies. El cornuta en nomenclatura abierta se ha encontrado en una sola localidad de las Cadenas Ibéricas en niveles del Languedociense inferior.

Clase Ctenocystoidea

Este grupo es extremadamente raro en nuestro país pero aparece representado en dos niveles distintos, uno en el Caesaraugustiense inferior de la Cordillera Cantábrica y otro en el Languedociense inferior de las Cadenas Ibéricas. Los ejemplares son por el momento muy escasos para abordar un estudio más profundo.

3. 3. Discusión de las propuestas anteriores

El esquema cronoestratigráfico de Schroeder (1973) *grosso modo* sigue siendo válido, aunque es necesario adecuar la nomenclatura taxonómica de acuedo con la revisión taxonómica realizada por Friedrich (1993) (ver capítulo siguiente). El esquema planteado por Schroeder permitió tener una primera visión de como se distribuía la clase Cincta en el Cámbrico de España y su comparación con la Montaña Negra de Francia. Para España reconoce tres zonas de cincta que de inferior a superior eran: *Decacystis* sp. (sinónimo de *Gyrocystis*), *Gyrocystis* cf. *barrandei* (es un sólo ejemplar que representa una cara ventral de *G.* cf. *testudiformis*) y *Gyrocystis* ? *melendezi* (considerado como especie tipo del género *Undatacinctus* por Smith y Zamora, en prensa).

El esquema de Sdzuy (1993) arroja una mayor claridad a la distribución de los cincta en la subprovincia Mediterránea. En él se observa la distribución a nivel de género de todos los cincta conocidos, pero al compararlo con el presentado en esta tesis, aparecen algunas incongruencias, las dos primeras pueden ser explicadas a la luz de las nuevas propuestas bioestratigráficas.

i) Se marca la presencia de *Sucocystis* en niveles de la parte media del antiguo subpiso de *Solenopleuropsis* (Caesaraugustiense superior), pero en el esquema actual no se incluye ninguna especie de *Sucocystis* en esta edad. El representante más antiguo de *Sucocystis* conocido pertenece a la zona de *S. thorali* indicativa del Languedociense inferior (Zamora y Rahman, 2008). En este caso hay que tener en cuenta que este nivel fue considerado como Caesaraugustiense superior hasta la definición del piso Languedociense por Álvaro y Vizcaïno (1998).

ii) Lo mismo ocurre para el género *Elliptocinctus* cuyo registro más antiguo es también el Languedociense inferior, la explicación sería la misma.

iii) Sólo se conocen dos ejemplares de *Progyrocystis* (el holotipo y un paratipo), sin embargo este taxón aparece representado en tres niveles distintos.

3.4. Comparación con otras regiones gondwánicas

Las faunas de equinodermos durante el Cámbrico presentan un endemismo marcado a nivel específico, por lo que resulta difícil compararlas. A nivel de grandes grupos taxonómicos (clase, por ejemplo) también existe un endemismo importante. Por ejemplo, los cincta son exclusivos de Gondwana, Avalonia y Siberia, los helicoplacoideos son únicos del Cámbrico inferior de Laurentia y nunca se han encontrado soluta en Gondwana. Sin embargo, cuando se comparan con regiones más cercanas paleogeográficamente se encuentran géneros y especies comunes, así ocurre con las faunas de equinodermos cámbricos españoles y las de la Subprovincia Mediterránea (*sensu* Sdzuy, 1972, y Sdzuy *et al*., 1999).

Montaña Negra

El Cámbrico francés presenta un buen registro de equinodermos durante el Caesaraugustiense superior y todo el Languedociense. Bergeron (1889) fue el primero en citar algunos cincta que fueron asignados al género *Trochocystites*, como era habitual en aquellos momentos. Courtessole (1973) fue el primero en establecer un esquema biostratigráfico situando las faunas de equinodermos; este esquema, al igual que ocurría con el de Schroeder (1973), presenta problemas asociados a los cambios posteriores en la nomenclatura sistemática. La siguiente aproximación proviene de Vizcaïno y Lefebvre (1999) quienes realizan una síntesis de los equinodermos cámbricos y ordovícicos y los sitúan según los niveles de Courtessole, en este trabajo ya se utilizó la sistemática actualizada según las últimos trabajos sobre equinodermos de Ubaghs (1987) y Friedrich (1993). Por último, Álvaro *et al*. (2001) sitúan todos los equinodermos conocidos en la Montaña Negra dentro del esquema regional de pisos y la zonación de trilobites generalmetne utilizada para la región Mediterránea. Esto permite situar con gran detalle las faunas francesas (Fig. 3.4) y se puede establecer una buena comparación con los datos españoles.

Al comparar las figuras 3.3 y 3.4 se observa que existe una discrepancia tanto en la distribución como en los máximos de diversidad que está ligada al distinto desarrollo facial en ambas regiones. El mayor pico de diversidad de equinodermos en Francia se alcanza durante el Languedociense medio (Zona de *Jincella*? cf. *prantli* y en menor medida en la

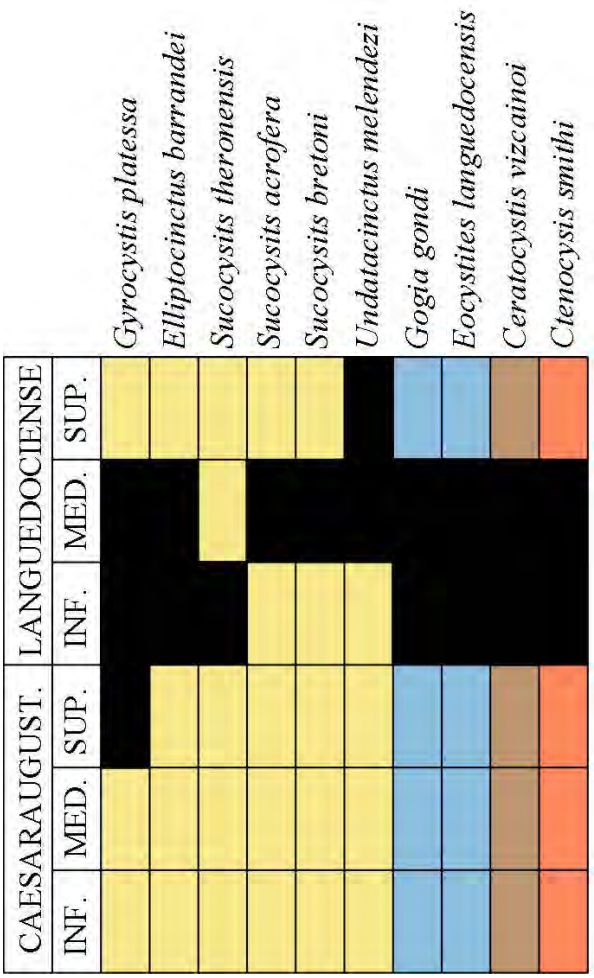


Figura 3.4. Distribución biostratigráfica de los equinodermos encontrados en el Cámbrico medio de la Montaña Negra (Francia). Basado en los datos de Álvaro *et al*. 2001.

Zona de *Bailiella souchoni*), pero los niveles equivalentes a estas zonas en España por el momento no han librado fauna, se trata de niveles dentro del Grupo Acón y la Formación Oville que son muy poco fosilíferos, debido al tipo de facies que representan. Aún así, las especies de cincta de España y Francia son prácticamente las mismas excepto con algunos endemismos como por ejemplo *Lignanicystis* en España. Por otro lado, cuando hay datos, sus distribuciones son también muy parecidas. Respecto al resto de las clases destaca únicamente la presencia de *Gogia gondi* Ubaghs, 1987 en el Languedociense inferior

y medio de Francia y en el Languedociense inferior de las Cadenas Ibéricas. El género de estilóforo *Ceratocystis* y el eocrinoideo *Eocystites* también están representados en el Languedociense inferior de ambas regiones. Este último, presenta en España un registro mayor abarcando desde el Leoniense hasta el Languedociense inferior.

Marruecos

El Atlas y el Anti-Atlas marroquíes han proporcionado algunos restos de equinodermos. Entre los cincta, destaca la presencia del género *Undatacintus*, con dos especies, *U. undata* (Friedrich, 1993) y *U. quadricornuta* (Friedrich, 1993). Ambas proceden de la Zona de *Bailiella* cf. *levyi* que equivale al Languedociense (*sensu* Geyer y Landing, 2004); en esta misma zona Friedrich (1995) cita un cincta en nomenclatura abierta (n. g. n. sp.). El género *Sucocystis* ha sido citado con dudas en base a muy poco material (Friedrich, 1993) y su posición biostratigráfica es incierta. Tanto *Undatacintus* como *Sucocystis* están presentes en España y Francia, en niveles de una edad similar.

Clausen (2004a) en su tesis doctoral incluye placas aisladas silicificadas procedentes de niveles entorno al límite Cámbrico inferior-medio y que pertenecen a distintos grupos de pelmatozoos, edrioasteroideos, ctenocystoideos y estilóforos. Al ser placas aisladas sólo han podido determinarse a nivel de clase. De todas ellas sólo se han publicado por el momento algunas placas de estilóforos (Clausen y Smith, 2005) y algunas de pelmatozoos (Clausen y Smith, 2008).

Cerdeña

Existen sólo unos pocos trabajos donde se abarca el estudio de los equinodermos del Cámbrico de Cerdeña. Loi *et al*. (1995) figuran algunos equinodermos de la Formación Cabitza (Cámbrico medio); en este trabajo figuran un ejemplar de cincta que asignan a *Decacystis hispanica*, pero sólo con ese ejemplar su determinación resulta compleja; también figuran algunas placas aisladas de *Eocystites*. Por otro lado, una placa que aparece en nomenclatura abierta (lámina 4, figura 16) seguramente se trata de la placa central C_M de *Ceratocystis*. Toda esta fauna procede de niveles del Caesaraugustiense superior.

Friedrich (1995) por su parte estudia unos pocos ejemplares de cincta que asigna a *Sucocystis* que seguramente tienen una edad parecida.

República Checa

Las faunas de equinodermos de Bohemia son de las mejor conocidas de toda Europa. Estas fauna muestran un marcado endemismo y sólo es posible establecer comparaciones con otras regiones a nivel de familia o género.

Entre los cincta se han descrito tres taxones: *Trochocystites bohemicus*, *Trochocystoides parvus* y *Asturicystis jaekeli*. Éste último seguramente no pertenezca al género *Asturicystis* ya que no coincide ni en la longitud de los surcos epitecales, ni en la posición de los túmulos ventrales (ver discusión en Smith y Zamora, en prensa: capítulo 7.7).

Los cincta de la región de Bohemia presentan una edad Leoniense-Caesaraugustiense, representan un clado independiente (Smith y Zamora, en prensa: capítulo 7.7) y debido a su endemismo no pueden ser comparados con los de España u otras regiones mediterráneas.

Los eocrinoideos están representados por varios géneros: *Akadocrinus*, *Acanthocystites* y *Luhocrinus*, pertenecientes a los órdenes Gogiida e Imbricata. Los Edrioasteroideos están representados por *Stromatocystites pentangularis* y los Estilóforos por el género *Ceratocystis*. También se han encontrado ctenocystoideos pertenecientes a los géneros *Ctenocystis* y a *Etoctenocystis* (este último endémico de Bohemia).

Sólo existe un género común de equinodermos entre Bohemia y España. Se trata del estilóforo *Ceratocystis*, cuya distribución se extiende también a otras regiones. En Bohemia está representado por la especie tipo del género, *C. perneri* encontrada en la Formación Jince en la Zona de *Eccaparadoxides pusillus* (Ubaghs, 1967), que corresponde con la parte alta del Leoniense y al Casaraugustiense inferior; aunque la correlación precisa entre ambas zonas es problemática (Álvaro y Vizcaïno, 1998). Sin embargo, los representantes españoles de este género son relativamente más modernos habiéndose encontrado en el Languedociense inferior. En esta tesis se ha realizado una revisión de la posición biostratigráfica y de la distribución paleobiogeográfica completa de este género (Rahman *et al*. en revisión: capítulo 7.9).

CAPÍTULO 4:
PALEONTOLOGÍA SISTEMÁTICA

4. 1. Introducción

En este capítulo se presenta una breve descripción y/o comentarios de los taxones de equinodermos estudiados. Éstos se incluyen en cinco clases distintas: Cincta, Eocrinoidea, Edrioasteroidea, Stylophora y Ctenocystoidea. El trabajo sistemático se ha centrado en las dos primeras clases, ya que son las más abundantes, tanto en número de ejemplares como diversidad. En el caso de los edrioasteroideos sólo se incluye un taxón que ha sido publicado previamente (Zamora *et al*., 2007a); en cuanto a las otras dos clases (Stylophora, Ctenocystoidea) sólo se comentarán brevemente, ya que por el momento no se ha realizado un estudio detallado de las mismas, al igual que de los edrioasteroideos no incluidos en este trabajo.

Como ya se ha comentado en capítulos anteriores, todo el material proviene del Cámbrico medio de las Cadenas Ibéricas y de la Zona Cantábrica. Dado el planteamiento de la tesis, realizada por artículos, se han incluido todos los taxones que han sido objeto de publicación previa (o están en prensa); además, se incluye una breve descripción y figuración de otras especies bien conocidas en el ámbito Mediterráneo, de las que se ha encontrado abundante material, pero que todavía no han sido objeto de una publicación. Por último, hay algunos taxones nuevos que están en fase muy avanzada de estudio, que también se incluyen pero como *nomen nudum*.

A continuación se comentan las características más destacadas, junto a una breve descripción de las principales rasgos anatómicos de cada una de estas clases.

Los **cincta** son exclusivos del Cámbrico medio. Son relativamente pequeños y con forma de raqueta (Fig 4.1), con un cuerpo plano-convexo (teca) y un apéndice caudal en forma de daga (estela). La cavidad corporal está rodeada por un anillo de grandes placas marginales (cinctus) y se encuentra sellada superior e inferiormente por dos tegumentos de pequeñas placas poligonales dispuestas de manera teselada. La cavidad corporal está perforada por una serie de aberturas (ver discusión en Zamora y Smith, 2008: capítulo 7.3), unas atraviesan el cinctus y otras el tegumento superior de placas (supracentralia). Anteriormente, dos surcos asimétricos se dirigen hacia una de estas aberturas unánimemente considerada como la boca. Algunos carecen de surco derecho.

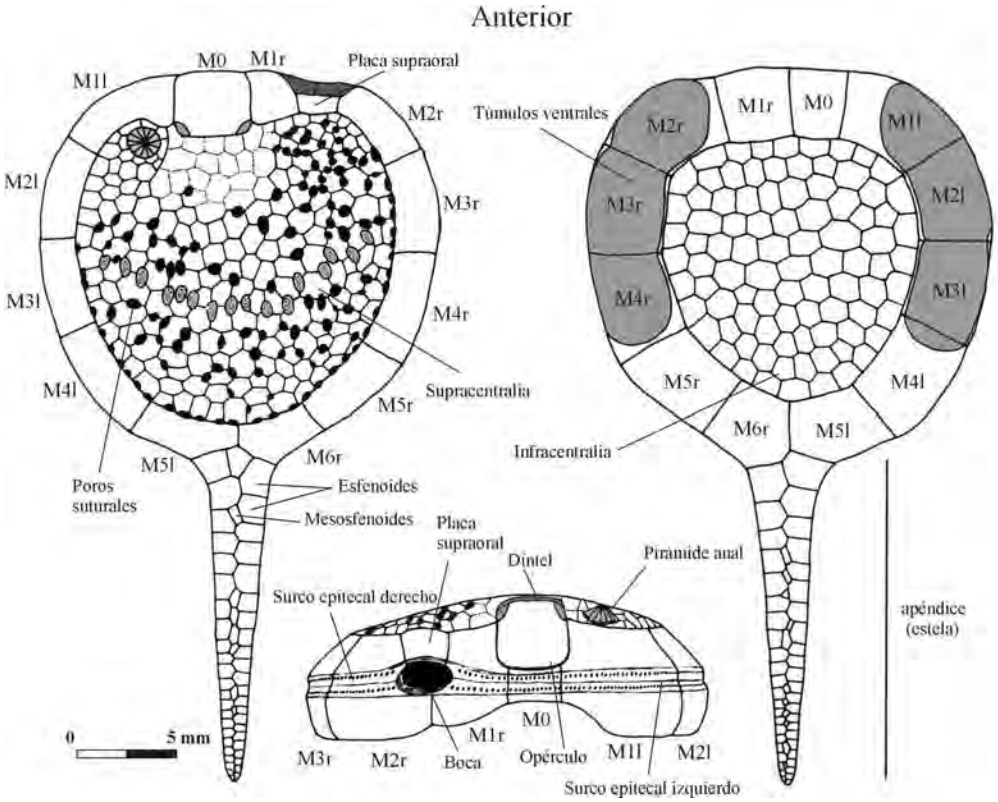


Figura 4.1. Reconstrucción del cincta *Trochocystites bohemicus* Barrande, 1887 donde se muestran las principales características anatómicas de este grupo. Redibujado de Friedrich (1993).

La bibliografía existente sobre cincta no es muy abundante; además, los términos morfológicos empleados en los diferentes trabajos han sido sustituidos repetidamente, en parte por cuestiones lingüísticas y en parte por cambios en la interpretación morfológica (Sdzuy, 1993). Los términos empleados aquí para la descripción se encuentran ampliamente desarrollados en los trabajos de Ubaghs (1967), Friedrich (1993) y Sdzuy (1993). Una traducción al castellano de una parte de ellos puede verse en Gil y Domínguez (1995b) y Zamora *et al*. (2007b: capítulo 7.2).

Aunque a lo largo de la historia del estudio de los cincta ha habido numerosas propuestas para nombrar las diferentes placas marginales (Jaekel, 1918; Gislén, 1927; Meléndez, 1952b; Ubaghs, 1967; Termier y Termier, 1973), en este trabajo se seguirá la propuesta de Friedrich (1993), en la que la placa marginal que forma parte de la base de la cámara distal (situada en el extremo anterior del cuerpo e incluida en el plano sagital) se denomina placa M0 y mantendría siempre una posición central (Fig. 4.1). A partir de ella se van numerando las sucesivas placas marginales (M1l M1r, M2l, M2r…) según se localicen a la izquierda (l) o a la derecha (r) de la M0. De esta manera se evita el problema que existía con otras nomenclaturas antiguas, en las que se daban distintos nombres a placas situadas en la misma posición en diferentes especies (Sdzuy, 1993).

Los **eocrinoideos** son el grupo de pelmatozoos más primitivo conocido, cuyos fósiles se remontan al Cámbrico inferior de

Norteamérica, China, España y Marruecos (Durham, 1978; Donovan y Paul, 1982; Ubaghs y Vizcaïno, 1990; Clausen, 2004b; Nardin, 2006; Zhao *et al*., 2007; ShiXue 2007). Posiblemente se trata de un grupo parafilético que comprende varios miembros de los cistoideos (Smith, 1984; Paul, 1988). Las principales innovaciones evolutivas de los eocrinoideos fueron el desarrollo de apéndices exotecales (braquiolas) erguidos para la alimentación y un órgano de fijación compuesto por numerosas placas globulares que más tarde dieron lugar a tallos formados por placas columnares, y que permitieron a estos organismos elevarse sobre el sustrato para captar alimentos (Sprinkle y Collins, 2006).

El esqueleto de los eocrinoideos se compone de tres partes principales, braquiolas, teca y tallo (Fig. 4.2). Las braquiolas son apéndices exotecales y sirven para la filtración del agua marina y la consiguiente captura de partículas nutritivas. Estas estructuras nacen de facetas braquiolares que conectan las braquiolas con los surcos alimenticios y que a su vez convergen en la boca. Existen numerosas diferencias morfológicas entre las braquiolas de los blastozoos y los brazos de los crinoideos, por lo que su posible o no homología sigue siendo un tema muy discutido (ver resumen en Guensburg y Sprinkle, 2007). La teca forma el cuerpo principal del organismo y se compone de placas organizadas en ciclos o irregularmente dispuestas. En su interior albergaría la masa visceral. El tallo, que en ocasiones está ausente, se compone de placas calcáreas y permite al organismo elevarse sobre el sustrato. En ocasiones presentan estructuras

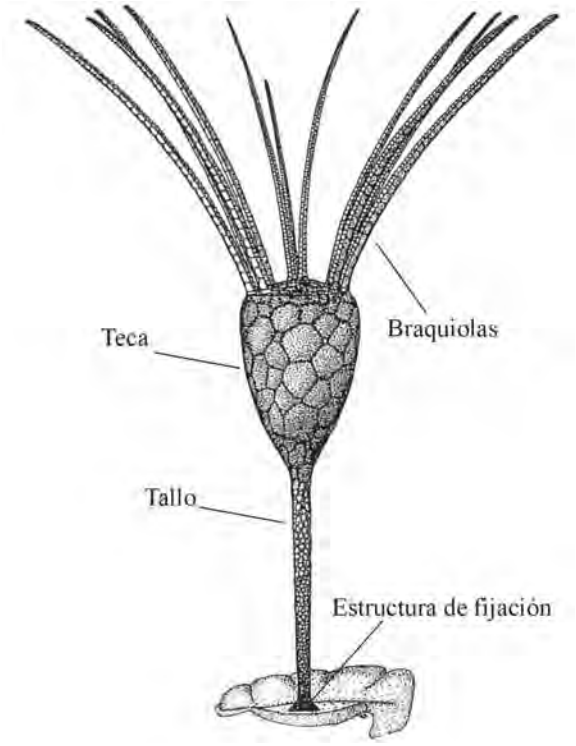


Figura 4.2. Reconctrucción de un eocrinoideo (*Gogia* n. sp.) del Cámbrico medio de Utah donde se observa el plan corporal típico de estos organismos. Tomado de Sumrall (1996).

distales de fijación en forma de disco, maza o ancla.

La nomenclatura utilizada en este trabajo para los eocrinoideos proviene principalmente de Ubaghs (1967) y Sprinkle (1973).

Los **edrioasteroideos** son un grupo de equinodermos cuyo origen se remonta al Cámbrico inferior y cuya historia evolutiva se extiende hasta el Carbonífero. Durante este intervalo se conocen más de 60 géneros. La morfología de los edrioasteroideos cámbricos se diferencia ligeramente de sus descendientes por lo que este apartado está centrado principalmente en la morfología de los primeros.

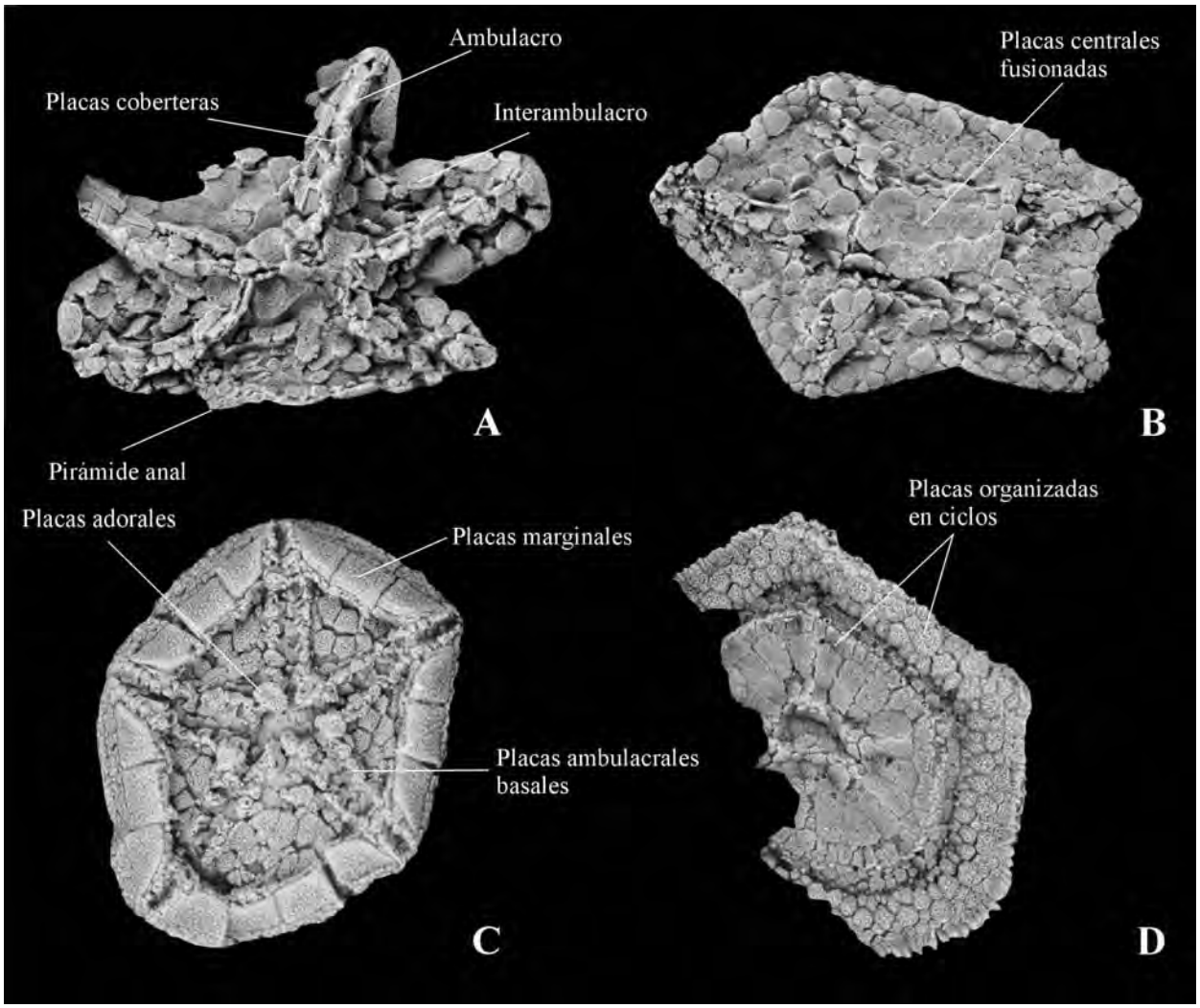


Figura 4.3. Morfología general de los edrioasteroideos cámbricos. A, B. Cara adoral y aboral respectivamente de un edrioasteroideo (gen. nov. sp. nov.) del Cámbrico medio de Murero. C, D. Cara adoral y aboral de *Cambraster tastudorum* Jell *et al.* 1985 (Cámbrico medio de Australia). Todas las fotografías son moldes de látex de ejemplares blanqueados con cloruro amónico.

La teca se divide en dos partes principales (*sensu* Smith, 1985): dorsal (parte inferior de la teca o aboral) y ventral (parte superior de la teca o adoral) que pueden ser de igual o de distinto tamaño dependiendo del género (Fig. 4.3). En la superficie ventral se encuentran la mayoría de las estructuras que conectan el interior de la cavidad tecal con el exterior. En ella se localizan los ambulacros, el peristoma, el ano, las epispiras y el hidroporo. Se diferencian además zonas ambulacrales e interambulacrales. Los ambulacros se sitúan elevados sobre el resto de la teca **y** presentan un patrón de distribución de tipo 2-1-2 (*sensu* Sprinkle, 1973), nombrándose con letras de la A a la E. El ano se situaría entre el ambulacro C y el D y el resto se numerarían correlativamente y según las agujas del reloj. Los ambulacros se componen de multitud de placas dispuestas en series (Fig. 4.4). Hay que diferenciar dos grupos de placas principales, placas coberteras (*cover plates*) y placas ambulacrales basales (*flooring plates*).

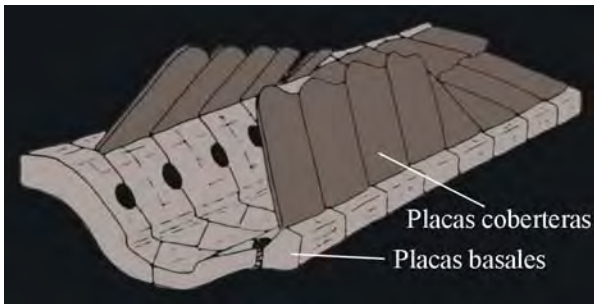


Figura 4.4. Estructura general del ambulacro en un Edriasteroideo. Modificado de Bell (1976).

La zona interambulacral está deprimida respecto a los ambulacros y se compone de multitud de placas ensambladas entre sí. En algunas especies, estas placas presentan epispiras en las juntas de unión, excepto en la conexión a las placas ambulacrales, osículos marginales y las placas del periprocto (Smith, 1985). El periprocto se localiza entre los ambulacros C y D y aparece cubierto por las placas de la pirámide anal.

Las placas de la zona dorsal pueden dividirse en dos grupos, las que forman el anillo marginal, y el resto, situadas en posición central y cerradas por este anillo. Las

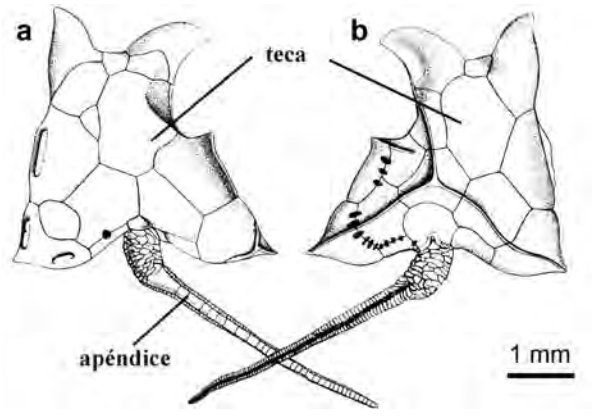


Figura 4.5. Morfología general de un estilóforo. Modificado de Ubaghs (1967).

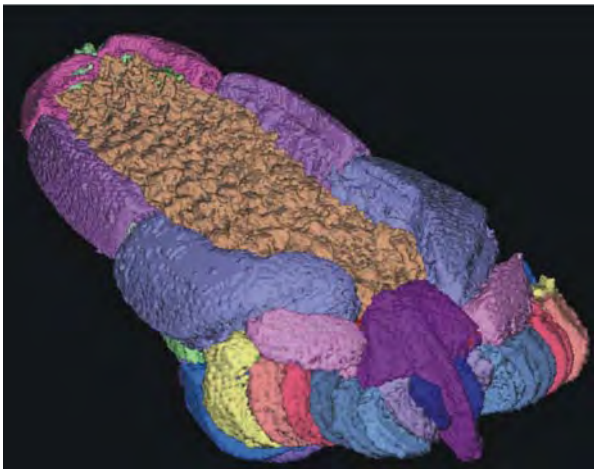


Figura 4.6: Morfología general de un ctenocystoideo basada en una microtomografía computerizada de la especie *Ctenocystis utahensis* Robison y Sprinkle (1969) del Cámbrico medio de Utah (USA). Cortesía de I. A. Rahman.

placas de esta superficie, al contrario que en la superficie ventral nunca presentan epispiras. En el centro se observa en ocasiones varias placas fusionadas, constituyendo un disco de fijación.

Toda la nomenclatura utilizada se ha tomado de Smith (1985) (Figs. 4.3, 4.4).

Los **estilóforos** son el grupo de equinodermos más controvertido que existe (ver un resumen en Ruta, 1999c). Su esqueleto se compone de dos partes (Fig. 4.5), la teca y un apéndice. Las discrepancias que existen sobre este grupo radican en las diferentes interpretaciones que existen sobre la funcionalidad del apéndice y de las distintas aberturas de la teca. La teca presenta una morfología muy variada, pero a grandes rasgos es asimétrica o con tendencia a la simetría bilateral (Lefebvre, 2003). En este trabajo se sigue la propuesta de Philip (1979) y Smith (2005), en la que la teca se situaría en posición anterior, donde estaría la boca. Los poros o

aberturas situadas a la izquierda de la teca serían considerados como estructuras de salida de una faringe interna. El apéndice posterior está formado por tres partes, una proximal constituida por series de placas imbricadas, una media formada por el estilocono y otra distal formada por una serie de placas en una disposición uniseriada, que se cierra por series de placas más pequeñas. En este trabajo se considera el apéndice como una estructura relacionada con el movimiento del organismo (*sensu* Clausen y Smith 2005; Rahman *et al*. 2009). La nomenclatura utilizada sigue la propuesta de Ubaghs (1967) con algunas modificaciones. Todas ellas pueden verse en Rahman *et al*. (en revisión: ver capítulo 7.9).

Los **ctenocystoideos** son un grupo de carpoideos cuyos fósiles se descubrieron relativamente tarde en la historia del estudio de los equinodermos Robison y Sprinkle (1969). Presentan una teca aplanada en sentido dorso-ventral rodeada de placas marginales (Fig. 4.6). Dos tegumentos de pequeñas placas cubren la cavidad corporal. Hasta aquí su plan corporal no es muy diferente al de los cincta. Sin embargo, los ctenocystoideos presentan novedades morfológicas, como la ausencia de apéndice y la presencia de un órgano alimenticio único, el aparato ctenidial. Esta estructura se conserva especialmente bien en *Ctenocystis utahensis* Robison y Sprinkle, 1969. Se compone de una placa central (supra-oral), de la que irradian hacia izquierda y derecha series de placas ctenidiales. Ventralmente las placas marginales están modificadas en su parte anterior, donde desarrollan una prolongación espinosa que cierran el aparato ctenidial. Estos organismos presentan una simetría casi bilateral.

4. 2. Taxonomía descriptiva

Phylum ECHINODERMATA
Bruguiere, 1791 (ex Klein, 1734)

Clase **CINCTA** Jaekel, 1918

Comentarios: Friedrich (1993) ofrece una diagnosis enmendada y completa de la clase, en la que incluye las principales características. Entre ellas las más importantes y que claramente diferencian a los cincta de otros grupos de equinodermos son:

i) Complejo porta-opercular, en el que se incluyen características como la presencia de un opérculo móvil, los tubérculos adoperculares, el dintel y el porta.

ii) Boca situada en posición anterior derecha en la que convergen uno o dos surcos epitecales que son asimétricos (cuando son dos).

iii) presencia de estela, cuya construcción se considera como una continuación directa del cinctus (esfenoides) y de los tegumentos de placas supracentral e infracentral (mesosfenoides).

El resto de las características anatómicas observables en los cincta pueden estar presentes en otros grupos de equinodermos por homología u homoplasia. Entre ellas se puede citar por ejemplo la presencia de placas marginales, presentes también en estilóforos, ctenocystoideos o edrioasteroideos, o la presencia de tegumentos de placas flexibles también presentes en muchos rombíferos, ctenocystoideos, eocrinoideos etc.

La clase Cincta se compone de tres familias distintas, Trochocystitidae, Gyrocystidae y Sucocystidae (*sensu* Friedrich, 1993). Hay autores que consideran la familia Sucocystidae como un sinónimo subjetivo más reciente de Trochocystitidae (i. e. Sdzuy, 1993; ver un resumen de la discusión en el capítulo 7.5), pero el análisis filogenético presentado por Smith y Zamora (en prensa: capítulo 7.7) demuestra que esta familia tiene entidad de grupo natural, por lo que se considera que no es sinónima de Trochocystitidae. Recietemente, Rozhnov (2006) propone la familia Rosanovicystidae a partir de unos ejemplares encontrados en el Cámbrico de Siberia. Para ella propone los siguientes caracteres, teca triangular, ocho placas marginales, cara inferior con una carena convexa y presencia de ambulacro rodeando toda la teca. A pesar de la baja calidad de las fotografías es posible reconocer que el taxón presenta más de ocho placas marginales. Es imposible reconocer si existe un ambulacro rodeando toda la teca. La morfología triangular o la presencia de una quilla ventral no son características diagnósticas para diferenciar familias. La primera de estas características está presente por ejemplo en *Gyrocystis mureroensis* n. sp. (*nomen nudum*) y la segunda en ejemplares adultos de *G. testudiformis* (ver este trabajo, figura 4.11e).

En este trabajo se utilizará la división de tres familias propuesta por Friedrich (1993).

Familia **Sucocystidae** Friedrich, 1993

Comentarios: Esta familia fue creada por Friedrich (1993) para incluir los géneros *Sucocystis* y *Elliptocinctus*. En un trabajo posterior, Sdzuy (1993) la considera como sinónimo subjetivo de Trochocystitidae. Aquí, se considera la familia Sucocystidae como válida, esta cuestión ha sido tratada en detalle por Rahman y Zamora (2008: capítulo 7.5). Por otro lado, durante la realización de esta tesis se ha elaborado un análisis cladístico de la clase cincta, en el cual se infiere la validez de la familia Sucocystidae (Smith y Zamora, en prensa: capítulo 7.7).

En la actualidad se incluyen seis géneros en esta familia. Además de los dos originalmente incluidos Friedrich (1993), durante este trabajo se han definido (o están en prensa) otros tres más: *Lignanicystis* Zamora y Smith, 2008, *Protocinctus* Rahman y Zamora, en prensa (*nomen nudum*) y *Undatacinctus* Smith y Zamora, en prensa (*nomen nudum*). El último género, *Ludwigicinctus* Friedrich, 1993, no se incluyó previamente en esta familia, pero al reestudiar el material original se evidenció la presencia de características comunes con los Sucocystidae (para ver más detalles Smith y Zamora, en prensa).

Género *Protocinctus* Rahman y Zamora, en prensa (*nomen nudum*)

Especie tipo: *Protocinctus mansillaensis* Rahman y Zamora, en prensa (*nomen nudum*), ver capítulo 7.6. Formación Mansilla (Leoniense, Cámbrico medio) en las Cadenas Ibéricas.

Protocinctus mansillaensis Rahman y Zamora, en prensa (*nomen nudum*)

Comentarios: *Protocinctus mansillaensis* es el representante más antiguo de la clase cincta y el más primitivo de la familia Sucocystidae. El género *Protocinctus* fue asignado con dudas a esta familia por Rahman y Zamora (en prensa: capítulo 7.6), porque comparte algunas características, seguramente primitivas, con la familia Gyrocystidae. Posteriormente, al realizar el análisis cladístico de los cincta (Smith y Zamora, en prensa: ver capítulo 7.7), su inclusión en esta familia quedó totalmente contrastada.

Distribución estratigráfica: Parte alta de la Formación Mansilla en Purujosa (Cadenas Ibéricas), Zona de *Eccaparadoxides asturianus*, Leoniense superior (Cámbrico medio).

Género *Lignanicystis* Zamora y Smith, 2008

Especie tipo: *Lignanicystis barriosensis* Zamora y Smith, 2008 (ver capítulo 7.3). Formación Oville (Languedociense, Cámbrico medio) en la Cordillera Cantábrica.

Lignanicystis barriosensis Zamora y Smith, 2008

Comentarios: Este taxón fue asignado primeramente a la familia Trochocystitidae por presentar algunas estructuras en común con *Trochocystites bohemicus*, como la

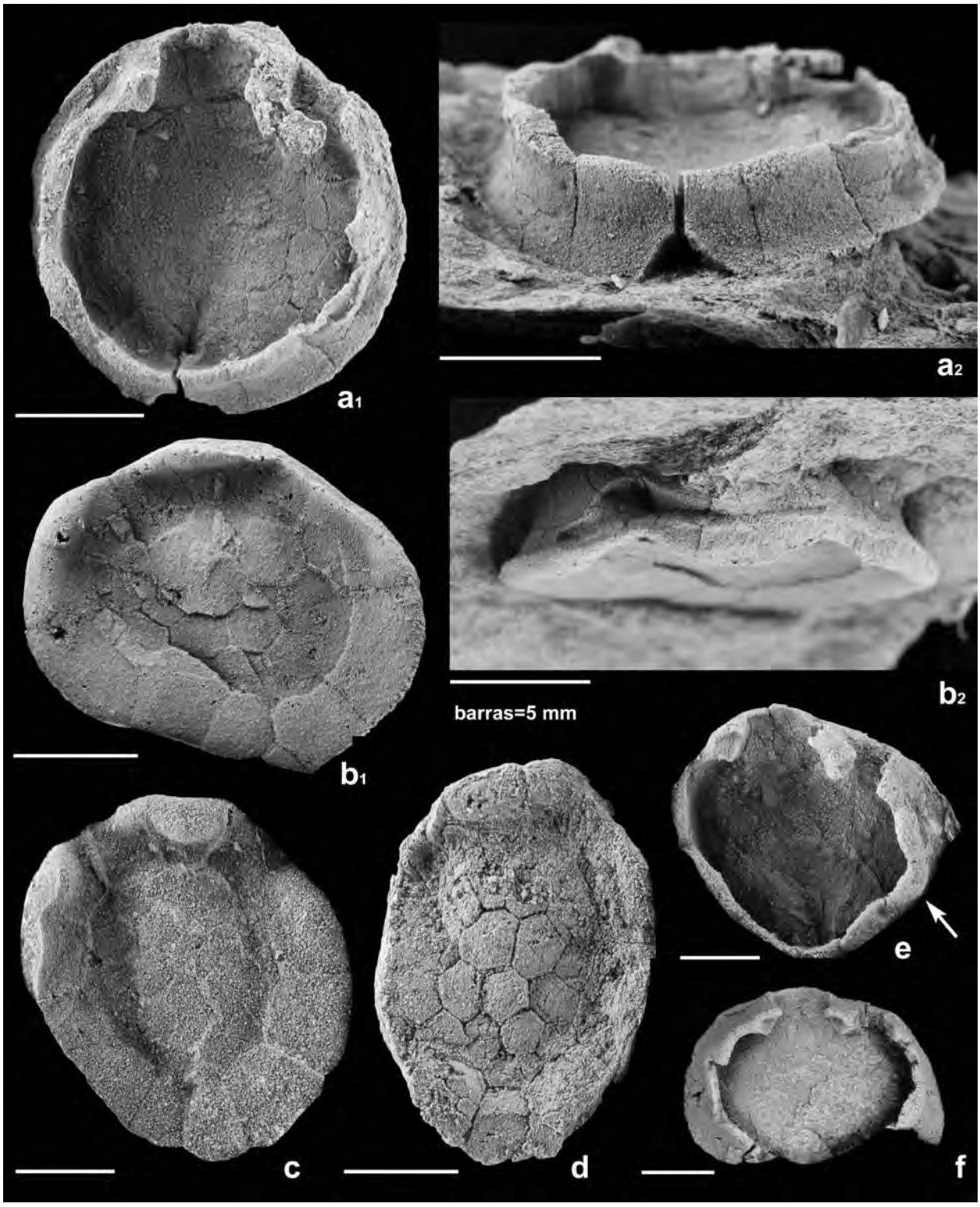


Figura 4.7. Equinodermo cincta *Undatacinctus melendezi* (Schroeder, 1973) del Cámbrico medio de Ateca, Cadenas Ibéricas, España. a. Ejemplar MPZ2009/126 en vista dorsal (a1) y posterior (a2). En la vista posterior se observa la inserción con la estela. b. Ejemplar MPZ2009/127 en vista ventral (b1) y frontal (b2). En la vista frontal se observa el orificio bucal y la presencia de dos surcos epitecales. c. Ejemplar MPZ2009/128 en vista ventral donde se observa la disposición de los abultamientos en la cara ventral. d. Ejemplar MPZ2009/129 en vista ventral. e. Ejemplar MPZ2009/130 en vista dorsal donde se observan engrosamientos en las placas marginales. f. Holotipo GMP L51/4/20.

Todas las fotografías están realizadas a partir de réplicas en látex blanqueadas con cloruro de amonio.

supracentralia perforada por poros suturales alineados (Zamora y Smith, 2008: capítulo 7.3). Aun así, *Lignanicystis barriosensis*, compartía otras características en común con algunos Sucocystidae, como la disposición de los túmulos ventrales o la longitud de los surcos epitecales. La inusual morfología de este taxón resultó problemática para su asignación supragenérica.

Otra cuestión importante, es que la supracentralia de los Sucocystidae, hasta el momento, siempre se ha preservado parcialmente desarticulada, por lo que la comparación de ésta con la de *Lignanicystis* no es posible por el momento. Si se encontrara completa, podría contrastarse si la presencia de la supracentralia perforada es también una característica de otros Sucocystidae o no.

Tras realizar el análisis cladístico de la clase cincta, Smith y Zamora (en prensa: capítulo 7.7) incluyeron a *Lignanicystis* como un taxón muy derivado dentro de la familia Sucocystidae, considerando a *Elliptocinctus* como su grupo hermano y ambos formando un clado monofilético. Sin embargo, *Lignanicystis* sigue mostrando claras diferencias con *Elliptocinctus* como la gran asimetría de la teca y las estructuras en forma de puente del cinctus. Todas estas características son autapomorfías de *Lignanicystis barriosensis* y seguramente indican que, aunque ambos géneros están relacionados, se encuentran todavía muy alejados filogenéticamente. De hecho, si se analiza el filograma resultante del análisis de Smith y Zamora (en prensa), se observa la gran diferencia de longitud de las ramas entre *Lignanicystis* y *Elliptocinctus*, siendo la rama en este último mucho menor.

Distribución estratigráfica: En el primer trabajo *Lignanicystis barriosensis* se situó en la Zona de *Solenopleuropsis thorali*, la única del Languedociense inferior reconocida hasta ese momento en Los Barrios de Luna. Trabajos de campo posteriores han permido mostrar que su posición biostratigráfica es ligeramente más alta, en la Zona de *Solenopleuropsis* (*Solenopleuropsis*), la segunda zona del Languedociense inferior (*sensu* Álvaro y Vizcaïno, 1998).

Género *Undatacinctus* Smith y Zamora, en prensa

Especie tipo: *Gyrocystis*? *melendezi* Schroeder, 1973. Grupo Acón (Languedociense, Cámbrico medio) en las Cadenas Ibéricas (España).

Comentarios: Este género ha sido creado para agrupar algunos miembros del antiguo género *Sucocystis* e incluye tres especies *U. melendezi* (Schroeder, 1973), *U. undata* (Friedrich, 1993) y *U. quadricornuta* (Friedrich, 1993). La principal razón para crear este género es que en el análisis filogenético propuesto por Smith y Zamora (en prensa: capítulo 7.7), el género *Sucocystis* aparece como parafilético. Este hecho ya había sido apuntado previamente por Zamora y Rahman (2008: capítulo 7.5) al analizar la longitud de los surcos epitecales en las diferentes especies del género *Sucocystis*. Otra característica que diferencia, a *Undatacinctus* de *Sucocystis*, es la presencia de un cinctus con protuberancias dorsales en

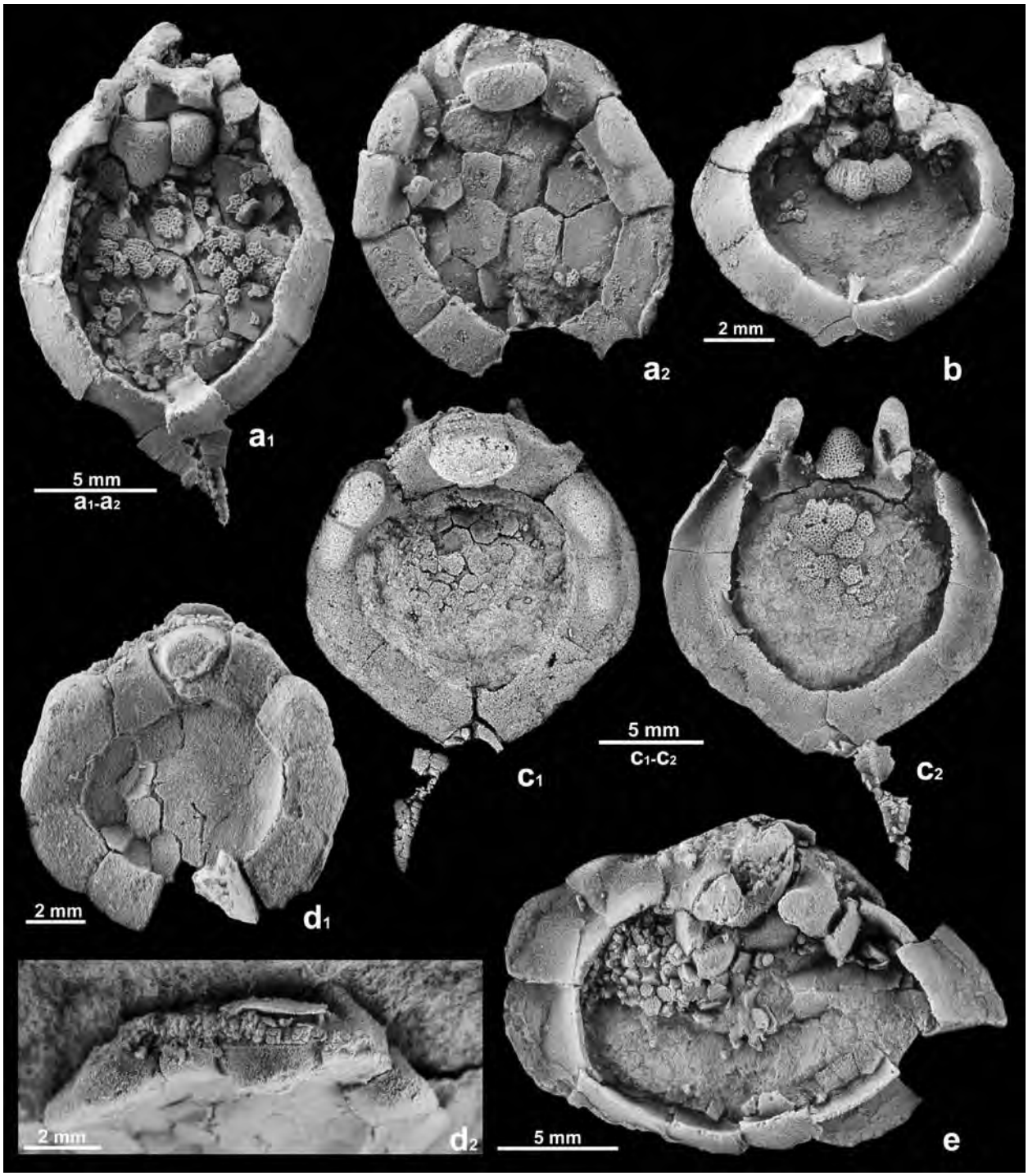


Figura 4.8. Equinodermo cincta *Elliptocinctus barrandei* (Munier-Chalmas y Bergeron, 1889) del Cámbrico medio de Villalengua (a, b, d), Purujosa (c) y Torrijo de la Cañada (e) (Cadenas Ibéricas, España). a. Ejemplar MPZ2009/131 en vista dorsal (a1) y ventral (a2). Observar en vista ventral la disposición de los abultamientos en la parte inferior de las marginales. b. Ejemplar juvenil MPZ2009/132 en vista dorsal. c. Ejemplar MPZ2009/133 en vista ventral (c1) y dorsal (c2). Observar en la vista dorsal el gran desarrollo de los tubérculos y las facetas adoperculares. d. Ejemplar MPZ2009/134 en vista ventral (d1) y frontal (d2). Observar en la vista frontal las placas coberteras que forman el labro. e. Ejemplar MPZ2009/135 en vista dorsal.

Todas las fotografías están realizadas a partir de réplicas en látex blanqueadas con cloruro de amonio.

algunas placas marginales (Fig.4.7e).

Undatacinctus melendezi (Schroeder, 1973)
Fig. 4.7

Comentarios: *Undatacinctus melendezi* (Schroeder, 1973) fue originariamente asignado con dudas al género *Gyrocystis* por Schroeder (1973), a partir de ejemplares que habían sido recogidos años antes por Schmitz (1971) y Josopait (1972), durante sus respectivos trabajos de tesis doctoral. Friedrich (1993) en su revisión sistemática de la Clase Cincta incluyó este material en el género *Sucocystis*. Por último Smith y Zamora (en prensa) crean el género *Undatacinctus* debido a la parafilia que mostraba *Sucocystis*, donde incluyeron la especie *U. melendezi*.

Este taxón ha sido citado también en Francia en tres horizontes distintos (Álvaro *et al*., 2001) pero este material muestra una variación morfológica importante y necesita ser revisado. Algunos ejemplares franceses, muestran tubérculos adoperculares pequeños y carecen de surco epitecal derecho (ver Friedrich, 1993: lám. 10. fig. 6, 7), características que sí están presentes en el material español.

Esta especie ha sido utilizada en esta tesis en dos artículos Zamora y Rahman (2008: capítulo 7.5) y Smith y Zamora (en prensa: capítulo 7.7).

Distribución estratigráfica: En las Cadenas Ibéricas sólo se ha encontrado en las cercanías de Ateca, en niveles altos del Grupo Acón (Formación Torcas) junto a trilobites que indican una edad de Languedociense superior. En Francia se ha encontrado en la Montaña Negra, en la parte alta del Languedociense medio y el superior (Zonas de *B. souchoni* y de *Eccaparadoxides macrocercus*) (*sensu* Friedrich, 1993; Vizcaïno y Lefebvre, 1999; Álvaro *et al*., 2001).

Género *Elliptocinctus* Termier y Termier, 1973

Especie tipo: *Trochocystites barrandei* Munier-Chalmas y Bergeron, 1889. Formación Coulouma, Cámbrico medio de la Montaña Negra (Francia)

Elliptocinctus barrandei (Munier-Chalmas y Bergeron, 1889)
Fig. 4.8

Comentarios: Este taxón está muy bien conocido gracias a la descripción detallada realizada por Friedrich (1993). El material español no ofrece por el momento ninguna característica nueva respecto al francés.

Friedrich (1993) incluye este taxón dentro de la familia Sucocystidae. Sin embargo Sdzuy (1993) considera que *E. barrandei* debería ser incluido en la familia Gyrocystidae. Según este último autor, la presencia de surcos epitecales de longitud media en *Elliptocinctus* serían debidos a que su posición respecto a otros Gyrocystidae es primitiva. También argumenta que la ausencia

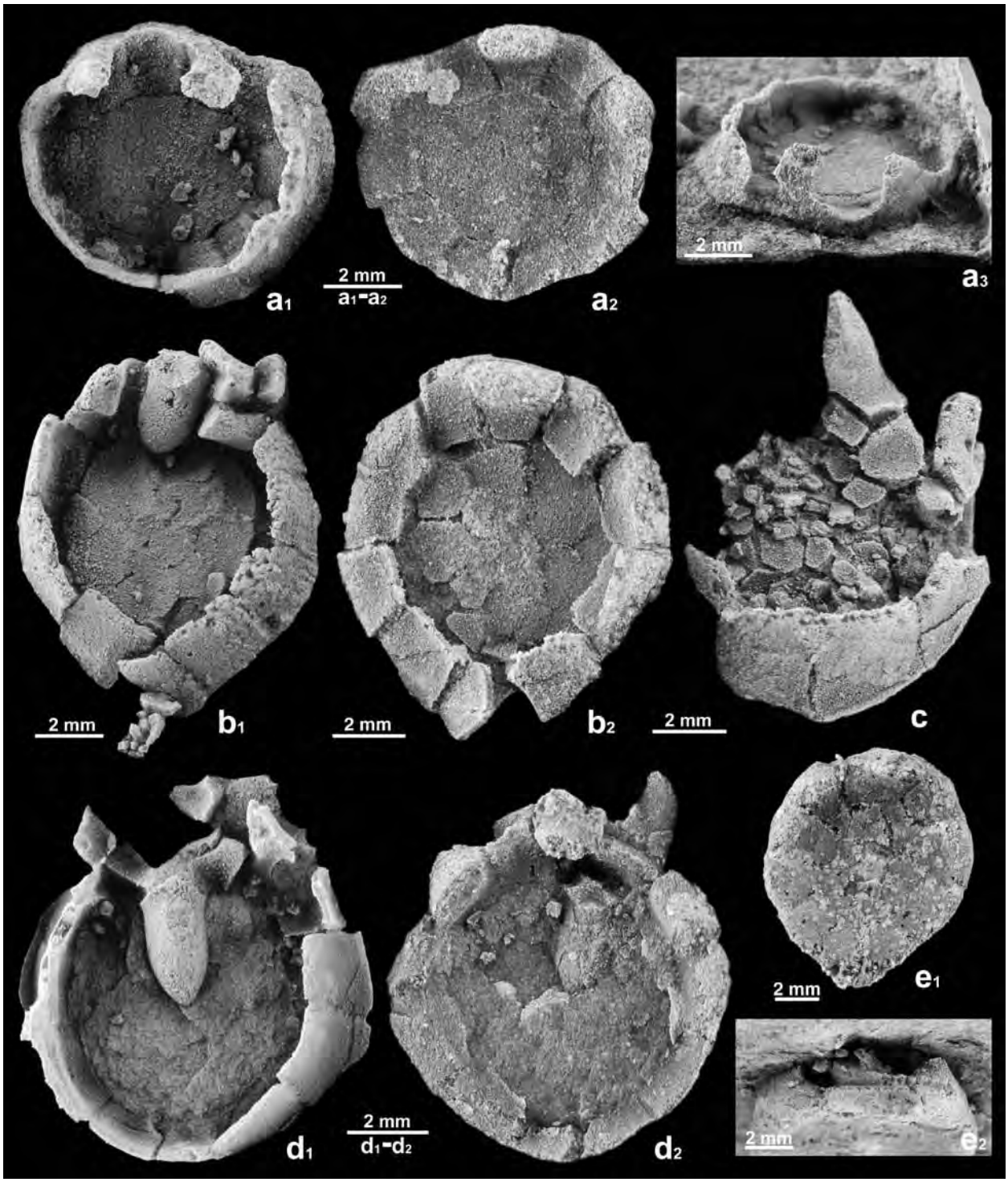


Figura 4.9. Equinodermo cincta *Sucocystis theronensis* Cabibel, Termier y Termier, 1959, del Cámbrico medio de Torrijo de la Cañada (Cadenas Ibéricas, España). a. Ejemplar MPZ2009/136 en vista dorsal (a1), ventral (a2) y frontal (a3). b. Ejemplar MPZ2009/137 en vista dorsal (b1), ventral (b2). c. Ejemplar MPZ2009/138 en vista lateral donde se observa la espina situada en la parte central del dintel. d. Ejemplar MPZ2009/139 en vista dorsal (d1) y ventral (d2). e. Ejemplar MPZ2009/140 en vista ventral (e1) y frontal (e3), en esta última se observa la presencia de un único surco epitecal izquierdo.

Todas las fotografías están realizadas a partir de réplicas en látex blanqueadas con cloruro de amonio.

de plataforma frontal en *Elliptocinctus* no es suficiente para separarlo a nivel de familia de otros Gyrocystidae. Tras realizar un análisis cladístico, Smith y Zamora (en prensa) proponen que el género *Elliptocinctus* forma junto a *Lignanicystis* un clado independiente dentro de la familia Sucocystidae.

Las características principales de este taxón serían la presencia de dos surcos epitecales, uno derecho muy corto que alcanza la placa marginal M2r y otro más largo que se extiende hasta la M1l; presencia de un túmulo ventral bajo la placa M0 muy desarrollado y de dos plataformas formadas por la unión de varios túmulos ventrales que están debajo de las placas marginales de la parte media del cinctus. La presencia de dos tubérculos adoperculares muy desarrollados sería otra característica notable.

Distribución estratigráfica: *E. barrandei* se encuentra en las Cadenas Ibéricas en la parte inferior de la Formación Borobia, Zona de *Solenopleuropsis* (*Solenopleuropsis*) de edad Languedociense inferior y ha sido encontrado en tres localidades (Purujosa, Torrijo de la Cañada y Villalengua). En la Motaña Negra (Francia) ha sido citado en la Formación Coulouma en niveles de la Zona de *Solenopleuropsis* (*Solenopleuropsis*) y en la base de la Zona de *Jincella*? cf. *prantli* (*sensu* Álvaro *et al.* 2001). La edad sería por tanto Languedociense inferior y base del medio.

Género *Sucocystis* Cabibel, Termier y Termier, 1959

Especie tipo: *Sucocystis theronensis* Cabibel, Termier y Termier, 1959. Formación Coulouma, Cámbrico medio de la Montaña Negra (Francia).

Comentarios: Todos los antecedentes y la problemática de este género pueden verse en Zamora y Rahman (2008: capítulo 7.5). Actualmente se incluyen dentro del género *Sucocystis*, las especies, *Sucocystis theronensis*, *S. bretoni* y *S. acrofera* (*sensu* Smith y Zamora, en prensa: capítulo 7.7).

Sucocystis sp. A

Comentarios: Este taxón fue estudiado por Zamora y Rahman (2008), a partir de un sólo ejemplar en excelente estado de conservación. La presencia de algunas autapomorfías, como la presencia de un surco epitecal izquierdo que alcanza la placa marginal M2l, permiten diferenciarlo de otras especies y validarían la creación de un nuevo taxón. Sin embargo, es necesario encontrar más material para poder contrastarlo.

Distribución estratigráfica: Sólo se ha encontrado *Sucocystis* sp. A en la localidad de Mesones de Isuela (Cadenas Ibéricas) en la Formación Murero. Los niveles donde aparece pertenecen a la Zona de *Solenopleuropsis thorali* y son por tanto de edad Languedociense inferior.

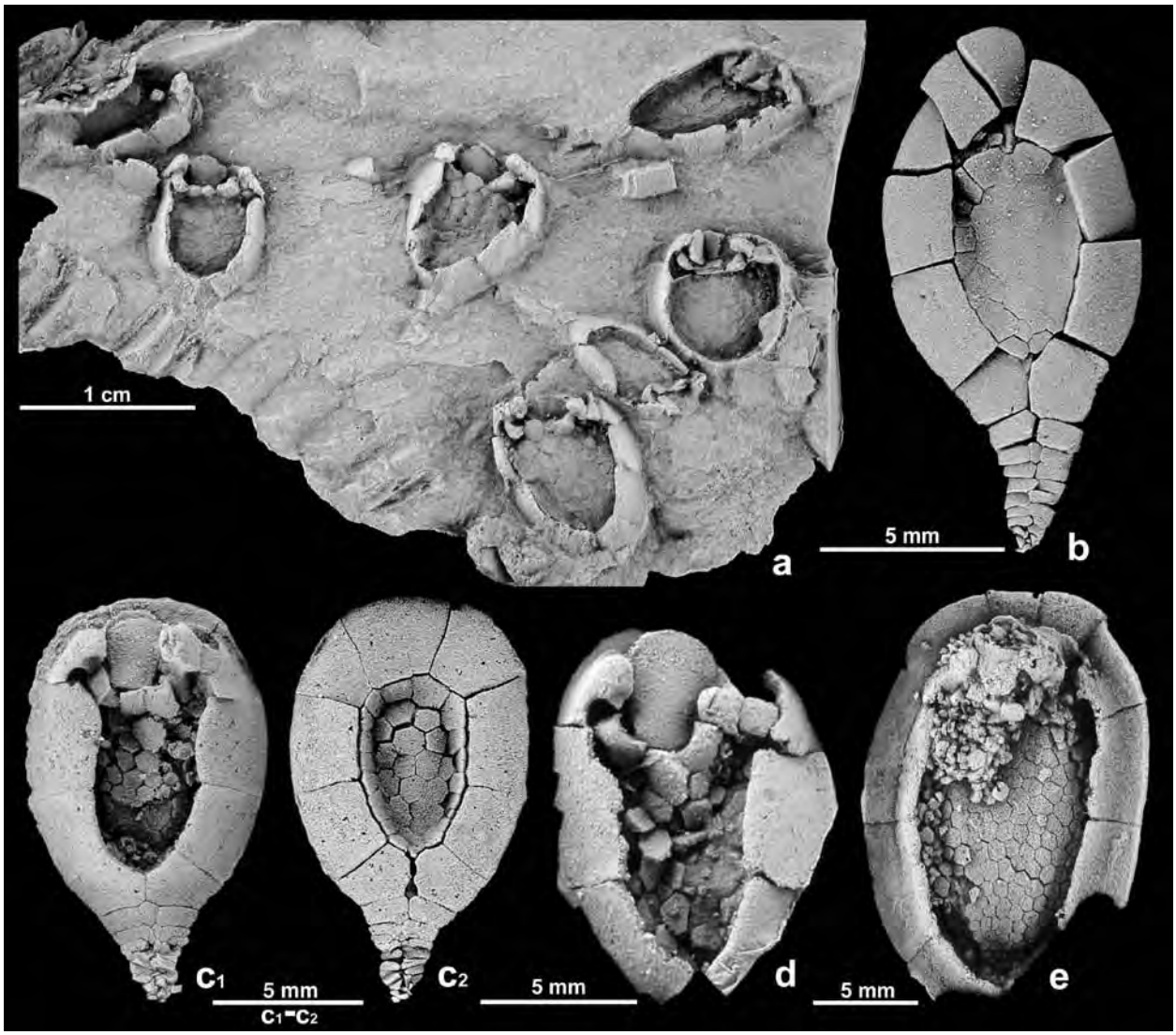


Figura 4.10. Equinodermo cincta *Gyrocystis platessa* Jaekel, 1918 del Cámbrico medio de Murero (a), Purujosa (b, c, d) y Jarque (e) (Cadenas Ibéricas, España). a. Acumulación de ejemplares (MPZ2009/141-147). Observar la gran deformación que presentan algunos de ellos. b. Ejemplar MPZ2004/160a en vista ventral y con la estela completa. Observar la ausencia total de protuberancias en la cara inferior de las marginales. c. Ejemplar MPZ2004/183 en vista dorsal (c1) y ventral (c2). d. Ejemplar MPZ2009/148 en vista dorsal. e. Ejemplar MPZ2009/149 en vista dorsal. Todas las fotografías están realizadas a partir de réplicas en látex blanqueadas con cloruro de amonio.

Sucocystis theronensis Cabibel, Termier y Termier, 1959
Fig. 4.9

Comentarios: Este taxón está muy bien conocido gracias al abundante material procedente del Cámbrico medio de la Montaña Negra (Francia). El material recuperado durante este trabajo de las Cadenas Ibéricas no ofrece características nuevas y permite ser asignado a este taxón sin ninguna duda debido a:

i) la presencia de una teca circular.
ii) la espina en la placa central del dintel (Fig.4.9c, d_1).
iii) la presencia de un único surco epitecal izquierdo que alcanza la

placa M1l (Fig.4.9e$_1$).

iv) la posición de los túmulos ventrales (Fig.4.9a$_2$, b$_2$)..

Distribución estratigráfica: En la Montaña Negra (Francia) ha sido citado en la Formación Coulouma en niveles de la Zona de *Solenopleuropsis* (*Solenopleuropsis*) y en la base de la Zona de *Jincella*? cf. *prantli* (*sensu* Álvaro *et al.* 2001). La edad sería por tanto Languedociense inferior y base del medio. En las Cadenas Ibéricas se ha localizado en un sólo nivel de la Formación Borobia, en el yacimiento de Torrijo de la Cañada. La edad de estos materiales es posiblemente Languedociense inferior aunque no se han encontrado trilobites para concretar la zona.

Familia **Gyrocystidae** Jaekel, 1918

Género *Progyrocystis* Friedrich, 1993

Especie tipo: *Progyrocystis disjuncta* Friedrich, 1993. Formación Murero, Cámbrico medio de las Cadenas Ibéricas, España.

Progyrocystis disjuncta Friedrich, 1993

Comentarios: Este taxón fue creado por Friedrich (1993) con sólo dos ejemplares parcialmente completos, de los que ofreció una detallada descripción. Durante esta tesis doctoral no ha sido posible encontrar el nivel donde aparece esta especie, por lo que no existe material adicional. El material tipo ha sido revisado y los datos del mismo han sido utlizados en el trabajo de Smith y Zamora (en prensa: capítulo 7.7).

Este taxón se caracteriza por la presencia de una teca ovalada muy ancha cuyo cinctus se encuentra abierto en su parte ventral posterior. Entre las placas M5r y M4l se intercalan dos filas de pequeñas placas.

Distribución estratigráfica: Según Friedrich (1993) el material de *P. disjuncta* proviene del yacimiento de Jarque (Cadenas Ibéricas), habiendo sido encontrado en los niveles con *Solenopleuropsis*. La edad es por lo tanto Caesaraugustiense superior-Languedociense inferior.

Género *Gyrocystis* Jaekel, 1918

Especie tipo: *Gyrocystis platessa* Jaekel, 1918. Formación Coulouma, Cámbrico medio de la Montaña Negra, Francia.

Comentarios: Este género es el más diverso de toda la clase cincta. Se caracteriza por presentar diez placas marginales (raramente once) y un surco epitecal izquierdo muy corto. Además, otras características serían la presencia de un cinctus cerrado ventralmente por las placas marginales, desarrollo de tubérculos adoperculares y presencia de un dintel formado por 3 o 4 placas.

Actualmente incluye cinco especies formalmente descritas *G. platessa* Jakel 1918, *G. testudiformis* Friedrich 1993, *G. badulesiensis* Friedrich 1993, *G. erecta* Friedrich 1993 y *G. cruzae* Gil Cid y Domínguez 1995. En esta tesis se propone además *G. mureroensis* n. sp.

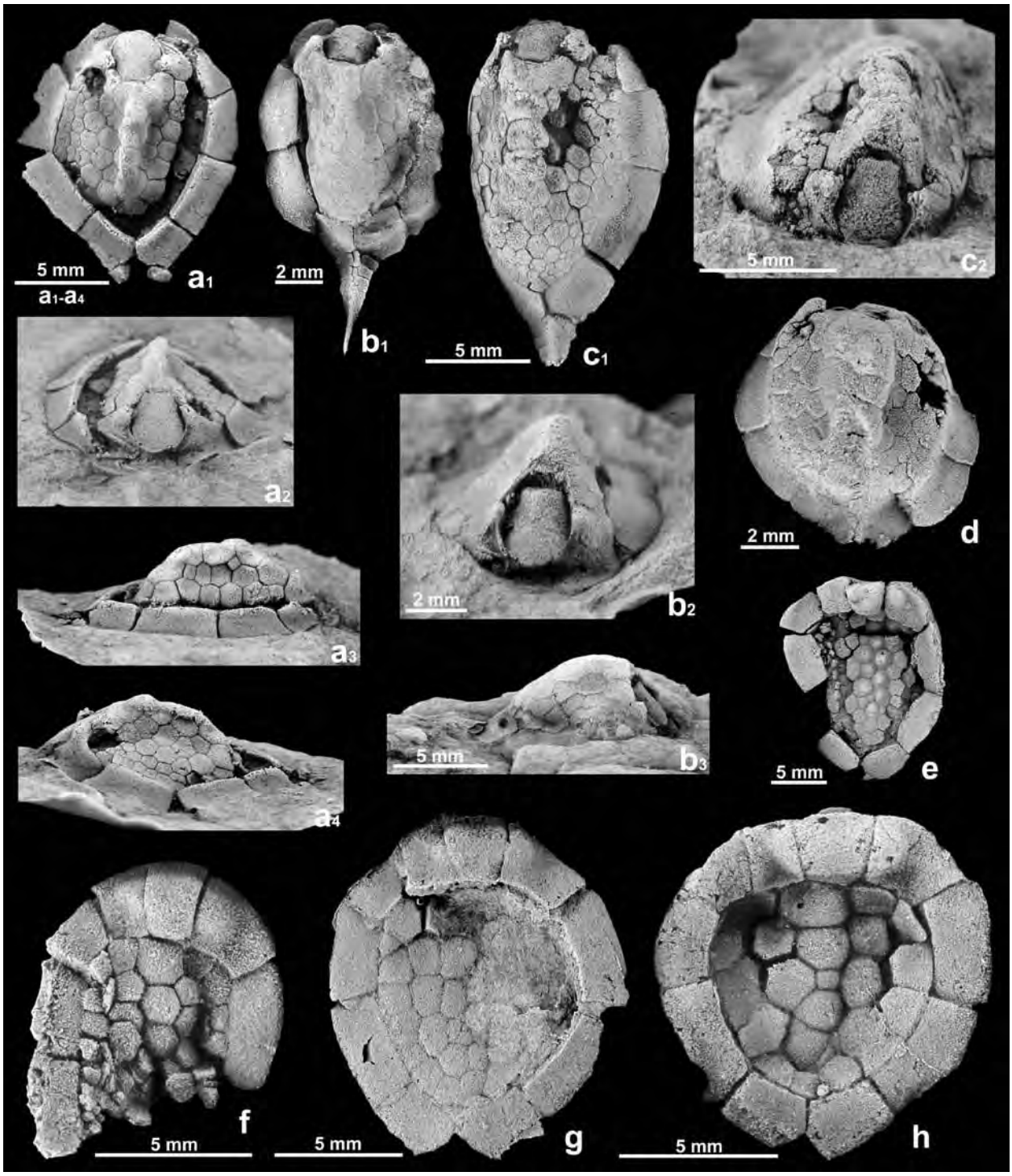


Figura 4.11. Equinodermo cincta *Gyrocystis testudiformis* Friedrich, 1993 del Cámbrico medio de Purujosa (a, e, f, g, h) y Jarque (b, c, d) (Cadenas Ibéricas, España).
a. Ejemplar MPZ2008/4a en vista dorsal (a1), frontal (a2), lateral derecha (a3) y lateral izquierda (a4). b. Ejemplar MPZ2009/150 en vista dorsal (b1), frontal (b2) y lateral derecha (b3). La estela está completa. c. Ejemplar MPZ2009/151 en vista dorsal (c1) y frontal (c2). d. Holotipo PIW 92V67. e. Ejemplar MPZ2009/152 en vista ventral donde se observan abultamientos en la cara inferior de las infracentrales típicos de ejemplares de gran talla. f, g, h. Ejemplares MPZ2009/153-155 respectivamente en vista ventral, en los que se observa un único abultamiento bajo la placa M0 y que se estiende parcialmente hacia las placas contiguas M1.

Todas las fotografías están realizadas a partir de réplicas en látex blanqueadas con cloruro de amonio.

(*nomen nudum*) y dos taxones en nomenclatura abierta *Gyrocystis* n. sp. A y *Gyrocystis* sp. L.

Por último indicar que, según Friedrich (1993), el género *Decacystis* muy utilizado en los trabajos antiguos del Cámbrico de España, es un sinónimo subjetivo más reciente de *Gyrocystis*. En este trabajo se está de acuerdo con esta opinión.

Gyrocystis platessa Jaekel, 1918
Fig. 4.10

Comentarios: La especie *G. platessa* es sin duda el taxón que más confusión ha creado en la historia taxonómica del grupo de los Cincta. Fue originariamente definido en la Montaña Negra (Francia) y en el trabajo original, Jaekel lo reconstruye erróneamente con 12 placas marginales (Jaekel, 1918). Esto condicionó a los autores posteriores a considerar las 12 placas, como una característica diagnóstica de la especie. Friedrich (1993) revisó el material original, actualmente en Ernst-Moritz-Arndt-Universität Greifswald, a partir del cual redescribió la espcie y la reconstruyó con 11 placas marginales; además, indica que lo más común es que *G. platessa* tenga sólo 10 placas marginales y que 11 sean casos extremadamente raros. Friedrich (1993) incluye dentro de esta especie formas de Francia (Montaña Negra) y de España (Cadenas Ibéricas y Cordillera Cantábrica) que comparten una serie de características comunes; como son la presencia de 10 placas marginales (raramente 11), cinctus cerrado totalmente, 3 (más raro 4) placas postoperculares, teca convexa y estela ancha en su base. El material expuesto por este autor muestra grandes variaciones morfológicas de carácter intraespecífico, que asigna a diferencias ecológicas o paleobiogeográficas.

Tras revisar el material original y muestrear y estudiar nuevos niveles con *G. platessa*, se está de acuerdo con los datos ofrecidos por Friedrich (1993) sobre este taxón.

Distribución estratigráfica: En la Zona Cantábrica se trata del único cincta que se ha encontrado en la Zona de *Solenopleuropsis thorali* (Languedociense inferior) en el clásico yacimiento de los Barrios de Luna. Friedrich (1993) lo cita además en otras localidades como la Concha de Artedo, Ferreda y Láncara de Luna. En la Sierra de la Demanda, Friedrich (1993) lo cita en el yacimiento de Viniegra de Abajo. Todas las citas de Friedrich (1993) carecen de posición biostratigráfica concreta. En las Cadenas Ibéricas se ha localizado en diferentes secciones (Purujosa, Jarque, Murero) en niveles que abarcan desde el Caesaraugustiense medio (Zona de *Pairdalhania multispinosa*) hasta el Languedociense inferior (Zona de *Solenopleuropsis thorali*). En Francia este taxón ha sido citado desde el Caesaraugustiense superior hasta la parte baja del Languedociense medio (Zona de *Jincella*? cf. *plantli*) (*sensu* Álvaro *et al*. 2001).

Gyrocystis testudiformis Friedrich, 1993
Fig. 4.11

Comentarios: Hasta el momento no se ha preparado una publicación específica acerca de este taxón, sin embargo se ha revisado el

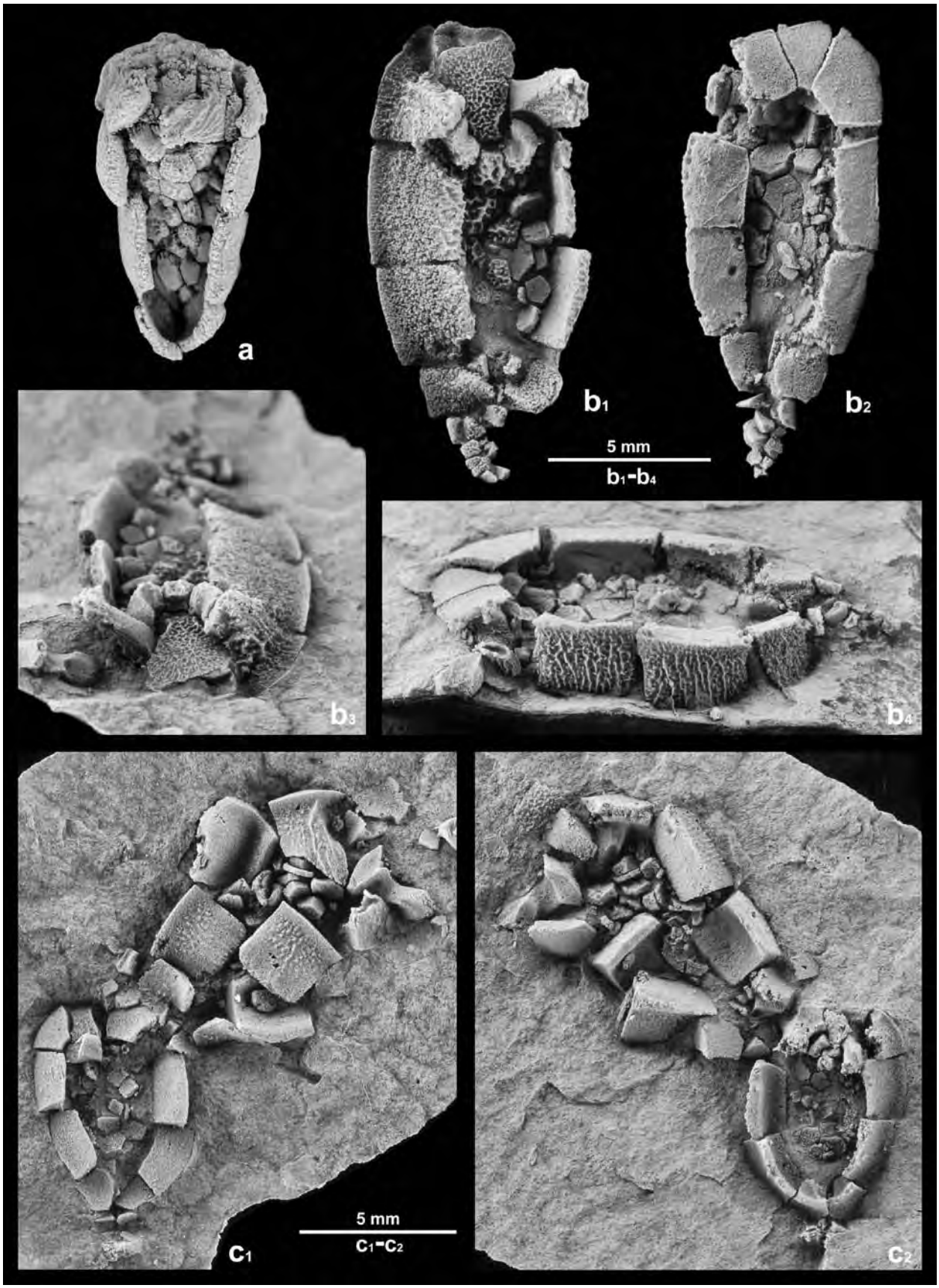


Figura 4.12. Equinodermo cincta *Gyrocystis erecta* Friedrich, 1993 del Cámbrico medio de Badules (a) y Purujosa (b, c) (Cadenas Ibéricas, España). a. Holotipo PIW 92V89. b. Ejemplar MPZ2009/156 en vista dorsal (b1), ventral (b2), frontal (b3) y lateral derecha (b4). Observar la fuerte ornamentación presente en la parte externa de la supracentralia y de las marginales y que se dispone a modo de finas crestas. c. Dos ejemplares MPZ2009/157-158, uno de los cuales está parcialmente desarticulado. Todas las fotografías están realizadas a partir de réplicas en látex blanqueadas con cloruro de amonio.

material previamente publicado y estudiado todo el material recolectado durante la realización de esta tesis doctoral. Toda esta información ha sido utilizada para realizar el análisis cladístico de la clase cincta (Smith y Zamora, en prensa: capítulo 7.7).

Este taxón es fácilmente distinguible por la presencia de una teca muy abombada. Otra característica importante es la presencia de un sólo túmulo bajo la placa M0 y que se extiende parcialmente hacia las placas M1. La elección de Friedrich (1993) del holotipo (ver este trabajo, Fig. 4.11) no es muy apropiada, porque seleccionó un ejemplar juvenil. Por ello este autor indica además que *G. testudiformis* presenta una teca circular, aunque esta característica es sólo propia de los juveniles (ver comparación con otros ejemplares, Fig. 4. 11b, c, e).

Distribución estratigráfica: Este taxón se ha localizado en las Cadenas Ibéricas (Jarque, Murero y Purujosa) en niveles de la parte alta del Caesaraugustiense medio y la parte baja del superior. En la Cordillera Cantábrica aparece en el yacimiento de Primajas en niveles de una edad Caesaraugustiense inferior, zona de *Badulesia granieri*. Friedrich (1993) lo cita además en el yacimiento de la Concha de Artedo (Asturias), sin indicación de posición estratigráfica.

Gyrocystis badulesiensis Friedrich, 1993

Comentarios: Los datos de la revisión del material original se han utilizado para realizar el análisis cladístico de Smith y Zamora (en prensa: capítulo 7.7). Este taxón presenta una teca de contorno ovalada, mucho más larga que ancha y unos procesos adoperculares muy desarrollados. Además del túmulo ventral en la placa M0 (común a otras especies del género), este taxón presenta varios túmulos ventrales aislados en otras placas.

Distribución estratigráfica: Sólo se ha encontrado este taxón en el yacimiento de Badules (Cadenas Ibéricas) junto con el trilobites *Solenopleuropsis simula* que indica la parte alta del Caesaraugustiense o la parte baja del Languedociense.

Gyrocystis erecta Friedrich, 1993
Fig. 4.12

Comentarios: La descripción original de este taxón está basada en un sólo ejemplar (Fig. 4.12a) incompleto y unas pocas placas aisladas. Todas las características reconocidas en este material fueron incluidas en el análisis cladístico que se ha realizado durante este trabajo (Zamora y Smith, en prensa: capítulo 7.7). Durante esta tesis doctoral se ha localizado un nuevo yacimiento con material abundante de este taxón lo que va a permitir completar la descripción original.

La principal característica de *G. erecta* es la presencia de ornamentación muy marcada en la cara externa de las marginales y en las placas supracentrales (Fig. 4.12a, b). Además presenta grandes tubérculos adoperculares en forma de espátula.

Distribución estratigráfica: El material original de la publicación de Friedrich (1993) proviene

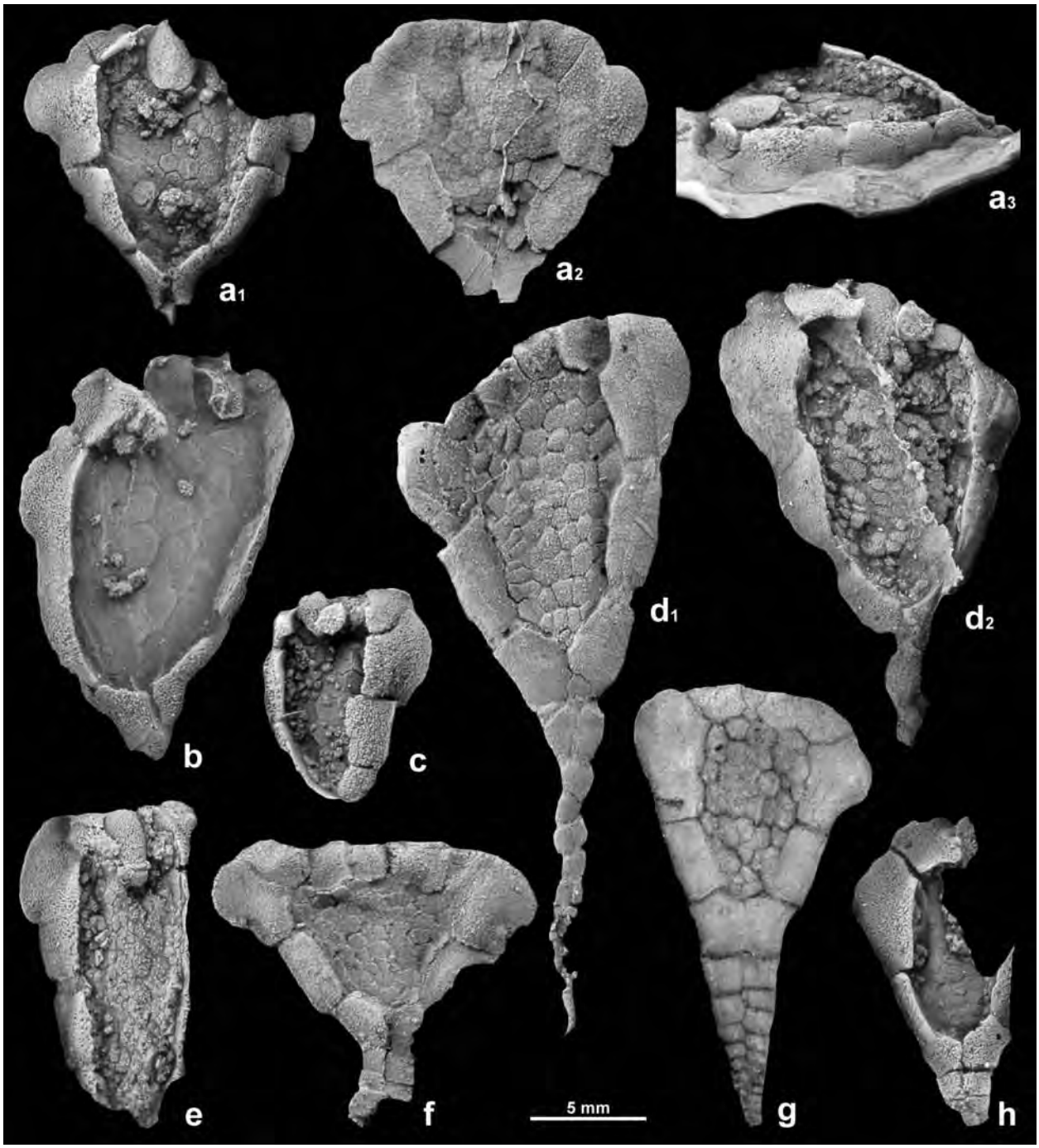


Figura 4.13. Equinodermo cincta *Gyrocystis mureroensis* n. sp. (*nomen nudum*) del Cámbrico medio de Purujosa (a, c, g, h) y Murero (b, d, e, f) (Cadenas Ibéricas, España). a. Holotipo MPZ2008/20 en vista dorsal (a1), ventral (a2) y lateral izquierda (a3). Observar la forma triangular de la teca y las placas M2, en forma de hacha. b. Ejemplar MPZ2008/29a en vista dorsal. c. Ejemplar MPZ2008/15 en vista dorsal. d. Ejemplar MPZ2008/24 en vista ventral (d1) y dorsal (d2). e. Ejemplar MPZ2008/18a incompleto, en vista dorsal. f. Ejemplar MPZ2008/30 en vista ventral. Observar la gran deformación de los ejemplares de la localidad de Murero. g. Ejemplar MPZ2008/8 en vista ventral donde se observan a la perfección las suturas entre las placas y la estela, completa en este ejemplar. h. Ejemplar MPZ2008/14 en vista dorsal.
Todas las fotografías están realizadas a partir de réplicas en látex blanqueadas con cloruro de amonio, excepto el ejemplar g, que corresponde al molde natural.

del yacimiento de Badules y su posición biostratigráfica no está especificada dentro del antiguo subpiso de *Solenopleuropsis*, que equivale a los actuales Caesaraugustiense superior y Languedociense inferior (ver Liñán *et al*., 2002). Durante esta tesis doctoral se ha encontrado este mismo taxón en el yacimiento de Purujosa en la Zona de *Solenopleuropsis thorali* (Languedociense inferior).

Gyrocystis cruzae Gil-Cid y Domínguez, 1995

Comentarios: Gil-Cid y Domínguez (1995) crearon esta especie a partir de una colección histórica del Museo Geominero (Madrid), recogida con anterioridad a 1878 por Mallada y Buitrago y completada por Sampelayo con anterioridad a 1931. Se conoce la localidad del material, que procede de El Ferredal de Quintana (Asturias). Este taxón fue considerado por Friedrich (1995) como un sinónimo subjetivo más reciente de *G. platessa*. Zamora y Smith (en prensa) consideran que la falta de preservación de algunas estructuras no permite tomar una decisión definitiva, y prefieren mantenerla como especie válida, aunque es cierto que la diagnosis original de Gil Cid y Domínguez (1995) no es la más adecuada. Ésta contempla las siguientes características:

i) 10 placas marginales.
ii) contorno subcircular con amplios lóbulos y escotaduras.
iii) túmulo bajo M0.
iv) sección de las placas M3, M2l y M4r sigmoidea.
v) cara superior de las placas M4l y M5r uniformemente convexa.
vi) placas basiesfenoides estrechas y arqueadas.

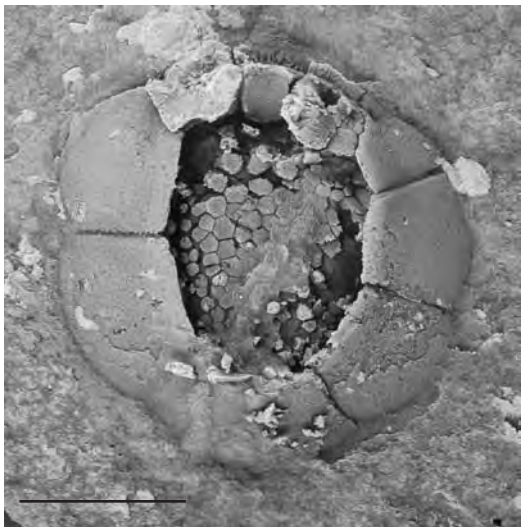


Figura 4.14. Único ejemplar completo conocido del cincta *Gyrocystis* sp. nov. A, del Cámbrico medio de Purujosa (Cadenas Ibéricas). MPZ2009/159. Barra = 10 mm.

La primera característica es común a todo el género *Gyrocystis* y la segunda, el contorno subcircular, es común a muchas especies de *Gyrocystis*, *Sucocystis* y *Sotocinctus*. Las escotaduras y lóbulos anteriores sólo se observan en el holotipo, por lo que puede ser una variación intrapoblacional. Respecto a la cuarta característica dada por Gil Cid y Domínguez (1995), casi todos los cinta tienen una sección de las placas de la parte media del cinctus sigmoidea. La morfología de las placas M4l y M5r no es determinante. Basiesfenoides estrechas y arqueadas también están presentes en otros cincta (i. e. G. *badulesiensis*, ver Friedrich, 1993: lám. 20. fig. 1).

G. cruzae Gil Cid y Domínguez, 1995 no presenta ni una sola autapomorfía; el contorno de la teca subcircular, la anchura de las placas marginales y el túmulo bajo M0 apuntan a que pueda tratarse de *G. testudiformis* pero sin más material es imposible saberlo con seguridad,

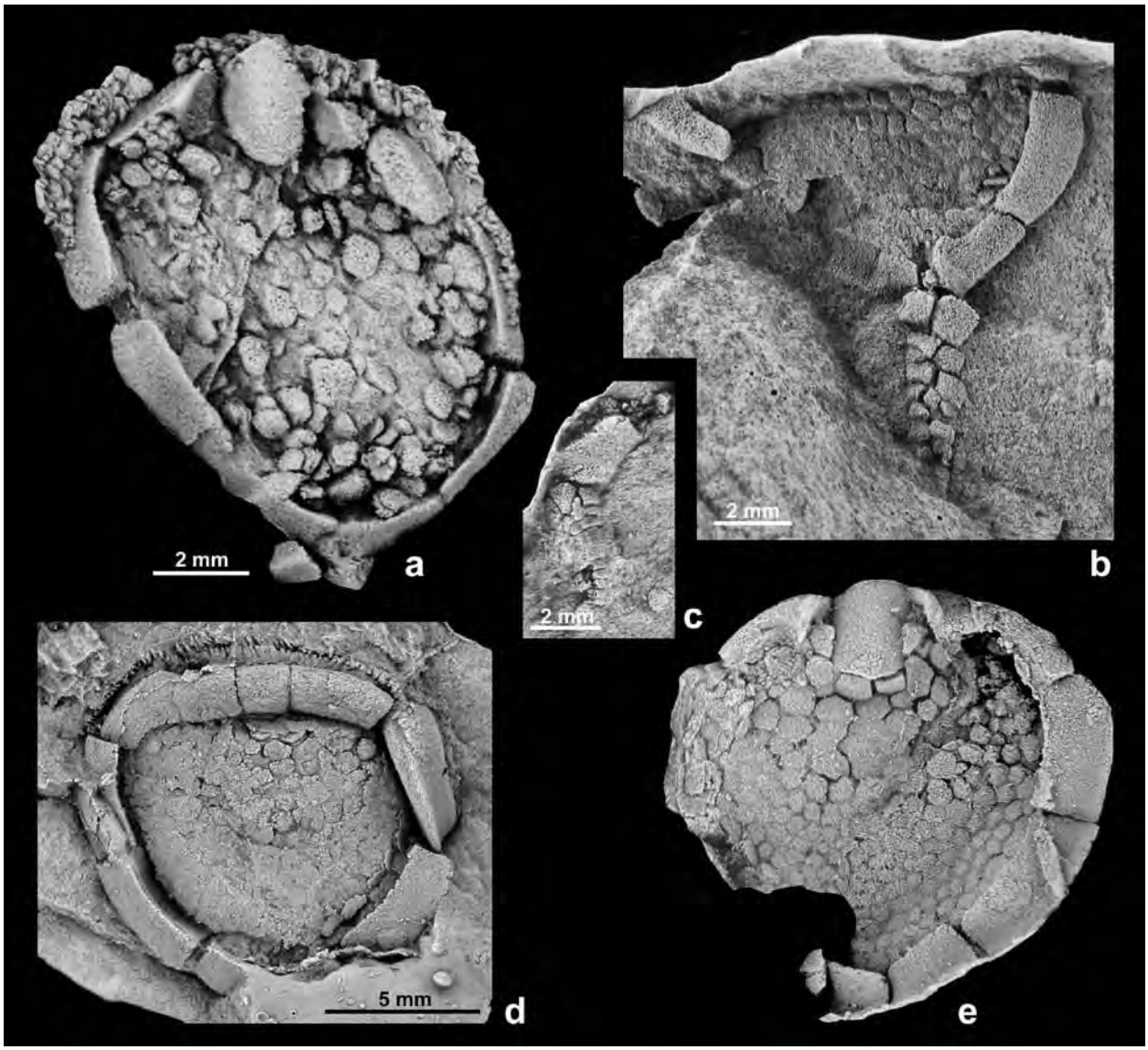


Figura 4.15. Equinodermo cincta *Sotocinctus ubaghsi* Sdzuy, 1993 del Cámbrico medio de Murero, Cadenas Ibéricas (a, b, c) y Soto de Caso, Zona Cantábrica (d), España.
a. Ejemplar MPZ2008/3 en vista dorsal en el que se observa muy bien el labro. b. Ejemplar MPZ2009/160 incompleto en vista ventral donde se observa parte de la teca y la estela. c. Ejemplar MPZ2009/161 incompleto que representa la inserción de la estela en el cinctus vista en su cara dorsal. d. Holotipo PIW 93IX1/1 en vista ventral (d1) y dorsal (d2).
Todas las fotografías están realizadas a partir de réplicas en látex blanqueadas con cloruro de amonio.

sobre todo cuando la principal caracterítica de *G. testudiformis* es la supracentralia fuertemente abovedada y en ningún ejemplar de El Ferredal aparece conservada esta parte.

Distribución estratigráfica: Se desconoce su posición estratigráfica concreta, cuyo único dato disponible es pizarras con *Solenopleuropsis* materiales que abarcan un lapso temporal entre el Caesaraugustiense superior y el Languedociense inferior. El material proviene de El Ferredal de Quintana (Asturias).

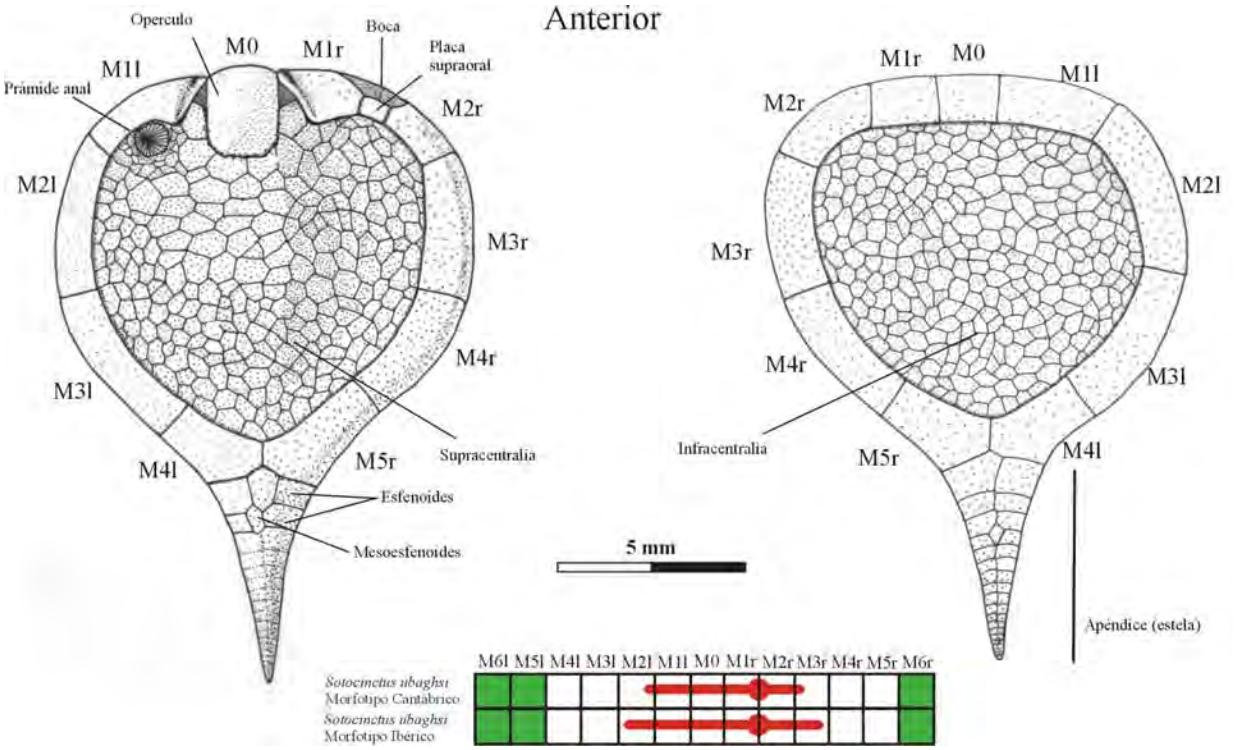


Figura 4.16. A, B. Reconstrucción de *Sotocinctus ubaghsi* Sdzuy 1993, en vista dorsal y ventral. C. Diagrama donde se muestra el número de placas marginales y la longitud de los surcos epitecales en los morfotipos Ibérico y Cantábrico de *S. ubaghsi*.

Gyrocystis mureroensis n. sp. (*nomen nudum*) Fig. 4.13

Diagnosis: Una especie de *Gyrocystis* que se define por dos autapomorfías: teca triangular y placas marginales M2 con forma de hacha.

A specie of Gyrocystis *with the following autapomorphies: triangular shape of the theca and marginal plates M2 with hatchet-shape.*

Etimología: De la localidad clásica de Murero.

Material: 23 ejemplares completos (MPZ2008/5, 8-25, 27-30) y algunas placas aisladas (MPZ2008/ 5, 7, 26). Todos los ejemplares están conservados como moldes naturales en lutitas verdes. El material de Murero no es representativo de la morfología general porque está muy deformado.

Descripción: Teca de contorno triangular (4.13 a_2) con la parte anterior muy ancha y la posterior muy estrecha. Las dimensiones de la teca son variables (mide 11.5 x 13 mm en el holotipo) y la relación longitud/anchura también es variable desde 0.9 a 1.2, en ejemplares no deformados.

El cinctus lo componen 10 placas marginales (M5r-M4l). Placa M0 sin plataforma frontal. Cada placa M1 presenta un tubérculo adopercular muy reducido. Las placas marginales M2 presentan proyecciones laterales muy desarrolladas y tienen una forma característica de hacha (4.13 a, b). Las placas marginales de la parte media del cinctus son

muy parecidas a las de otras especies del género, más largas que anchas. Las placas M5r y M4l se unen fuertemente en su parte posterior con una sutura muy larga. Como consecuecia las placas marginales M4r y M3l están casi en contacto (4.13 g).

La cara ventral del cinctus carece de túmulos significativos.

La boca se sitúa como en otros cincta entre las placas M1r y M2r. La placa supraoral aparece articulada a estas dos placas y tiene una morfología más ancha que larga. Desde la boca irradia un único surco epitecal izquierdo que alcanza la placa M0. El labro se desconoce.

El opérculo presenta una morfología subrectangular y es muy convexo en sección (4.13 $a_{1,3}$). Su parte posterior articula con el dintel que se compone de un número indeterminado de placas postoperculares.

Los dos tegumentos de placas supracentrales e infracentrales están conservados de manera parcial. Las placas supracentrales (4.13 e) son muy pequeñas (hasta cuatro veces más pequeñas que las infracentrales) y están muy ornamentadas. Las placas infracentrales son bastante grandes (4.13 d_1, g). Existen aproximadamente 40 de estas placas componiendo el tegumento infracentral.

La estela es muy larga (4.13 d_1, g) y presenta una relación aproximada longitud estela/longitud teca de 1/1.5. Es muy ancha en la parte anterior y no presenta una clara demarcación del cinctus. Placas mesoesfenoides ausentes en vista ventral. Esfenoides de contorno cuadrado en la parte proximal y más rectangulares hacia la distal.

Estereoma muy marcado en la superficie externa de las placas marginales (4.13 a_3) y en la de las supracentrales.

Discussion: *G. mureroensis* n. sp. se incluye en este género por la presencia de un único surco epitecal izquierdo corto y la presencia de diez placas marginales. La ausencia de plataforma frontal y la presencia de tubérculos adoperculares muy reducidos son características primitivas dentro del género.

Distribución estratigráfica: Este taxón se ha encontrado en dos localidades de las Cadenas Ibéricas, Purujosa y Murero. En la primera aparece en niveles de edad Caesaraugustiense medio (Zona de *Pardailhania multispinosa*) y con dudas en la base del superior. En Murero aparece en la base del Caesaraugustiense superior (Zona de *Solenopleuropsis ribeiroi*).

Gyrocystis sp. L

Comentarios: Este taxón se describió originariamente con la información de sólo dos ejemplares, cuyas características indicaban claramente que pertenecía al género *Gyrocystis* (Zamora *et al*., 2007: ver capítulo 7.2). Aunque su morfología era distintiva, se prefirió mantenerlo en nomenclatura abierta a la espera de mejor material. Actualmente y tras varias campañas de campo, se ha encontrado bastante material, lo que permitirá en el futuro proponer una nueva especie del género *Gyrocystis*. Sus principales características son la presencia de

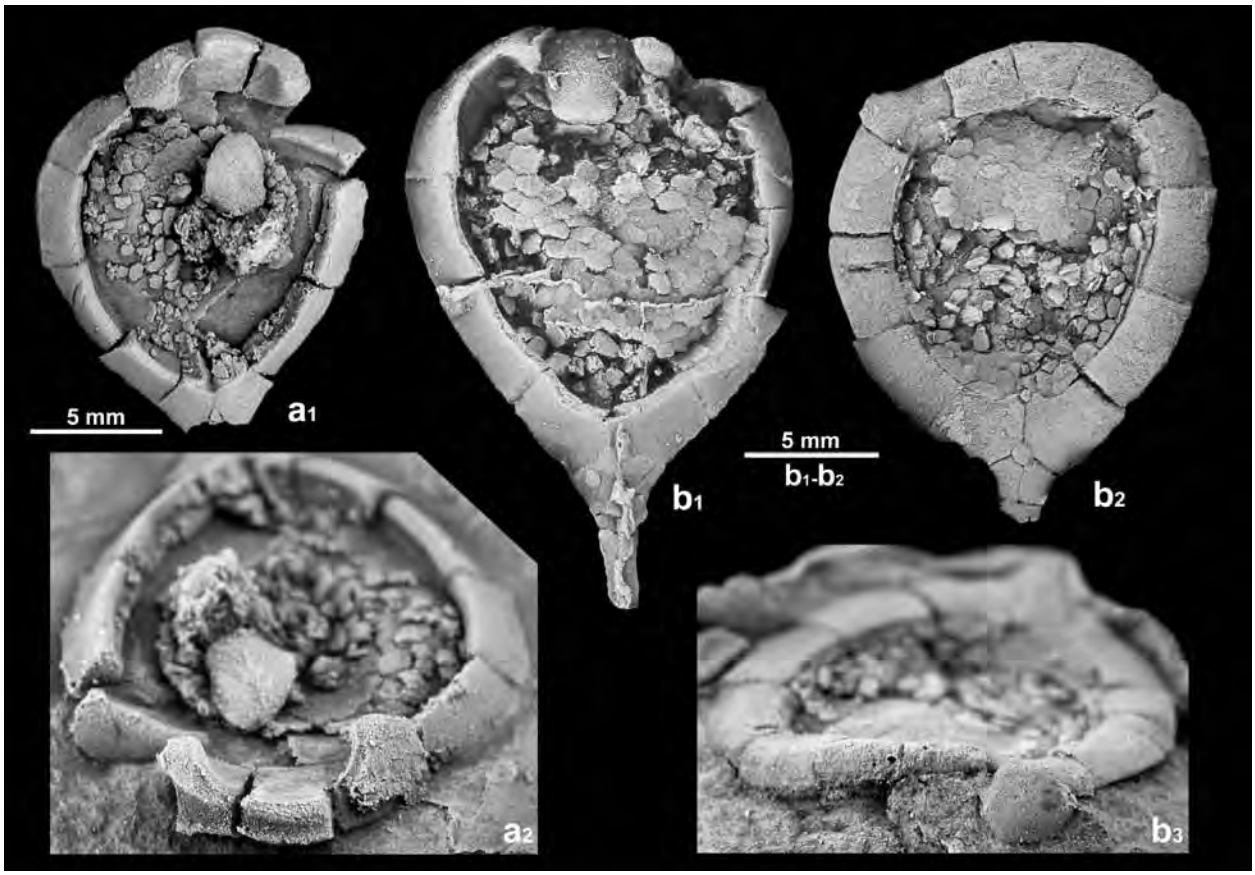


Figura 4.17. Equinodermo cincta *Asturicystis* sp. del Cámbrico medio de Purujosa, Cadenas Ibéricas, España.
a. Ejemplar MPZ2009/162 en vista dorsal (a1) y frontal (a2). b. Ejemplar MPZ2009/163 en vista dorsal (b1), ventral (b2) y frontal (b3).
Todas las fotografías están realizadas a partir de réplicas en látex blanqueadas con cloruro de amonio.

grandes tubérculos adoperculares que terminan en forma de maza, la ornamentación presente en las placas supracentrales y un sólo túmulo bajo la placa M0.

Distribución estratigráfica: En su publicación original *Gyrocystis* sp. L se incluyó con dudas en la Zona de *Solenopleuropsis thorali*. Los nuevos hallazgos han permitido certificar que este taxón se encuentra sólo en la Zona de *Solenopleuropsis* (*Solenopleuropsis*), de edad Languedociense inferior. Todo el material recuperado proviene de Los Barrios de Luna.

Gyrocystis sp. nov. A
Fig. 4.14

Comentarios: Recientemente se ha encontrado una nueva especie de *Gyrocystis* cuyo material es todavía muy escaso para definirla formalmente. Se trata de una forma con la teca circular, con sus márgenes lobulados y las placas marginales extremadamente anchas. Otra característica importante, es la presencia de tubérculos adoperculares muy largos que terminan en una proyección espinosa.

Distribución estratigráfica: Este taxón se ha encontrado en dos localidades de las Cadenas Ibéricas (Jarque y Purujosa), en niveles de la

Formación Murero, Zona de *Solenopleuropsis ribeiroi*, de edad Caesraugustiense superior.

Familia incierta

Género *Sotocinctus* Sdzuy, 1993

Especie tipo: *Sotocinctus ubaghsi* Sdzuy, 1993. Formación Oville, Cámbrico medio de la Zona Cantábrica, España.

Sotocinctus ubaghsi Sdzuy, 1993
Fig. 4.15, 16

Comentarios: *Sotocinctus ubaghsi* Sdzuy, 1993 es el único taxón perteneciente al género *Sotocinctus*. Fue definido con un sólo ejemplar incompleto; en el mismo nivel se definió también *Trochocystoides planus* Sdzuy, 1993. Durante la revisión del material tipo de estas especies se observó que eran dos especies muy parecidas. En este trabajo se considera *Trochocystoides planus* como un sinónimo subjetivo más reciente de *S. ubaghsi* (ver Smith y Zamora, en prensa: capítulo 7.7). Recientemente se ha encontrado material complementario de este taxón en las Cadenas Ibéricas, lo que permitirá completar la descripción de esta especie.

Entre las características más notables de este taxón se encuentra la presencia de dos surcos epitecales largos (Fig. 4.16), dintel compuesto por más de cuatro placas postoperculares, ausencia de tubérculos adoperculares y túmulos ventrales y placas supracentrales de un tamaño muy parecido a las infracentrales.

Distribución estratigráfica: Zona de *Badulesia tenera* (Caesaraugustiense inferior) en el yacimiento de Soto de Caso (Zona Cantábrica). El material de las Cadenas Ibéricas proviene de la misma Zona y ha sido encontrado en el yacimiento de Murero.

Género *Asturicystis* Sdzuy, 1993

Especie tipo: *Asturicystis jaekeli* Sdzuy, 1993. Formación Oville, Cámbrico medio de la Zona Cantábrica, España.

Asturicystis jaekeli Sdzuy, 1993

Comentarios: Este taxón ha sido estudiado durante el análisis cladístico realizado en esta tesis doctoral (Smith y Zamora, en prensa: capítulo 7.7).

Entre las características más notables de este taxón se encuentra la presencia de una teca de contorno subtriangular, más ancha en la parte anterior que en la posterior, la presencia de dos surcos epitecales largos que alcanzan las placas marginales M2l y M4r, dintel compuesto por más de cuatro placas postoperculares y ausencia de tubérculos adoperculares y túmulos ventrales.

Distribución estratigráfica: Zona de *Badulesia granieri* (Caesaraugustiense inferior) en el yacimiento de Soto de Caso (Zona Cantábrica).

Asturicystis sp.

Comentarios: Se incluyen dentro del género *Asturicystis* una serie de ejemplares que por sus características generales (morfología de la teca, placas marginales, ausencia de plataforma frontal) recuerdan a este género. Por el momento es imposible llegar a una mayor precisión taxonómica, ya que a partir del material recuperado no se ha podido determinar, ni la morfología del dintel, ni la longitud de los surcos epitecales.

Distribución estratigráfica: Este material ha sido encontrado en la Formación Mansilla de Purujosa (Cadenas Ibéricas) siendo el segundo taxón junto a *Protocinctus mansillaensis* presente en esta formación, aunque en este caso el material procede de la Zona de *Badulesia tenera* de edad Caesaraugustiense inferior (Cámbrico medio).

Clase **EOCRINOIDEA** Jaekel, 1918

Comentarios: La Clase Eocrinoidea fue creada por Jaekel (1918) para incluir algunos géneros de cistoideos que él consideraba como crinoideos primitivos. El estatus de este grupo fue en su origen como una subclase dentro de la Clase Crinoidea. Regnell (1945) elevó Eocrinoidea a nivel de clase, debido a sus características intermedias entre los cistoideos y los crinoideos. Una de las principales características de este grupo es la presencia de aberturas simples (epispiras) para la respiración. Sin embargo pueden llegar a estar ausentes en algunos géneros (ej. *Marjumicystis*). Autores posteriores (Ubaghs, 1953, 1963; Sprinkle, 1973; Paul y Smith, 1984) aceptan la entidad de los eocrinoideos a nivel de clase, pero reconocen que se pueda tratar de un grupo parafilético que incluye miembros basales de otros pelmatozoos más derivados.

Actualmente el estatus de este grupo, y todos los taxones incluidos en él, sigue planteando numerosos problemas. De manera informal podríamos hablar de que los eocrinoideos son todos aquellos pelmatozoos que no presentan estructuras especializadas para la respiración (diploporos, rombos, hidrospiras), y con braquiolas para la filtración del agua marina. Se está de acuerdo con la opinión de Sprinkle (1973) que considera a los eocrinoideos como ancestros de varios linajes de blastozoos.

Orden GOGIIDA Broadhead, 1982

Comentarios: Este orden fue definido por Broadhead (1982) para designar al Orden sin definir nº1 de Sprinkle (1973).

Familia **Eocrinidae** Jaekel, 1918

Género *Gogia* Walcott, 1917

Especie tipo: *Gogia prolifica* Walcott, 1917. Formación Mt. Whyte del Cámbrico medio de la Columbia Británica (Canadá)

Comentarios: El género *Gogia* fue descrito por primera vez en 1917 (Walcott, 1917) y es sin ninguna duda, el más diverso de todos los

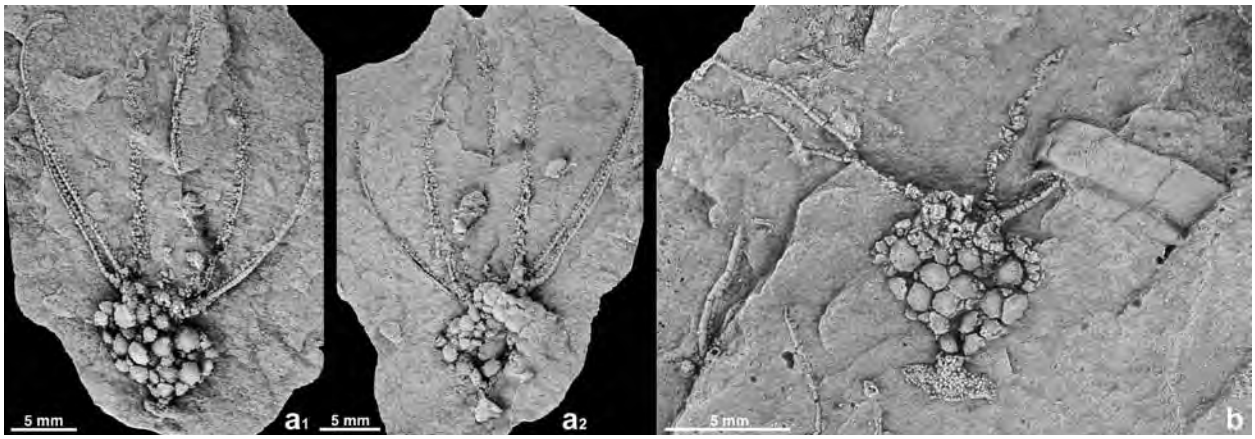


Figura 4.18. Equinodermo eocrinoideo *Gogia gondi* del Cámbrico medio de Murero, Cadenas Ibéricas, España (a) y Montaña Negra, Francia (b). a. Ejemplar MPZ2009/164. b. Ejemplar VCM 1033.
Todas las fotografías están realizadas a partir de réplicas en látex blanqueadas con cloruro de amonio.

eocrinoideos conocidos hasta la fecha (Sprikle, 1973; Sprinkle y Collins, 2006).

Morfológicamente este género presenta una amplia variación, ya puesta de manifiesto en el trabajo de Sprinkle (1973) y resaltada por Smith (1988); sin embargo todos los representantes de este género comparten algunas características como la presencia de placas numerosas y desordenadas en la teca, *holdfast* compuesto de un agregado de osículos globulares y presencia de epispiras. Todas estas características sitúan a *Gogia* como un grupo basal de blastozoos.

Gogia sp. A

Comentarios: Sólo se incluye aquí los ejemplares de la publicación Zamora *et al*. (en prensa: capítulo 7.8). Además de éste, existen varios taxones más de *Gogia* en nomenclatura abierta todavía sin estudiar.

Distribución estratigráfica: El material ha sido encontrado en la Rambla de Valdemiedes (Murero, Cadenas Ibéricas) en la Zona de *Badulesia tenera* de edad Caesaraugustiense inferior.

Gogia parsleyi Zamora (en Zamora *et al*., en prensa, *nomen nudum*)

Comentarios: Este taxón es la primera especie del género *Gogia* descrita en el Cámbrico medio de España (Zamora *et al*., en prensa: capítulo 7.8). Entre sus principales características se encuentra, la presencia de una teca globosa con placas ornamentadas, epispiras muy abundantes a veces cubiertas por placas coberteras y la presencia de braquiolas enrolladas de manera helicoidal.

Distribución estratigráfica: Sólo se ha localizado este taxón en un nivel de Purujosa (Cadenas Ibéricas), correspondiente a la parte más alta del Caesaraugustiense superior o a la más baja del Languedociense inferior.

Gogia gondi Ubaghs 1967
Fig. 4.18

Comentarios: El material español recuperado de este taxón presenta las características diagnósticas dadas por Ubaghs (1987). Este autor, ofrece una descripción muy detallada, donde se abordan todos los aspectos morfológicos de la especie. Todo el material de *Gogia gondi* de Francia procede de una misma localidad y un único nivel estratigráfico y los ejemplares son de muy pequeño tamaño (ver Fig. 4.18b). Sin embargo, el materia encontrado en España presenta una amplia variabilidad en la talla, algunos ejemplares son hasta tres y cuatro veces más grandes que los franceses (ver Fig. 4.18a). Algunas diferencias entre ambos, además del tamaño, son el mayor número relativo de epispiras por placa del material ibérico y la presencia de una ornamentación más marcada; estas características son más patentes en los ejemplares de mayor talla.

Recientemente, Parsley y Zhao (2006) han propuesto por primera vez la secuencia ontogénica de un eocrinoideo gogiido, *Sinoeocrinus lui* Zhao, Huang y Gong, 2004, procedente del Cámbrico medio de China. A esta propuesta se le une uno de los trabajos presentados en esta tesis (Zamora *et al*., en prensa: capítulo 7.8) donde se establecen los cambios ontogénicos en el eocrinoideo *Gogia parsleyi*. De acuerdo con las inferencias apuntadas en estos trabajos, es muy posible que el material español y el francés de *G. gondi* represente varios estadios ontogénicos de la misma especie. La casi ausencia total de epispiras, su pequeño tamaño y la ausencia de ornamentación serían características de los juveniles. Por el momento no se ha hecho una publicación al respecto, pero el material español ofrece una gran oportunidad para observar y describir cómo estas características evolucionan en los adultos. La diagnosis de *G. gondi* deberá ser enmendada de acuerdo con las nuevas observaciones e incluir los caracteres de los ejemplares adultos, ya que la diagnosis original está realizada probablemente, a partir de individuos juveniles.

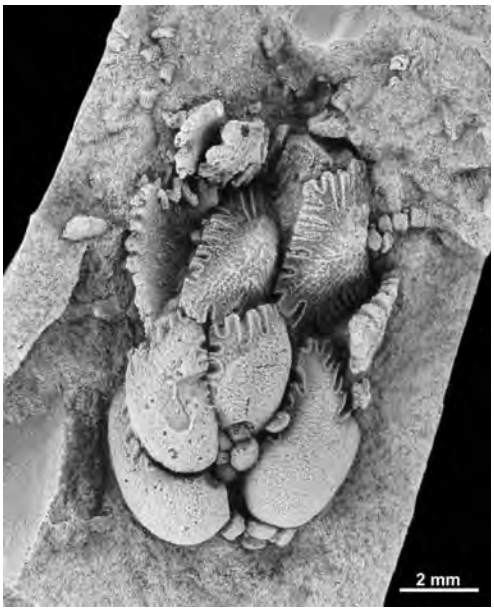


Figura 4.19. *Lichenoides priscus* Barrande 1846 del Cámbrico medio de Bohemia. Ejemplar BMNH E29346.

Distribución estratigráfica: El material ha sido encontrado en la Rambla de Valdemiedes (Murero) y en Purujosa (ambas localidades de las Cadenas Ibéricas) en la Zona de *Solenopleurpsis thorali* de edad Languedociense inferior.

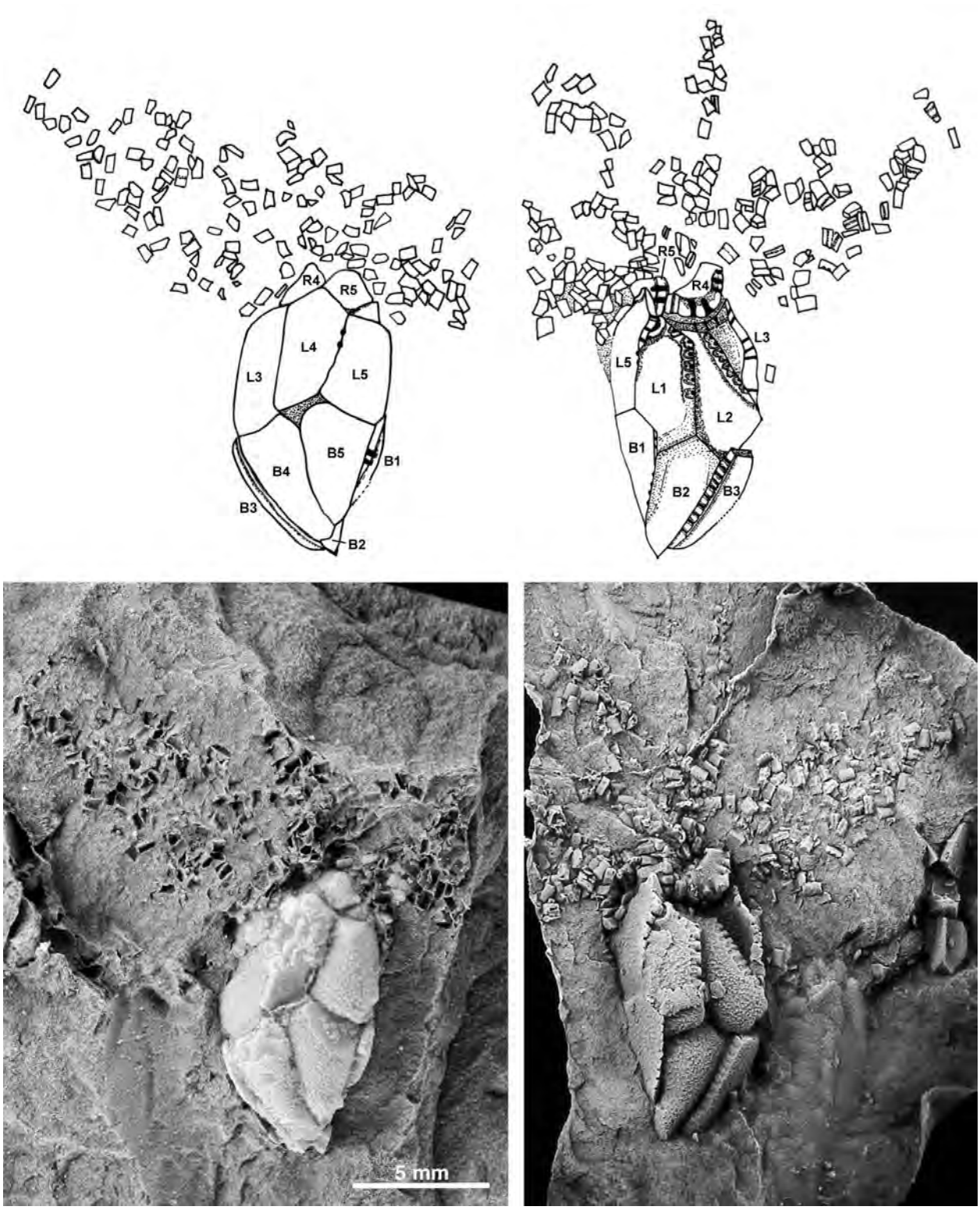


Figura 4.20. Equinodermo eocrinoideo *Tabladocrinus moncayensis* del Cámbrico medio de Purujosa, Cadenas Ibéricas, España. Ejemplar MPZ2009/165 Fotografías del ejemplar original antes de disolverlo con ácido y de la réplica de látex. Dibujos a cámara clara donde se muestra la interpretación de los distintos ciclos de placas. Abreviaturas: B, basal; L, lateral y R, radial.

Familia **Lichenoididae** Jaekel, 1918

Comentarios: La familia Lichenoididae fue creada en 1918 para incluir a un único género y especie: *Lichenoides priscus* Barrande, 1846 (Fig. 4.19) del Cámbrico medio de la República Checa. Este taxón no fue bien conocido hasta la extensa publicación de Ubaghs (1953) donde se realiza una amplia y detallada descripción. Esta familia ha permanecido monogenérica y monoespecífica hasta tiempos recientes cuando Parsley y Prokop (2004) definieron la especie *Lichenoides vadosus* Parsley y Prokop, 2004, también para el Cámbrico medio de Bohemia.

Hasta el momento no se conocía ni un solo miembro de esta familia fuera de Bohemia hasta que Lefebvre y Fatka (2003), hablan de la presencia de ?*Lichenoides* en el Cámbrico medio de España, de acuerdo con una comunicación personal de Daniel Vizcaïno, pero no figuran ni describen el material. Una carta de este último (Septiembre de 2006) me indica que el material mencionado en dicha publicación proviene del Arroyo del Valle, Barrios de Luna (León) y fue recogido por él hace más de quince años. Recientemente en esta misma localidad se ha encontrado más material que no ha sido incluido en la presente tesis por falta de tiempo.

Con la descripción de *Tabladocrinus moncayensis* n. g. n. sp. del Cámbrico medio de las Cadenas Ibéricas en este trabajo, no sólo se aumentan el número de géneros pertenecientes a esta familia sino que también se confirma la presencia de esta familia en el Cámbrico de España.

Existe una problemática terminológica en la utilización de los términos basal, lateral y radial para los ciclos de placas en la familia Lichenoididae. Ubaghs (1953, 1967) utiliza estos tres términos para *Lichenoides priscus* sin sugerir un valor morfológico preciso ni ningún tipo de homología con otros grupos de pelmatozoos (Ubaghs, 1953: pág. 6). Sprinkle (1973: pág. 109-110) indica que los ambulacros en *L. priscus* se dirigen directamente desde la zona oral hacia el centro de una placa radial donde encontramos la faceta braquiolar. Al llegar a la faceta se origina una rama lateral hacia la izquierda (vista aboral). La posible implicación sería la presencia de un ambulacro con un patrón heterótomo y ramificado (ver Ubaghs, 1967b: S470). Sprinkle (1973: pág. 110) indica que este patrón del sistema ambulacral sugiere que la nomenclatura de las placas dada por Ubaghs (1953) quizás no sea correcta. En contraposición propone que los dos ciclos de placas adorales (radiales y laterales de Ubaghs) sean quizás placas deltoides (u orales) y radiales. Ya que los surcos ambulacrales en *Lichenoides* presentan un patrón en zig-zag, resulta complicado, en este caso concreto, la definición de los términos radial e interradial. Ya que radial, es por definición radial en posición, y los ciclos laterales y deltoides son interradiales en posición, existe un problema en la asignación de estos términos debido a la inusual disposición de las placas en *L. priscus* (ver Sprinkle, 1973). El ciclo más adoral de placas aparece colindando la abertura oral (Ubaghs, 1967b) característica no conocida en otras placas radiales de blastozoos. También las placas radiales en otros equinodermos altamente organizados están normalmente en la parte central del cáliz y son con frecuencia

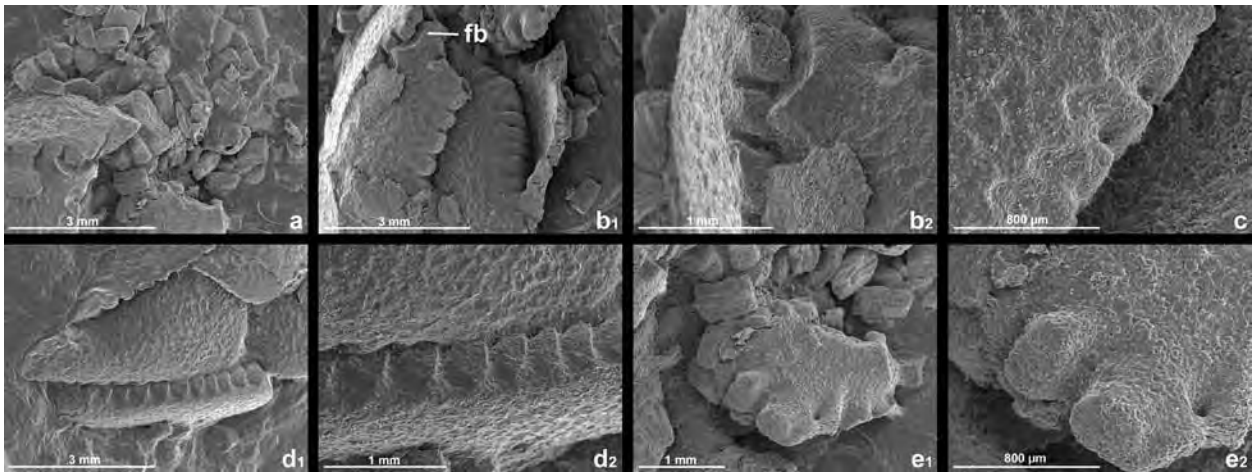


Figura 4.21. Equinodermo eocrinoideo *Tabladocrinus moncayensis* del Cámbrico medio de Purujosa, Cadenas Ibéricas, España. Ejemplar MPZ2009/165 Fotografías de microscopio electrónico. a. braquiolas desarticuladas b, placas del ciclo lateral y detalle de la faceta braquiolar, c. epispiras en las placas laterales, d. placas del ciclo basal y detalle de las epispiras, e. placa del ciclo radial vista en su cara interna y detalle de las epispiras.

las placas más grandes, y ambas de esas características se encuentran en el segundo ciclo de placas (previamente llamadas laterales) en *Lichenoides*. Es por ello que Sprinkle (1973) termina indicando que este sistema nomenclatural alternativo de placas, no puede ser probado de momento pero puede ayudar a explicar el problema de la nomenclatura de las placas de *Lichenoides priscus*.

Por último Parsley y Prokop (2004) no ofrecen comentarios a la nomenclatura de las placas y adoptan la terminología dada por Ubaghs (1967) de basal, lateral y radial.

En este trabajo, la utilización del término radial y lateral en la descripción no implica que los ciclos de placas radiales y laterales sean homólogas a las de los otros grupos de pelmatozoos y se seguirá la terminología de Ubaghs (1967). De igual manera ocurre con las placas basales aunque en este caso es muy probable que estas placas sí sean homólogas a muchos grupos de pelmatozoos.

Género *Tabladocrinus* n. g.

Especie tipo: *Tabladocrinus moncayensis* n. g. n. sp.

Diagnosis: Teca de contorno ojival muy estrecha en la base, compuesta por tres ciclos de placas (basales, laterales y radiales). Cada ciclo se compone de cinco placas diferentes entre los distintos ciclos pero indiferenciables dentro de un mismo ciclo. Braquiolas biseriadas, seguramente diez en número, ancladas a facetas braquiolares situadas en las placas laterales y radiales. Placas basales de contorno romboidal y con las epispiras dispuestas en los márgenes más aborales. Placas laterales hexagonales y con epispiras bien desarrolladas en los márgenes laterales y adorales. Cada epispira de estas placas se rodea de una depresión bilobulada.

Theca ovoid with a very narrow base, composed of three circlets (basal, lateral and radial) of plates. Each circlet is constructed with five identical plates, which show different

morphology from the plates of the other circlets. Biserial brachioles attached to brachiolar facets which are located in lateral and radial plates. Rhombic-shape basal plates, with epispires located in the lateral margins. Lateral plates are hexagonal in shape and have well developed epispires. Each epispire of lateral plates is surrounded by a bilobulated groove.

Etimología: El nombre hace referencia a la Sierra de Tablado, paraje donde fue encontrado el único espécimen conocido.

Especies incluidas: *Tabladocrinus moncayensis* n. g. n. sp.

Comparación: *Tabladocrinus* n. g. se encuentra estrechamente relacionado con el género *Lichenoides*. Ambos, son de los pocos eocrinoideos del Cámbrico cuya teca se encuentra organizada en ciclos bien definidos. En ambos casos, la teca se compone de tres ciclos compuestos por cinco placas cada uno, y estas placas poseen morfologías diferentes dependiendo del ciclo al que pertenecen. Pero existen importantes diferencias en la forma de las placas y en la disposición y morfología de las epispiras. Las epispiras están más desarrolladas en *Lichenoides* que en *Tabladocrinus*. Además en el primero es muy difícil diferenciar el tipo de epispiras presentes en los ciclos radial y basal, sin embargo en *Tabladocrinus* las epispiras del ciclo basal son mucho más simples que las del radial. La morfología general de las placas es otro rasgo a considerar, en *Lichenoides* las placas son mucho más abombadas que en *Tabladocrinus*. Otra diferencia importante es que la zona basal de *Lichenoides* es muy ancha y aparece cerrada por un número importante de placas basales. Sin embargo en *Tabladocrinus* la base de la teca es muy estrecha y aparentemente, no aparecen más placas que las cinco que componen el ciclo basal. Esos caracteres hacen que este género no se puede confundir con ninguna otra forma de eocrinoideo.

Tabladocrinus moncayensis n. g. n. sp.
Fig. 4-20, 21

Diagnosis: Como la del género.

Etimología: Especie dedicada al Parque Natural del Moncayo.

Material y modo de conservación: Un sólo ejemplar parcialmente articulado en lutita de color rojizo. El ejemplar estaba parcialmente conservado en calcita recristalizada por lo que fue necesario disolverlo en una solución de ácido clorhídrico al 10%. De esta manera se pudo apreciar el molde externo que quedó en la roca mediante replicación con látex.

Holotipo: MPZ2009/165

Descripción: Teca de contorno oval con la base muy estrecha y la zona oral más ensanchada. Las dimensiones son diez milímetros de longitud por seis de anchura, aunque hay que considerar que el ejemplar se encuentra algo colapsado. La teca se encuentra organizada en tres ciclos de placas alternantes bien definidos que son nombrados como basal (B), lateral (L) y radial (R). El subíndice que acompaña a cada letra (Fig. 4.20) no hace referencia a una

posición determinada en la teca, que pueda ser comparada con otros grupos de pelmatozoos, ni tampoco está en relación con las diferentes aberturas de la teca. Simplemente se han numerado las placas de manera arbitraria para poder hacer referencia a cada placa sin posibilidad de confusiones.

Cada ciclo se compone de cinco placas muy parecidas entre si pero claramente diferentes de las de los ciclos contiguos. Únicamente existen dudas en el número real de placas que aparecen en el ciclo radial. En el fósil únicamente se han observado dos pero es muy probable que el organismo tuviera también cinco, como en los otros dos ciclos.

El ciclo basal se compone de cinco placas muy estrechas en su extremo aboral donde se juntan cerrando la base de la teca. El contorno de estas placas es romboidal muy parecido a una cometa y con el ápice adoral más ancho que el aboral. La longitud y anchura máximas de estas placas medidas a partir de las líneas imaginarias que unen sus ápices son de 5 por 2,5 mm (medidas en placa B2). El espesor de las placas es homogéneo a lo largo del borde y de 415 µm. Las placas son ligeramente convexas en su parte externa y se encuentran ornamentadas a base de un crenulado grueso que se observa con claridad en las fotos del microscopio electrónico (placa B2, Fig.4.21). La superficie interna no se conoce. Las placas presentan poros suturales (epispiras) en los dos márgenes inferiores (Fig.4.21d). La estructura de estas epispiras es diferente a las de otros eocrinoideos. Los márgenes izquierdos de las placas presentan una acanaladura que sirve para la articulación de los márgenes derechos de placas contiguas. Mirando las epispiras en los márgenes de las placas se observa que tienen forma de embudo con la abertura externa mucho más ancha que la interna (diámetro interno 103 µm-diámetro externo 285 µm, medidas a partir de la placa B3, 4.21d$_2$). Las epispiras se distribuyen de manera equidistante con un espaciado de 261 µm entre cada epispira.

El ciclo lateral (4.21b) se compone, al igual que el basal de cinco placas de contorno hexagonal y de dimensiones muy parecidas a las placas basales. La superficie es rugosa y ligeramente convexa. La longitud y anchura de estas placas es de 5,5 y 2,5 mm aproximadamente. La superficie interna es parcialmente accesible sólo en la placa L3. Es ligeramente concava y sin ornamentación muy marcada. Las epispiras en estas placas se encuentran distribuidas en todos sus márgenes excepto en los dos inferiores. Se componen de un pequeño poro que atraviesa la placa rodeado de una depresión lobulada o bilobulada. La distancia entre dos epispiras contiguas es de aproximadamente 420 µm. La abertura de la epispira es de unas 90 µm de diámetro y el conducto es bastante recto. Cada placa presenta una faceta braquiolar situada en el ápice adoral (4.21b). Sólo son parcialmente observables en las placas L1 y L5. La faceta se rodea de una cresta prominente y presenta un contorno circular u ovalado. Se encuentran deprimidas respecto a la cresta que las rodea y presentan un diámetro de unas 710 µm.

El ciclo de placas radiales se encuentra seguramente incompleto (4.21e). Únicamente se observan dos placas R4 y R5, aunque

por comparación con los otros ciclos y con *Lichenoides* seguramente habría cinco. Las placas de este ciclo cierran la parte adoral rodeando a la boca. Las placas presentan un contorno subtriangular. La dimensión de la placa más grande y mejor conservada (R4) es de 140x220 µm. Únicamente se observan completas las caras internas de las placas que no presentan ornamentación. La cara externa sólo es parcialmente observable en la placa R4. En ella se aprecia la ornamentación y una faceta braquiolar (que aparece incompleta) en la zona central más aboral. Las epispiras son bastante desarrolladas y se sitúan en los márgenes aborales. En el interior de la placa R4 se encuentra una pequeña perforación interpretada como una epispira reabsorbida durante el crecimiento (4.21e).

Los ambulacros se iniciarían en la abertura bucal, a partir de aquí cada rama se dirige hacia la faceta braquiolar que se encuentra en el centro de cada placa radial. De ahí una rama se dirigiría hacia la izquierda (vista adoral) hacia la faceta que aparece en las placas laterales.

Todas las braquiolas aparecen desarticuladas y con los osículos braquiolares dispersos (4.21a). Las braquiolas fueron seguramente biseriadas. El número, considerando que cada placa lateral y radial poseen una sola faceta braquiolar simple, sería de diez.

Holdfast ausente seguramente porque nunca existió.

Comentarios: La organización en ciclos de este taxón hace pensar en una posición bastante evolucionada dentro de los eocrinoideos. El reducido número de ciclos quizá indique una posición ancestral dentro de la línea evolutiva que dio lugar a taxones como *Rhopalocystis* Ubaghs, 1963, con tecas organizadas en más ciclos de placas.

Distribución estratigráfica: Biozona de *Solenopleuropsis thorali* Languedociense inferior, Cámbrico medio, de Purujosa (Cadenas Ibéricas).

Familia incierta

Género *Ubaghsicystis* Gil Cid y Domínguez Alonso, 2002

Especie tipo: *Ubaghsicystis segurae* Gil Cid y Domínguez Alonso, 2002

Ubaghsicystis segurae Gil Cid y Domínguez Alonso, 2002

Comentarios: Este género y especie están basados en un único ejemplar. Este material no ha podido ser revisado por el momento, porque a pesar de que en la publicación original se indica que está depositado en el Museo de Ciencias Naturales (Madrid), el material no ha sido todavía depositado en el mismo. Tras varias averiguaciones se ha podido conocer que el holotipo de esta especie, se encuentra en la colección particular de Dª Concha Sarachaga, puestos en contacto con ella nos indica su total disposición a depositar el ejemplar en el Museo correspondiente.

Recientemente se han recuperado otros dos ejemplares más de este taxón procedentes de la misma sección que el holotipo.

Ubaghsicystis segurae es un taxón de eocrinoideo clave para entender la evolución de este grupo. A pesar de proceder de rocas del Cámbrico medio presenta características que durante mucho tiempo han sido consideradas como derivadas (Sprinkle, 1973), entre ellas la presencia de un tallo xenomórfico, los columnares holoméricos o la teca organizada en ciclos (Zamora *et al.*, en prensa: capítulo 7.8). Recientemente, Clausen y Smith (2008) descubrieron columnares desarticulados que conservan el estereoma, de la transición Cámbrico inferior-medio en Marruecos. A partir de estos hallazgos proponen que la presencia de placas columnares en los pelmatozoos podría ser la condición primitiva para este grupo, en lugar de derivada como se pensaba previamente (Sprinkle, 1973).

A la luz de estos nuevos hallazgos y propuestas es necesario reevaluar la posición de *Ubaghsicystis* dentro de la filogenia del grupo; este objetivo supera claramente los planteados en esta tesis, por lo que no se abordará está cuestión.

Distribución estratigráfica: Gil Cid y Domínguez Alonso (2002) no indican la posición estratigráfica concreta donde fue encontrado el holotipo; en el trabajo indican como edad: "parte media del Caesaraugustiense superior, Capas con *Solenopleuropsis* (Sdzuy, 1971), Nivel de *Solenopleuropsis simula*". El material adicional recuperado durante esta Tesis Doctoral proviene de los Barrios de Luna, la localidad tipo, y ha sido encontrado en la Zona de *Solenopleuropsis* (*Solenopleuropsis*) que indica una edad Languedociense inferior.

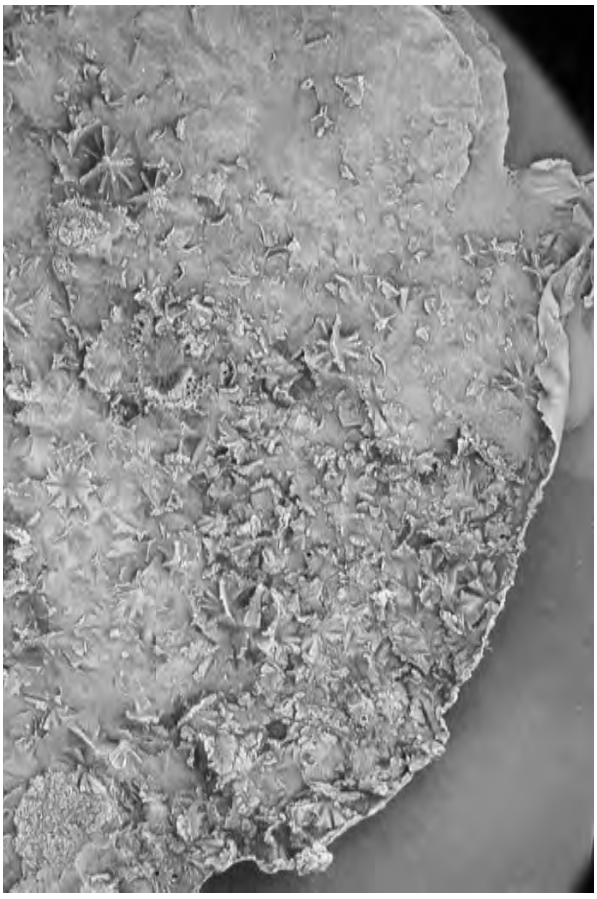


Figura 4. 22. Acumulación de placas desarticuladas de *Eocystites* sp. Ejemplar MPZ2009/166.

Orden INCIERTO

Familia Incierta

Género *Eocystites* Billings, 1858b

Especie tipo: *Eocystites primaevus* Billings, 1858b del Cámbrico medio de New Brunswick (Canadá).

Comentarios: Este taxón fue definido en base a placas desarticuladas de la teca de un

pelmatozoo procedentes del Cámbrico medio canadiense. Ubaghs (1967) y Sprinkle (1973) discuten las afinidades de dicho taxón. Ambos lo sitúan junto a los eocrinoideos a la espera de que pueda encontrarse el organismo completo. Aunque Sprinkle (1973), indica que quizás debería incluirse en otro grupo de pelmatozoos, pero basándose en placas aisladas es imposible concluir algo más. Después de estos trabajos, sólo se ha nombrado una especie más, *Eocystites languedocianus* Ubaghs, 1987, del Cámbrico francés también conocida sólo por material desarticulado. Las placas aisladas de *Eocystites* han aparecido en varios paises de Europa Occidental como Alemania (Sdzuy, 2001), Cerdeña (Loi *et al*. 1995), España (Gil Cid y Domínguez, 1998) y también en el Norte de África, concretamente en Marruecos.

Durante este trabajo se han encontrado cientos de placas aisladas que responden a la morfología de *Eocystites*, que consiste en placas de morfología estrellada, sin epispiras y con un umbo central del cual irradian crestas de diferente desarrollo y altura. En las últimas fases de los muestreos de esta tesis se han encontrado los primeros ejemplares perfectamente articulados que en un futuro permitirán, de una vez por todas, conocer la morfología y la posición filogenética de *Eocystites*.

Distribución estratigráfica: En los muestreos realizados en esta tesis el género *Eocystites* sólo se ha encontrado en las Cadenas Ibéricas en las formaciones Mansilla, Murero y Borobia, con una edad que abarca desde el Leoniense al Languedociense inferior.

Clase EDRIOASTEROIDEA Billings, 1858a

Comentarios: El estudio de todos los edrioasteroideos del Cámbrico de España no es uno de los objetivos planteados en esta tesis doctoral. Únicamente se incluye en esta parte el taxón descrito por Zamora *et al*. (2007a). El resto del material recuperado, que incluye un taxón del Cámbrico inferior y dos más del Cámbrico medio será estudiado en un futuro.

Hasta la presente tesis doctoral sólo se conocía un único edrioasteroideo en el Paleozoico de España, que es *Krama devonica* (Bassler, 1936), procedente del Devónico de Asturias (Smith y Arbizu, 1987). Esta especie se conoce en nuestro país a partir de un solo ejemplar en vista adoral que muestra ciertas anomalías en su crecimiento ontogénico.

Género *Cambraster* Cabibel, Termier y Termier, 1959

Especie tipo: *Trochocystites cannati* Miquel, 1894. Formación Coulouma, Cámbrico medio de la Montaña Negra (Francia).

Cambraster cf. *tastudorum* Jell *et al*., 1985

Comentarios: Sólo se ha estudiado un ejemplar que corresponde a la cara aboral (Zamora *et al*. 2007a: capítulo 7.8), pero es necesario tener material mejor conservado para poder confirmar con seguridad si se trata de la especie australiana, a la que de momento se ha

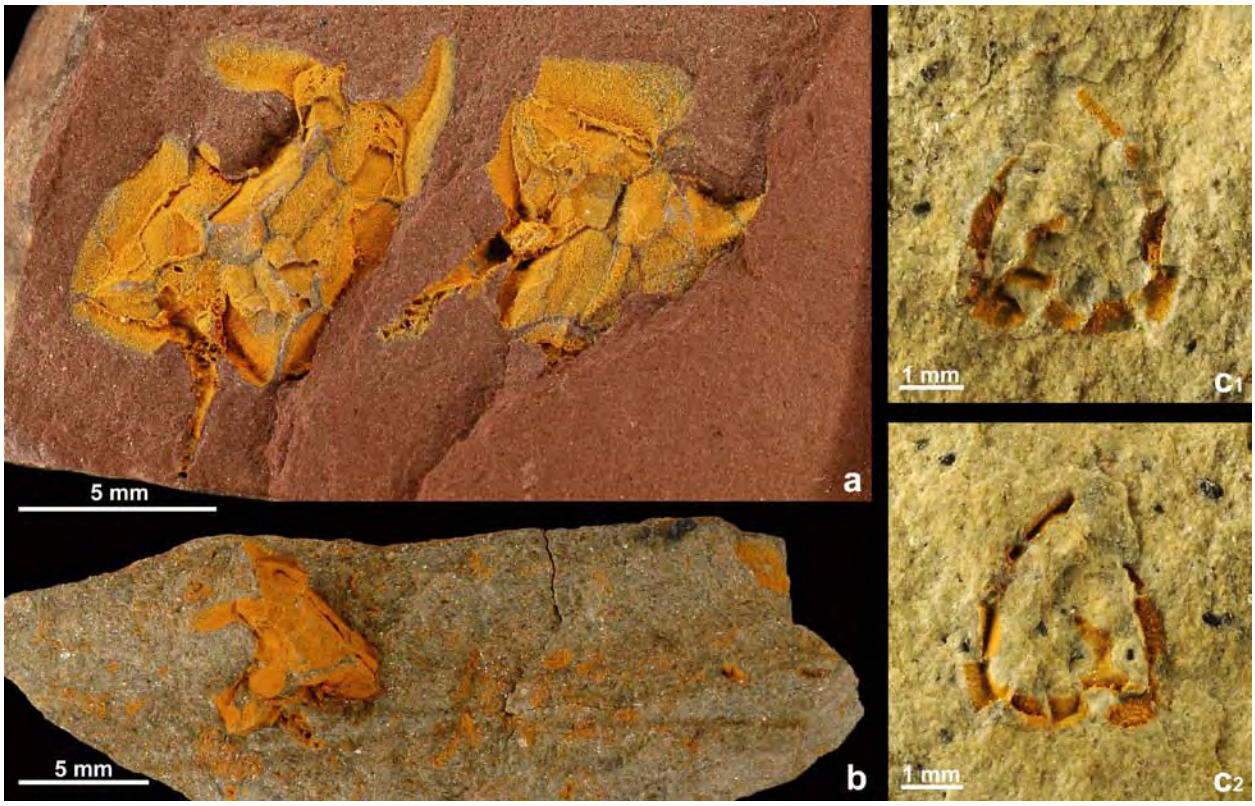


Figura 4.23. Estilóforos. a. Moldes internos de dos ejemplares (MPZ2009/167-168) excelentemente conservados de *Ceratocystis* sp. Purujosa (Cadenas Ibéricas, España). b. Molde interno de un ejemplar (MPZ2009/169)de *Ceratocystis* sp. Barrios de Luna (Zona Cantábrica, España). c. Estilóforo sin determinar (MPZ2009/170) de la Formación Borobia en Torrijo de la Cañada (Cadenas Ibéricas, España).

asignado el ejemplar hallado, o bien se trata de un taxón nuevo.

Distribución estratigráfica: Parte alta del Caesaraugustiense superior en la localidad de Mesones de Isuela (Cadenas Ibéricas).

Clase STYLOPHORA Gill y Caster, 1960

Comentarios: Esta clase incluye miembros de dos órdenes distintos de carpoideos: Cornuta y Mitrata. En el Cámbrico sólo se conocen por el momento representantes del primer orden. Los estilóforos son fósiles extremadamente raros en el Cámbrico medio de todo el mundo y sólo se conocen tres géneros y unas pocas especies.

1) El género *Ceratocystis* es el que mayor distribución presenta y se conocen tres especies, *C. perneri* Jaekel, 1901 de Bohemia, *C. vizcainoi* Ubaghs, 1987 de Francia y una tercera especie que está en fase de publicación (Rahman *et al*., en revisión), y se ha propuesto durante el desarrollo de esta tesis a partir de un sólo ejemplar del Cámbrico alemán.
2) *Protocystites menevensis* Hicks, 1872 es un género monoespecífico del Cámbrico medio de Gales.
3) *Ponticulocarpus robisoni* Sumrall y Sprinkle, 1999 es también monoespecífico y procede del Cámbrico medio de

Norteamérica.

Hasta el momento en el Cámbrico de España se habían citado únicamente placas aisladas pertenecientes al Cornuta *Ceratocystis*, procedentes del Cámbrico medio de Zafra (Badajoz; Gil Cid y Domínguez, 1998). Durante esta tesis doctoral se han recuperado por primera vez ejemplares articulados de este género en dos localidades, Purujosa (Cadenas Ibéricas) y Barrios de Luna (Zona Cantábrica) (Figs. 4.23a, b). El material de esta última localidad no es muy abundante, sin embargo se tiene una colección muy extensa de material bien preservado de las Cadenas Ibéricas. Además, se ha encontrado un cornuta indeterminado en las Cadenas Ibéricas (Fig. 4.23c). Este material no ha sido analizado en profundidad, y su publicación queda para etapas posteriores a esta tesis.

Distribución estratigráfica: El material de estilóforos cornuta recuperado en las Cadenas Ibéricas proviene de la Zona de *Solenopleuropsis thorali* y el de la Zona Cantábrica de la Zona de *Solenopleuropsis* (*Solenopleuropsis*). Ambas Zonas indican una edad de Languedociense inferior.

Clase CTENOCYSTOIDEA Robison y Sprinkle, 1969

Comentarios: Los ctenocystoideos fueron descubiertos por Robison y Sprinkle (1969) en el Cámbrico medio de Norte América, y han sido el último grupo de carpoideos descubierto. Desde esa fecha sólo unas pocas especies han

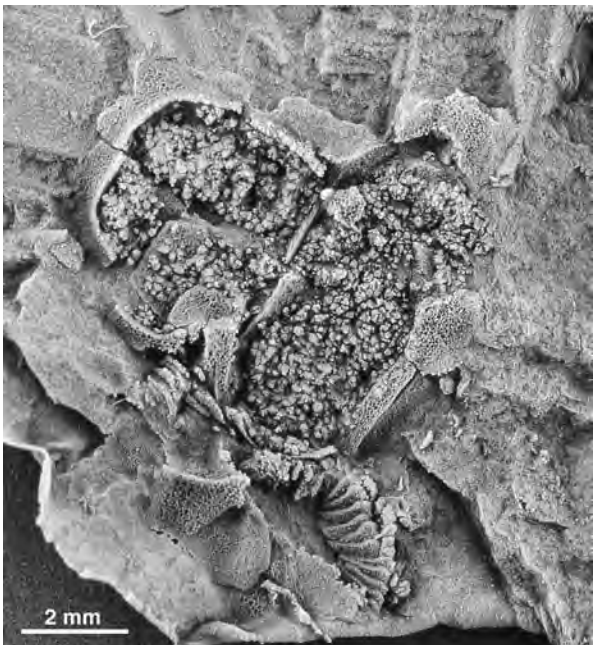


Figura 4.24. Dos Ctenocystoideos parcialmente articulados (MPZ2009/171-172) del Cámbrico medio de Purujosa (Cadenas Ibéricas, España). Fotografía a partir de la réplica de látex blanqueada con cloruro de amonio.

sido descritas procedentes del Cámbrico medio de Australia (Jell *et al*., 1985), Bohemia (Fatka y Kordule, 1985), Francia (Ubaghs, 1987), Norte América (Robison y Sprinkle, 1969; Ubaghs y Robison, 1988) y Polonia (Dzik y Orlowsky, 1995).

Este grupo presenta novedades morfológicas significativas respecto a otros carpoideos, como son, la ausencia de apéndices y la presencia de un órgano alimenticio propio, el ctenidio. Existen algunas nuevas formas de ctenocystoideos procedentes de otras regiones del mundo, pero por el momento no se han descrito de manera formal (Domínguez Alonso, 1999).

Hasta la presente tesis doctoral este grupo de carpoideos no había sido encontrado en el Cámbrico de España. Sus restos en

nuestro país son muy escasos, sólo cuatro ejemplares, y los fósiles encontrados proceden de sólo dos localidades (Soto de Caso y Purujosa). La presencia de ctenidio (Fig. 4.24) permite asignar estas formas a la Clase Ctenocystoidea, pero la descripción completa del material excede los objetivos de esta tesis y será realizada en los próximos años.

Distribución estratigráfica: En la Zona Cantábrica se han recuperado dos ejemplares en el yacimiento de Soto de Caso en la Zona de *Badulesia tenera* de edad Caesraugustiense inferior. El material de las Cadenas Ibéricas ha sido recogido en Purujosa en la Zona de *Solenopleuropsis thorali* de edad Languedociense inferior.

CAPÍTULO 5: PALEOBIOLOGÍA

5. 1. Introducción

La paleobiología de los cincta ha sido una de las principales temáticas abordadas en las publicaciones presentadas en esta tesis doctoral. Para los cincta existe un consenso en las cuestiones más básicas, como por ejemplo en la orientación anatómica. En el estudio de los carpoideos (ej. estilóforos) estas cuestiones que son tan básicas para la mayoría de los fósiles llegan a plantear importantes controversias. Sin embargo en los cincta, si que existen discusiones a la hora de interpretar el significado de las diferentes aberturas y de algunas estructuras de la teca. Dependiendo de la interpretación que se postule para estas estructuras, el modo de alimentación, la posición de vida o la posición filogenética de los cincta pueden ser interpretados de manera diferente.

Al trabajar con un grupo que posee una morfología tan particular como los cincta y del que no existen representantes actuales, hay tres tipos de evidencias que son clave para reconstruir su paleobiología:

i) identificar las diferentes aberturas e interpretar su función o funciones,
ii) reconocer las estructuras internas y qué significado tienen en la reconstrucción de

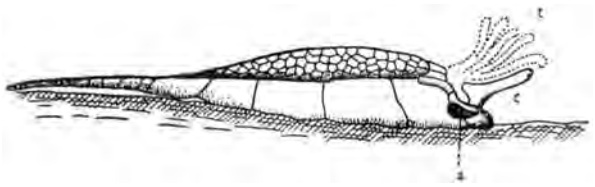


Figura 5. 1. Interpretación funcional del opérculo (Jaekel, 1918), en la que esta estructura se abría para dar salida a un penacho de tentáculos. a: ano, c: válvula bucal, t: tentáculos.

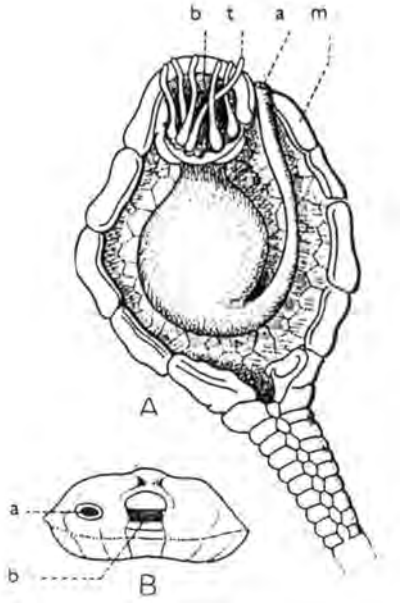


Figura 5. 2. Interpretación de la anatomía interna de los cincta (*sensu* Spencer, 1938). b: boca, t: tentáculos, a: ano, m: marginalia

la anatomía interna y
iii)analizar la morfología externa.

5. 2. Interpretación de las aberturas de la teca

Existen discrepancias importantes entre los diferentes autores acerca de la interpretación de las diferentes aberturas de la teca. En esta tesis, esta discusión ha sido abordada en tres trabajos (Zamora *et al*., 2007b: capítulo 7.2; Zamora y Smith, 2008: capítulo 7.3; Rahman y Zamora, 2009: capítulo 7.6). A continuación se resumen las ideas más relevantes.

El esqueleto de los cincta está perforado por hasta un máximo de cinco tipos distintos de aberturas (según los distintos autores), éstas pueden atravesar el cinctus o la supracentralia.

1) La primera abertura y que más llama su atención se sitúa en la parte frontal del cinctus y recibe el nombre de porta. En vida, estuvo cubierta por un opérculo móvil que la cubre totalmente. Esta estructura ha sido fuente de numerosas discusiones y su presencia, es una característica exclusiva de este grupo. El opérculo ha sido considerado como una válvula de una sola dirección, hacia fuera. Las antiguas interpretaciones sobre la función de esta abertura (Figs. 5.1, 5.2) sugerían que un penacho de tentáculos salía de la cámara distal para captar alimento (Jaekel, 1918; Spencer, 1938; Cuénot, 1953; Nichols, 1962; Gekker, 1964). Estos mismos autores interpretaban que la pequeña abertura a la derecha (hoy considerada como la boca) era entonces el ano y Cuénot (1953) y Gekker (1964) sugerían que los surcos epitecales eran canales excretores. Ubaghs (1967) de manera lógica refutó esta idea indicando que en tal caso, la boca y los canales excretores, entrarían en contacto. Ubaghs (1967) y Parsley (1999) consideraban el porta como el orificio anal. En contra de esta interpretación contrasta su gran tamaño en comparación con la boca; por ejemplo, al menos seis veces el tamaño de la boca en *Lignanicystis barriosensis* Zamora y Smith, 2008. Sin embargo, Jefferies (1990), Jefferies *et al*. (1996) y Domínguez (1999) consideran esta abertura como una hendidura branquial. Por último, Smith (2005) y Zamora y Smith (2008: capítulo 7.3) la consideran como la abertura principal del atrio.

Lo que parece estar claro es que la mayoría de los autores proponen que su función pudiera ser la de expeler el agua del interior de la teca (Friedrich, 1993; Sdzuy, 1993; Domínguez, 1999; Smith, 2005). Zamora *et al*. (2007b: capítulo 7.2) realizan un estudio morfofuncional de esta abertura y se analizan las estructuras relacionadas con el opérculo y su papel a la hora de expeler el agua de la teca. Una de las conclusiones es que mientras que los cincta más primitivos tienen un opérculo cuyo movimiento está muy limitado, los más evolucionados desarrollan estructuras que favorecen un movimiento más activo.

2) La segunda abertura está situada al final de una pirámide de placas y fue descubierta relativamente tarde en la historia del grupo (Sdzuy en Jefferies, 1990: p. 673). Esta estructura es interpretada como una gonopirámide (Parsley, 1999) o una

pirámide anal (Friedrich, 1993; Sdzuy, 1993; Domínguez, 1999; Smith, 2005). En la mayoría de los casos, esta estructura no se conserva. Esto es debido a que durante el enterramiento las placas supracentrales colapsan sobre las infracentrales y se desarticula fácilmente en el proceso. No obstante, en algunos ejemplares muy bien conservados de *Trochocystites bohemicus* (Ubaghs, 1967: p. 570, fig. 367-1), *Sotocinctus ubaghsi* (Sdzuy, 1993: p. 203, lám. 1, fig. 3) y especialmente en *Lignanicystis barriosensis* (Zamora y Smith, 2008: capítulo 7.3), se observa que la morfología de esta pirámide es idéntica a las pirámides anales encontradas en diferentes grupos de equinodermos. Rahman y Zamora (2009: capítulo 7.6) hacen una discusión extensa sobre la comparación de esta estructura con las pirámides anales y gonopirámides encontradas en otros equinodermos. Las gonopirámides típicas de equinodermos aparecen como pequeñas aberturas situadas en las articulaciones de las placas, sin embargo la pirámide de placas de los cincta se encuentra situada en un tegumento de placas flexibles (supracentralia), al igual que las pirámides anales de otros equinodermos. Esto sugiere que se trate de una verdadera pirámide anal, que quizás estaba combinada con otras estructuras (ej. gonoporo y/o hidroporo).

3) La tercera abertura se sitúa en la parte frontal derecha del cinctus y entre las placas M1r y M2r. La mayoría de los autores, están de acuerdo en considerarla como la boca (Bather, 1913; Jaekel, 1900, 1918; Gislén, 1930; Nichols, 1972; Jefferies, 1990; Friedrich, 1993; Sdzuy, 1993; Domínguez, 1999; Parsley, 1999). Esta abertura conecta el exterior con el interior a

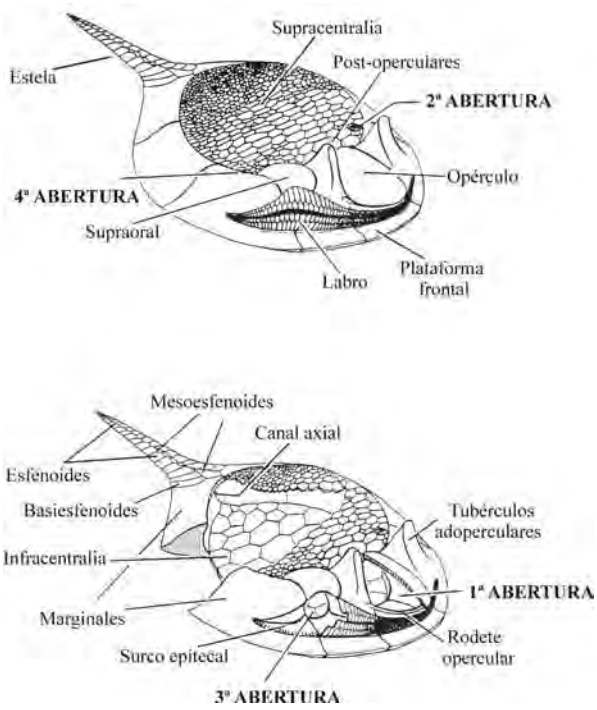


Figura 5. 3. Reconstrucción de un cincta en el que se señalan las principales aberturas de la teca. Según Gil Cid y Domínguez (1995).

través del cinctus, y sobre ella convergen uno o dos surcos epitecales. Tanto la boca, como los surcos, estarían cubiertos en vida por series de plaquitas que formarían el labro. Esta estructura es muy delicada y sólo se conserva de manera excepcional. Indudablemente si interpretamos esta abertura como la boca, los surcos epitecales deben ser interpretados como canales alimenticios.

David *et al*. (2000) sugieren que las placas marginales del cinctus y las placas del labro presentan las mismas relaciones espaciales que las placas basales y coberteras de los ambulacros en los equinodermos más derivados (*sensu* David *et al*., 2000). Además, consideran que esas estructuras serían homólogas a las braquiolas de los blastozoos y que por tanto los cincta (y también los ctenocystoideos) deberían ser considerados como blastozoos (propuesta que fue originariamente postulada

por Parsley, 1999). Sin embargo Zamora y Smith (2008: capítulo 7.3) indican que no es posible establecer esta homología ya que estas estructuras son muy diferentes tanto en posición como en organización. Rahman y Zamora (2009: capítulo 7.6) redundan en esta discusión indicando que las placas del labro en los cincta son diferentes a las braquiolas de los blastozoos en varios aspectos:

- Primero, el labro se presenta como una estructura recumbente y no como apéndices exotecales (que es el caso de las braquiolas en los blastozoos).
- Segundo, todos los apéndices de los blastozoos tienen una organización de sus placas casi fija, en la que dos series de placas basales se alternan con series de placas coberteras, en una estructura biseriada. Algunos cincta presentan el labro que se aproxima a esta organización pero otros disponen sus placas de manera irregular u organizadas en más de dos series
- Tercero y último, las placas basales del ambulacro (*flooring plates*) en los cincta están ausentes. Ya que, los elementos esqueletales asociados a los surcos alimenticios, que se observan en los cincta no se parecen a los que presentan los blastozoos, es posible que estas estructuras no sean homólogas y por tanto que los cincta no presenten braquiolas.

4) Existe una posible cuarta abertura, de la que Smith (2005) tiene dudas, aunque para otros autores su existencia es real y se continúa interiormente con una serie de acanaladuras en la superficie interna del cinctus. Friedrich, (1993), Jefferies *et al.* (1996) y Domínguez (1999) la consideran como un hidroporo-gonoporo. Esta abertura no ha sido observada en ninguno de los ejemplares estudiados y sólo aparece con claridad en un ejemplar de *Progyrocystis disjuncta* Friedrich, 1993 (Fig. 5.4).

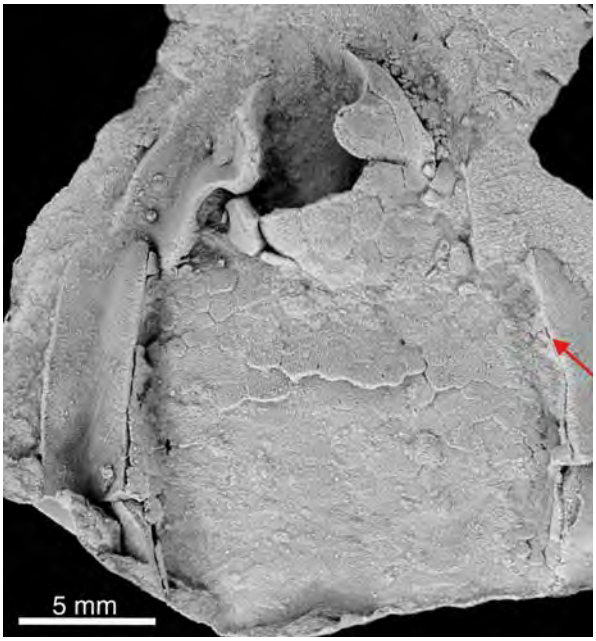


Figura 5. 4. Holotipo de *Progyrocystis disjuncta* (PIW 92V56) en el que se marca la abertura que Friedrich (1993) reconocía como un posible hidroporo-gonoporo.

Además de estas aberturas aisladas, existen una serie de perforaciones halladas en la supracentralia de algunos ejemplares. Éstas han sido consideradas como epispiras (Ubaghs, 1968b; David *et al*., 2000). Su interpretación no era cuestionada hasta el descubrimiento de una serie de aberturas alineadas justo en la parte izquierda de la supracentralia de *Lignanicystis*. Los carpoideos cornuta como *Ceratocystis*, presentan aberturas muy parecidas en esa misma posición. Estas estructuras se han interpretado como hendiduras branquiales en cornuta (Jefferies, 1969) pero el debate sigue abierto ya que para muchos autores son simplemente estructuras respiratorias (Lefebvre, 2003).

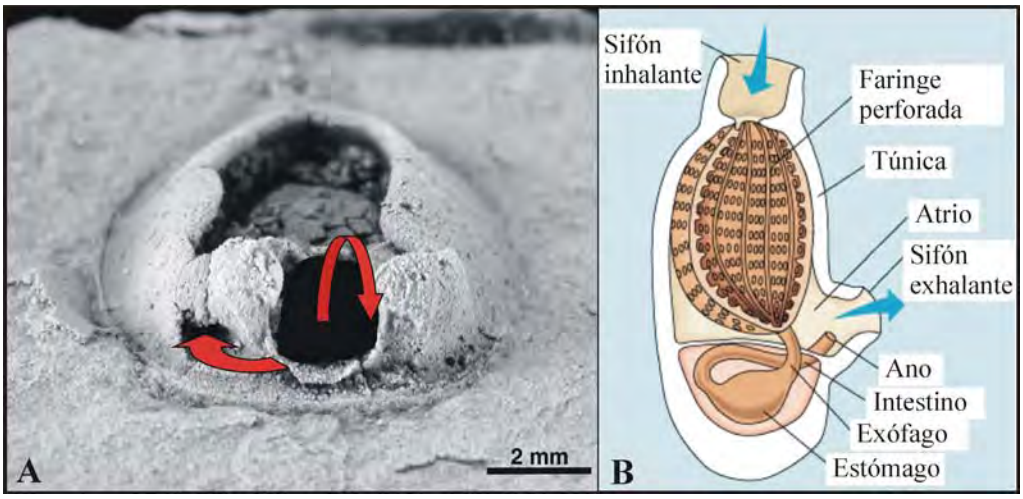


Figura 5. 5. A. Interpretación del opérculo adoptada en este trabajo. Los flujos de agua con partículas suspendidas se dirigen hacia la boca y el agua sobrante es expulsada por el opérculo. B. Seguramente los cincta presentaban una faringe interna perforada parecida a la que presentan los actuales tunicados.

Zamora y Smith (2008: capítulo 7.3) plantean dos posibles interpretaciones para estas aberturas en *Lignanicystis*. Por una parte consideran que podrían tratarse de aberturas secundarias de la faringe; lo que parece muy poco probable, sobre todo considerando que ningún deuteróstomo actual presenta aberturas secundarias en la faringe. La interpretación alternativa es considerarlas como epispiras relacionadas con el flujo de oxígeno hacia el interior de la teca; cada abertura estaría cubierta en vida por una membrana y su función sería la de aumentar los niveles de oxígeno en determinados órganos con un alto metabolismo.

En *Lignanicystis* y *Trochocystites* los poros suturales siguen el límite entre dos tipos de placas. Unas en la parte anterior y más rígidas y otras en la parte posterior y más flexibles. Esta línea, de poros suturales marca presumiblemente límites en la anatomía interna y seguramente están relacionadas con órganos internos como el estómago o menos probable las gónadas.

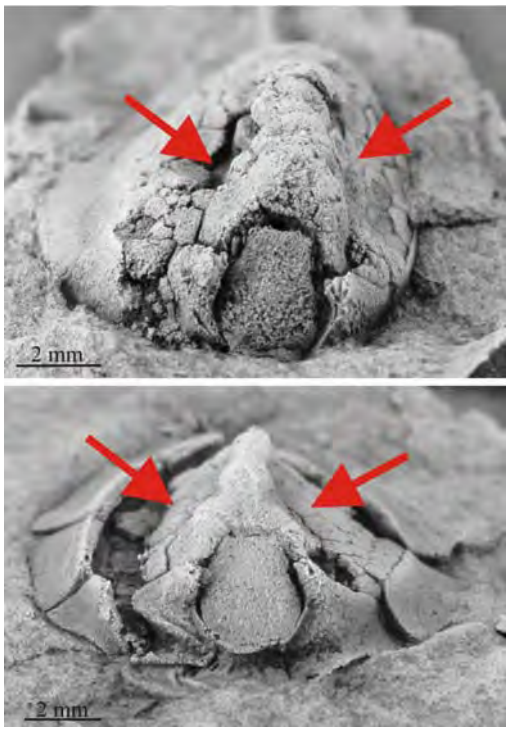


Figura 5. 6. Dos ejemplares de *Gyrocystis testudiformis* donde se marca con flechas los puntos en los que mayor esfuerzo se realizaría para comprimir la faringe interna y expeler el agua por el opérculo.

5. 3. Interpretación de la anatomía interna

En el interior del esqueleto de los cincta existen una serie de estructuras que seguramente estuvieron relacionadas con la posición de tejidos y órganos que no se han conservado. Además, el estudio de los tipos de articulaciones entre las placas es importante para conocer su significado funcional. Interpretar estas estructuras con cautela y sin tratar de especular demasiado puede ayudar a entender el funcionamiento de estos organismos

La infracentralia de los cincta fue una estructura bastante rígida ya que las articulaciones de las placas infracentrales no sugieren la presencia de ligamentos importantes. En algunos cincta, la infracentralia muestra en su cara interna una depresión que ocupa gran parte de la cavidad corporal Rahman y Zamora (2009: capítulo 7.6); el límite posterior de la misma coincide exactamente con cambios en la textura (lo que debe estar relacionado con cambios en el estereoma) de las placas supracentrales de algunos taxones (*Trochocystites*, *Lignanicystis*), y coincide también con bandas de poros suturales (*Trochocystites*); esta depresión se expande hacia la zona anterior donde se sitúa el porta.

Es muy probable que todo esto esté relacionado con el límite de un órgano interno en los cincta. Algunos autores (Domínguez 1999; Smith 2005; Zamora y Smith, 2008) han propuesto que los cincta fueron animales filtradores faríngeos, en los que el agua cargada de partículas entraría por la boca hacia la cavidad corporal. En esta última se encontraría una gran faringe que captaría las partículas nutritivas expulsando el sobrante por el porta. No es extraño que los cincta se alimenten a partir de una faringe interna de manera análoga a los tunicados (Fig.5.5b), ya que este tipo de alimentación se ha propuesto también para el ancestro de todos los deuteróstomos (Cameron, 2002, 2005; Sato *et al*., 2008). Si se considera a los cincta como un grupo basal de equinodermos, la alimentación a partir de una faringe interna se podría considerar como una característica primitiva dentro del grupo.

La inserción de los músculos de la faringe viene dada por una gran depresión en forma de embudo que aparece en la parte interna y extremo posterior del cinctus en todos los cincta conocidos. En el único ejemplar (*Trochocystites*, espécimen NMP L 9289) en el que se ha conservado la cara interna superior de esta estructura, se observan una serie de acanaladuras radiales que divergen hacia la zona anterior y convergen hacia la posterior. Estas estructuras se interpretan como las impresiones de un sistema de ligamentos radiales que se insertarían en la parte posterior de la faringe.

La supracentralia es muy flexible al menos en la mayoría de los taxones. Evidencia de ello es la articulación interplaca formada por acanaladuras pronunciadas, que en vida debieron estar ocupadas por ligamentos. La contracción de los músculos faríngeos produce, junto con la compresión de la supracentralia, la expulsión de agua de la faringe. De acuerdo con la morfología de la supracentralia y su modo de fosilización en los cincta se han

propuesto dos mecanismos distintos para la compresión de la supracentralia: uno actuaría con esfuerzos verticales y otro con oblicuos. En cinctas con la supracentralia bastante laxa ej. *Gyrocystis*, *Sucocystis*, *Trochocystites* la compresión se produciría de arriba a abajo, sufriendo los mayores esfuerzos la parte central de la supracentralia; en algunos de estos cincta aparece además un pavimento de placas más rígido que actuaría de manera solidaria comprimiendo la faringe. Otro modelo es el que se observa en *G. testudiformis*, en los que las crestas o abombamientos dorsales impedirían la compresión vertical; la manera de comprimir la faringe en estos casos sería mediante compresiones oblicuas. (Fig. 5.6). De todos modos, estas serían hipótesis que todavía es necesario investigar para tratar de obtener conclusiones definitivas.

El complejo porta-opercular también juega un papel muy importante en el mecanismo de expulsión de agua de la faringe. A grandes rasgos, existen dos tipos de complejos diferentes con ligeras modificaciones dentro de ellos, que han sido analizados en detalle en el trabajo de Zamora *et al*. (2007b: capítulo 7.2).

Sdzuy (1993) realiza un análisis muy detallado del opérculo en *Asturicystis* Sdzuy, 1993 (Fig. 7.2) y *Sotocinctus* Sdzuy, 1993, los cincta más antiguos conocidos hasta ese momento. Ambos géneros presentan un opérculo que aparece unido a las placas postoperculares en la parte anterior y gran parte del lateral (Sdzuy, 1993: text-figs. 1, 2). En estos casos la unión se hace mediante, al menos, seis placas postoperculares y no tres como en el caso estudiado por Zamora *et al*. (2007b: capítulo 7.2). Esto hace que los opérculos en los cincta más antiguos (ahora se sabe también que son los más primitivos, Smith y Zamora, en prensa: capítulo 7.7) tengan una menor libertad de movimiento, ya que aparecen articulados en una mayor porción. Sdzuy (1993) plantea que la supracentralia debería ser flexible para permitir la apertura del opérculo, y de este modo se solucionaría la falta de movilidad de los opérculos, interpretación con la que se está de acuerdo.

El otro modelo es el que presentan la mayoría de los cincta conocidos; en ellos, el opérculo, al estar articulado únicamente en su parte posterior, presentaría una mayor libertad de movimiento. Esto seguramente se traduciría en una mayor movilidad del opérculo y un incremento de las tensiones sobre el dintel. Para soportarlas, estos cincta desarrollan un dintel que parece ser muy rígido, y fuertes articulaciones de las placas postoperculares laterales con los tubérculos adoperculares.

En el trabajo de Zamora *et al*. (2007b: capítulo 7.2) se propone que la reducción del número de placas postoperculares ancladas al opérculo (y con ella la faceta postopercular), el desarrollo de un dintel más rígido y la presencia de grandes fosetas articulares en la cara interna de tubérculos adoperculares (que llegan a estar extremadamente desarrollados), podrían estar relacionados con una mayor movilidad del opérculo y con soporte de la tensión asociada a dicho movimiento. Todas estas características permitirían una mayor eficacia en el proceso de expeler el agua y podrían ser consideradas como apomorfías en la historia evolutiva de la

clase Cincta.

El modelo sobre la anatomía interna de los cincta que se acepta en este trabajo, se asemeja con algunas modificaciones al que propuso Domínguez (1999) y es el de un organismo con la boca situada en la parte anterior derecha. El estómago se compondría de una gran faringe que ocuparía la parte central de la cavidad corporal y tendría forma de bolsa. La faringe tendría su salida en el porta (abertura atrial) y de ella partiría el intestino que debe tener forma de U y pasaría por la parte posterior de la faringe y terminaría en la pirámide anal. Existirían ligamentos que conectarían con la faringe en su parte posterior y la comprimirían o distenderían en función del agua presente en el interior. Diferentes sistemas de ligamentos aparecerían entre las placas supracentrales, la parte posterior del opérculo, las placas de la estela, la base de los tubérculos adoperculares, las placas supracentrales y el cinctus, así como, entre las placas del labro y el cinctus. Todos serían responsables de diferentes movimientos.

5. 4. Evidencias morfológicas externas

No existen dudas de que los cincta descansaban sobre el sustrato posados por su cara inferior, ya que la mayor parte de las aberturas se encuentran en su parte dorsal (Ubaghs, 1975). Friedrich (1993) realizó experimentos en un canal hidráulico en el que introdujo un modelo a gran escala del cincta *Gyrocystis testudiformis*. A partir de esto, sugiere que la orientación de estos organismos sería con la estela hacia delante en contra de las corrientes. El organismo se orientaría clavando la parte más distal de la estela en el sedimento y esto es contrastable al encontrar algunos fósiles con la parte distal de la estela doblada. El taxón *Gyrocystis testiduformis* con el que Friedrich (1993) realizó sus experimentos presenta una sección de la teca en forma de domo muy alto. En este caso los flujos de agua se dirigen desde la estela hacia la zona frontal cargados de partículas sedimentarias y al chocar (ver Friedrich, 1993, fig. 1) con la supracentralia las partículas caen hacia la parte anterior, donde se encuentra la boca. Ya que no todos los cincta presentan la teca con una morfología parecida a la de *G. testudiformis*, es muy probable que existan otros modos distintos de captar el alimento.

Antes de pasar a discutir el modelo de Friedrich es necesario hablar de la presencia de túmulos ventrales en diferentes posiciones de la cara ventral de los cincta. Estas estructuras son importantes para entender el modo de vida y el tipo de alimentación en este grupo. No todos los taxones presentan túmulos y su aparición es relativamente tardía en la historia evolutiva del grupo. Tal y como muestran Zamora y Smith (2008: capítulo 7.3) su desarrollo es extremo en algunos cincta adaptados a medios de alta energía. La función general de estos túmulos sería la de elevar la teca sobre el sustrato (tendencia que también se ha observado en muchos grupos de equinodermos).

Parsley (1999) piensa que el modelo de Friedrich (1993) no sería correcto, ya que las partículas de sedimento en un animal con su perfil en forma de domo tenderían a acumularse cerca de la boca colapsando las

estructuras ambulacrales y causando la muerte. Esta asunción ya fue planteada por Bather (1913) quién consideraba difícil imaginar a estos animales reposando directamente sobre sustratos arenosos o fangosos ya que las partículas sedimentarias podrían cubrir los ambulacros y obstruir la boca fácilmente. La presencia de túmulos en la cara inferior del cinctus permitiría que se crearan pasillos por los que pasarían corrientes por la parte ventral que impiderían la acumulación de partículas cerca de la boca, con lo que el problema planteado por Bather (1913) y Parsley (1999) se solucionaría.

En ocasiones también existen estructuras en forma de puente asociadas a los túmulos (Zamora y Smith 2008: capítulo 7.3). Su función más probable sería soportar las tensiones que se originan en regímenes muy turbulentos y que podrían producir movimientos no deseados por el animal. Asociados a estas estructuras aparecen también placas marginales en forma de hacha y muy anchas, que servirían para estabilizar al animal sobre el sustrato. La aparición de los túmulos debió estar relacionada con adaptaciones a superar los bruscos cambios energético ambientales y a la consistencia del sustrato; esto explicaría por que estas estructuras son más comunes en los cincta que viven en zonas proximales (ej. *Sucocystis*, *Elliptocinctus*, *Lignanicystis* o *Undatacinctus*, en el Grupo Acón de las Cadenas Ibéricas).

Otro mecanismo para evitar que las partículas alcancen la boca y los surcos epitecales sería el desarrollo de plataformas frontales cuyo caso más extremo se observa en *Gyrocystis platessa*. Curiosamente, la cara inferior de este taxón es totalmente plana y queda apoyada en toda su superficie sobre el sustrato. La amplia plataforma frontal aleja la boca y el corto surco epitecal izquierdo del sustrato, impidiendo así el contacto directo de las partículas con estas partes.

Los surcos epitecales se encargan de dirigir los flujos de agua cargada de partículas hacia la boca. Es importante indicar que no todos los surcos epitecales son iguales en los cincta; las principales variaciones se encuentran en su profundidad y longitud (Ubaghs, 1968b). Además, se ha observado que existen diferencias en su disposición, de manera que en algunos se orientan hacia el frente mientras que en otros hacia el sustrato. *Gyrocystis platessa* es un claro ejemplo de un cincta con un único surco epitecal izquierdo muy corto y que se dirige hacia el frente. *Lignanicystis barriosensis* por ejemplo tiene dos surcos epitecales uno derecho muy corto y otro izquierdo más largo que se dirigen ligeramente hacia el sustrato. *Trochocystites bohemicus* presenta dos surcos muy profundos y desarrollados que también se orientan ligeramente hacia el sustrato. Lejos de especular demasiado sobre esta cuestión, seguramente todas estas variaciones estén relacionadas, en primer término, con el modo de alimentación que tienen las diferentes especies. Los surcos epitecales estuvieron muy probablemente ocupados por extensiones tentaculares del sistema vascular acuífero (Ubaghs, 1968b; Smith, 2005), relacionadas con la alimentación. Ubaghs (1968b) sugiere que dado el pequeño tamaño de los surcos epitecales en algunos cincta, es probable que

este sistema fue en parte exotecal. Sin embargo, Rahman y Zamora (2009: capítulo 7.6) opinan que dado que los surcos están completamente cerrados por el labro sería muy probable que el sistema tentacular ocupara sólo el interior de los surcos.

La estela presenta una limitada movilidad lateral pero es más flexible en el eje dorso-ventral. Su función en la mayoría de los casos sería estabilizar al organismo sobre el sustrato (Ubaghs, 1968b). En *Gyrocystis platessa* cuya teca apoya toda su superficie sobre el sustrato la estela es extremadamente reducida en tamaño, sin embargo en taxones como *Lignanicystis barriosensis* (ver capítulo 7.3) con una superficie de apoyo muy limitada de la teca, la estela es extremadamente larga; lo que ayudaría a aumentar la superficie de apoyo y distribuir mejor el peso. Rahman y Zamora (2009: capítulo 7.6) estudian la posición de la estela en *Protocinctus*. En el modelo tridimensional que elaboran se observa que si el cincta apoyaba la teca sobre el sustrato parte de la estela quedaría por debajo de éste. Esta disposición confirmaría que en los cincta la estela se utiliza como un elemento estabilizador por parte del organismo. Otros cincta como *Elliptocinctus* sólo fijan al sustrato la parte posterior de la estela curvándola hacia el sedimento de manera parecida a lo que hacen algunos carpoideos soluta como *Dendrocystoides* (Jefferies, 1990).

CAPÍTULO 6: FILOGENIA

6.1. Introducción

Las cuestiones filogenéticas que se abordan en esta tesis doctoral presentan dos aspectos claramente diferenciados por lo que se incluirán en dos apartados distintos. En el primero se hace una propuesta para la clasificación de los cincta basada en las posibles relaciones filogenéticas internas del grupo, establecidas por medio de un análisis cladístico en el que se ha incluido el mayor número posible de especies de la Clase Cincta. El segundo punto abordado, es la posible relación filogenética de los cincta con otros grupos de equinodermos. La información resumida en este capítulo ha sido previamente tratada en Zamora y Rahman (2008: capítulo 7.5), Rahman y Zamora (2009: capítulo 7.6) y Smith y Zamora (en prensa: capítulo 7.7).

6.2. Relaciones internas de la Clase Cincta

En el *Treatise on Invertebrate Paleontology*, cuando sólo se conocían cuatro géneros de cincta, Ubaghs (1967) escribió: "*Concerning interrelationships of* Trochocystites*,* Gyrocystis *and* Decacystis*, no significant facts allow elucidation. These genera are contemporaneous or nearly so. Intermediate forms are lacking and the trends of their evolution are unknown*".

El incremento en número de géneros y especies de cincta descritos en los últimos años y un mejor conocimiento morfológico del grupo (Friedrich, 1993, 1995; Sdzuy, 1993; Gil Cid y Domínguez, 1995; Fatka y Kordule, 2001; Zamora y Smith, 2008; Rahman y Zamora, 2009), han permitido poder indagar sobre las posibles relaciones entre las diferentes especies de cincta conocidas.

La monografía de Friedrich (1993), en la que se incluyen los principales resultados de su tesis doctoral, se centra básicamente en la descripción y definición de un gran número de especies, realizadas a partir de la revisión de todas las colecciones históricas que se habían utilizado en los trabajos previos sobre los cincta. El volumen de trabajo que realizó fue enorme y muy meticuloso desde el punto de vista sistemático, pero los aspectos filogenéticos quedaron sin abordar en profundidad. Realizó una serie de cladogramas sencillos para las familias Gyrocystidae y Sucocystidae, y propuso que ambas familias podrían constituir grupos hermanos, pero no elaboró ningun análisis mediante métodos cladísticos. Sus propuestas de clasificación y relaciones entre

los grupos fueron muy criticadas por Sdzuy (1993) que discrepaba en diferentes aspectos (ver un resumen en Zamora y Rahman, 2008: capítulo 7. 5). Dadas las discrepancias entre las interpretaciones de estos dos autores, que habían realizado sus propuestas filogenéticas dentro de un marco no cladístico, se planteó la posibilidad de utilizar esta técnica con el fin de cotejar cuál de las dos hipótesis era la más aceptable.

Una de las cuestiones que suscitaba más polémica era en que familia había que incluir a los nuevos géneros de cincta; esta problemática condujo a que hubiese algunos errores y vacilaciones en los primeros trabajos incluidos en esta tesis doctoral. Así, por ejemplo, Zamora y Smith (2008: capítulo 7. 3) incluyen a *Lignanicystis* en la familia Trochocystitidae y, con los nuevos análisis, ahora se piensa que sería un Sucocystidae muy derivado, o las dudas que existe sobre la asignación de *Protocinctus* a la familia Sucocystidae (Rahman y Zamora, 2009: capítulo 7. 6). Estos cambios en la clasificación supragenérica se pudieron deber, en un primer momento, tanto a la propia inexperiencia, como a la escasa consistencia que tienen las diagnosis a nivel de familia de los cincta (Friedrich, 1993); sin olvidarse que en muchos clados de cinta existen numerosas convergencias que pueden llevar a confunsión (Smith y Zamora, en prensa: capítulo 7. 7).

Se decidió que una manera de resolver estos problemas, relacionados con la posición sistemática de los géneros de cincta dentro de las distintas familias, era establecer las posibles relaciones existen entre las especies y los géneros utilizando la cladística.

Para poder realizar un análisis cladístico consistente se requiere, en primer lugar, definir una matriz de caracteres adecuados. Por ello, el conocimiento morfológico detallado era necesario de manera que se pudieran definir los distintos caracteres. La búsqueda de caracteres ha sido un objetivo primordial de esta tesis doctoral.

Una vez definida la matriz de caracteres, para realizar el estudio cladístico es necesario plantear una segunda cuestión que consiste en polarizar los caracteres. Existen dos criterios, que son considerados como los más fiables a la hora de polarizar los caracteres para un grupo, el criterio de grupo externo y la ontogenia:

- Los cincta son un grupo con unas características diagnósticas muy definidas, pero son difíciles de encontrar en otros equinodermos. Por ello, existían muchas dificultades a la hora de elegir un grupo externo razonable que permitiera polarizar los caracteres de manera adecuada.
- Sobre la ontogenia no existe por el momento ningún trabajo al respecto.

Ante la dificultad de polarizar los caracteres, en el trabajo de Smith y Zamora (en prensa: capítulo 7. 7) se plantearon distintas hipótesis de trabajo; además, en él se incluye toda la metodología llevada a cabo para reconstruir la filogenia de los cincta y se propone una clasificación alternativa a las ya existentes.

El resultado de este análisis (capítulo 7. 7) muestra que la clase cincta se compone de tres clados principales. El primero estaría

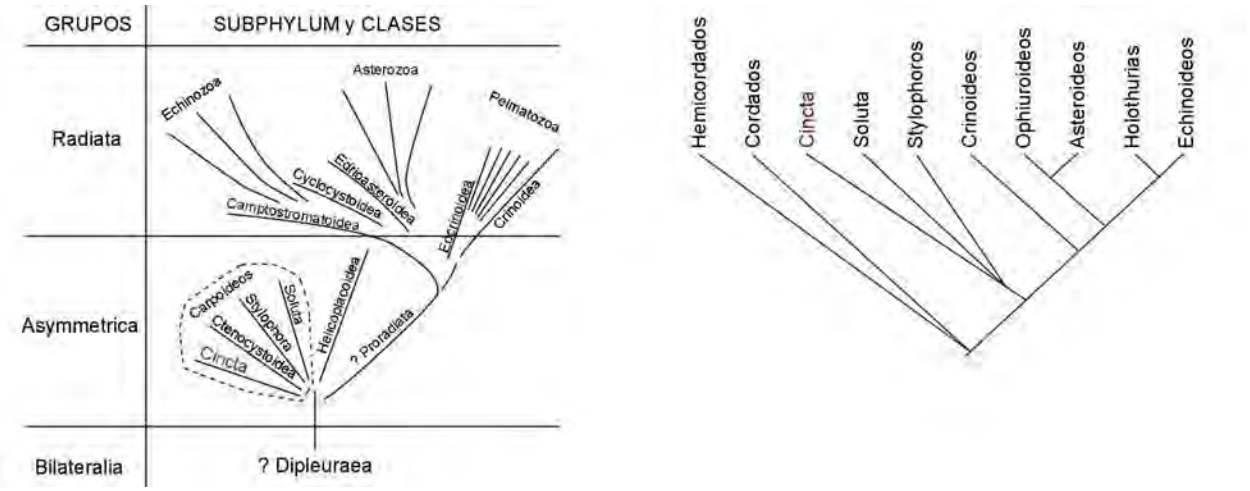


Figura 6. 1. Propuesta filogenética de Ubaghs (1975), donde los cincta junto con otros grupos de equinodermos, aparecen como equinodermos prerradiales. Cladograma adaptado por Smith (2005).

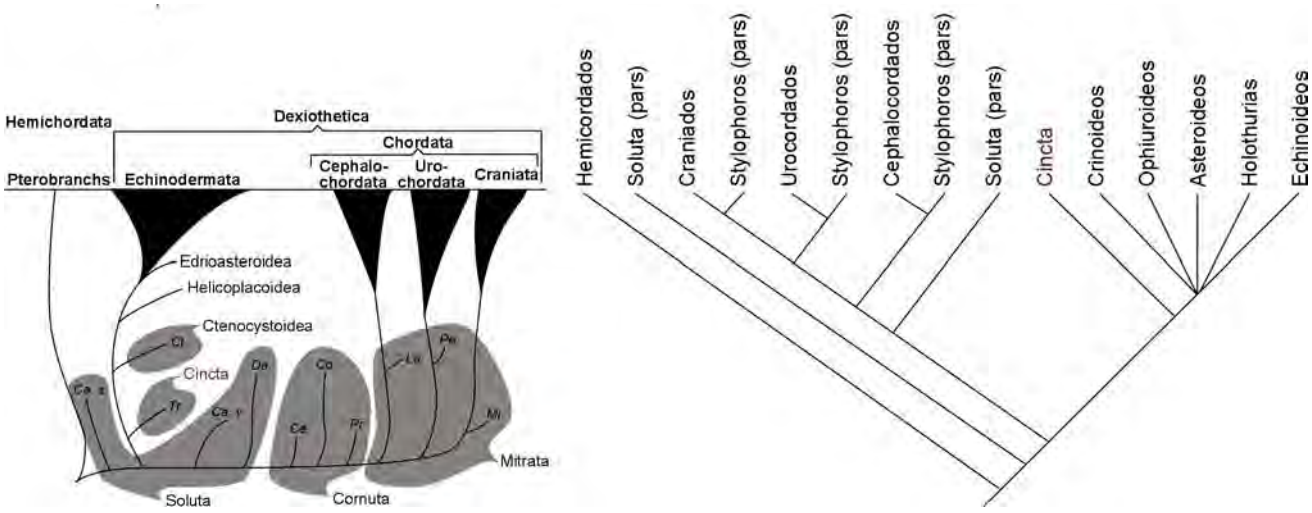


Figura 6. 2. Propuesta filogenética de Jefferies (1996) donde los cincta aparecen como un grupo basal de equinodermos, al igual que los ctenocystoideos. Por contra el resto de los carpoideos son considerados como cordados primitivos. Cladograma adaptado por Smith (2005).

compuesto por todos los Gyrocystidae (*Progyrocystis* + *Gyrocystis*). Las relaciones internas de este clado serían exactamente las mismas que predijo Friedrich, con *Progyrocystis* como grupo hermano de las especies de *Gyrocystis*. Un segundo clado es el formado por todos los Sucocystidae (*Protocinctus* + (*Ludwigicinctus* + (*Undatacinctus* + *Sucocystis* + (*Elliptocinctus Lignanicystis*)))). En la base de este clado se encuentra *Protocinctus*, el cincta más antiguo conocido. *Ludwigicinctus* es el siguiente miembro más primitivo de este clado. *Sucocystis* (*sensu* Friedrich, 1993) se mostró como parafilético, por lo que se decidió definir el nuevo género *Undatacinctus*. Este nuevo género aparece como grupo hermano de *Sucocystis* + (*Elliptocinctus* + *Lignanicystis*). Estos dos últimos se muestran como un clado

muy derivado dentro de Sucocystidae. El tercer clado lo forman los dos géneros de Bohemia, *Trochocystites* y *Trochocystoides*. *Sotocinctus* aparece fuera de estos tres clados, siendo más derivado que Trochocystitidae pero como grupo hermano de Sucocystidae + Gyrocystidae.

6.3. Relacion de los Cincta con otros grupos de equinodermos.

Las relaciónes de parentesco entre los diferente grupos de equinodermos es compleja y muy discutida. El principal problema se plantea al establecer los criterios de homología, ya que entre los diferentes planes corporales que presentan las distintas clases no se conocen formas intermedias. En lo que concierne a los carpoideos, un problema importante son las distintas interpretaciones que se han planteado para las diferentes estructuras y aberturas de la teca por los diferentes autores; sin que de momento, exista un consenso en las interpretaciones. El caso más notable es el de los estilóforos que han sido y siguen siendo la fuente de multitud de discusiones

Los carpoideos son especialmente difíciles de interpretar, ya que en la actualidad no existen planes corporales similares, por lo que no es posible realizar ningún tipo de comparación. Sólo presentan una característica inequívoca que los acerca a los equinodermos más que a cualquier otro grupo actual, que es la presencia de calcita con estructura estereómica de sus esqueletos.

La interpretación de los cincta es igualmente problemática. Su distribución temporal es muy breve, sólo se conocen en el Cámbrico medio y, hasta ahora, no se conocen organismos intermedios que los relacionen con otras clases de equinodermos (Ubaghs, 1967). Desde que se conocen los cincta se ha tratado de buscarles un sitio dentro la historia evolutiva de los equinodermos. Debido a la presencia de apéndice y un esqueleto de calcita fueron primeramente incluidos junto con otros equinodermos pelmatozoos (Barrande, 1887). Bather (1900) consideraba a los cincta como equinodermos derivados de formas de eocrinoideos como *Aristocystites* por compresión lateral de la teca y Jaeckel (1918) también los relacionaban con los eocrinoideos. Cabibel *et al*. (1958) los relacionan con los edrioasteroideos tipo *Stromatocystites* y *Eikocystis* (ahora *Cambraster*). Tal y como indica Ubaghs (1967), las comparaciones detalladas de los cincta con estos grupos no revelan ningún parecido entre ellos ya que no existen homologías claras. Los cincta no muestran evidencia alguna de simetría radial, al contrario que todos los equinodermos nombrados anteriormente.

Al comparar los cincta con otros carpoideos es difícil establecer también parecidos. Kirk (1911) consideraba al género de cincta *Trochocystites* como el posible ancestro de otros carpoideos. Bather (1929), Gislén (1930) y Jaekel (1918) consideraban que los cincta eran más primitivos que otros carpoideos con simetría bilateral como los mitrados. Ubaghs (1967) considera muy difícil establecer relaciones entre los cincta y otros grupos de carpoideos aunque acepta ciertos parecidos; en este trabajo Ubaghs (*op. cit.*) demuestra claramente que no existe

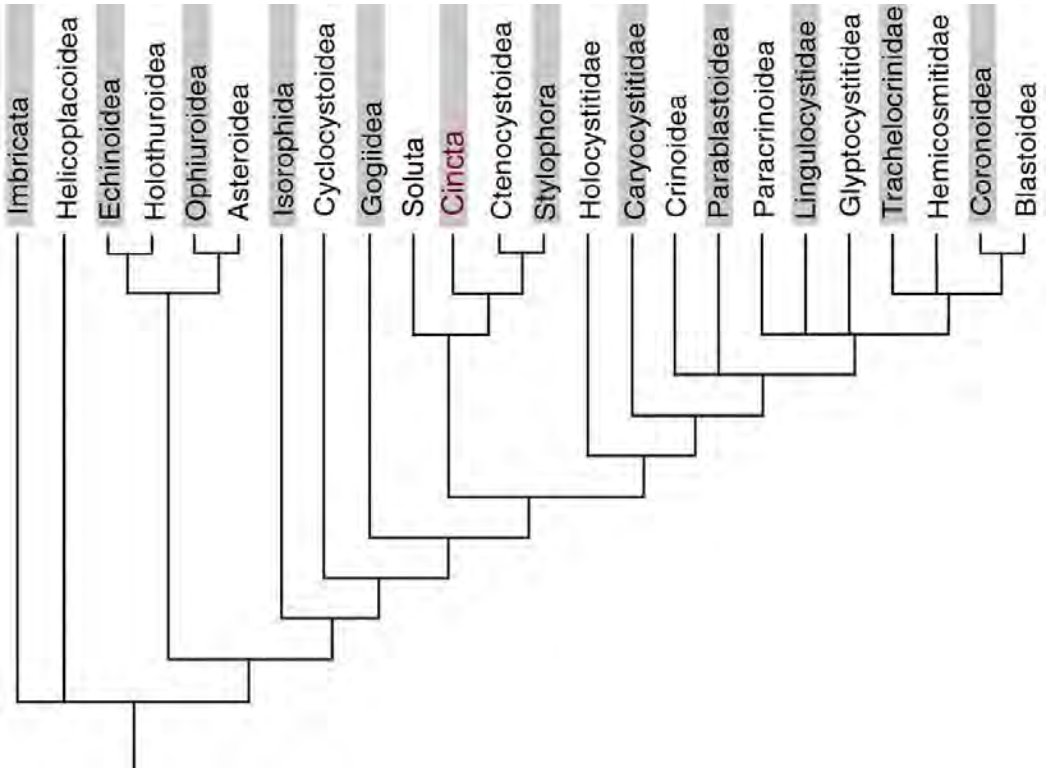


Figura 6. 3. Propuesta filogenética de Sumrall (1996) donde los carpoideos son un clado de equinodermos derivados y relacionados con algunos grupos de Pelmatozoos.

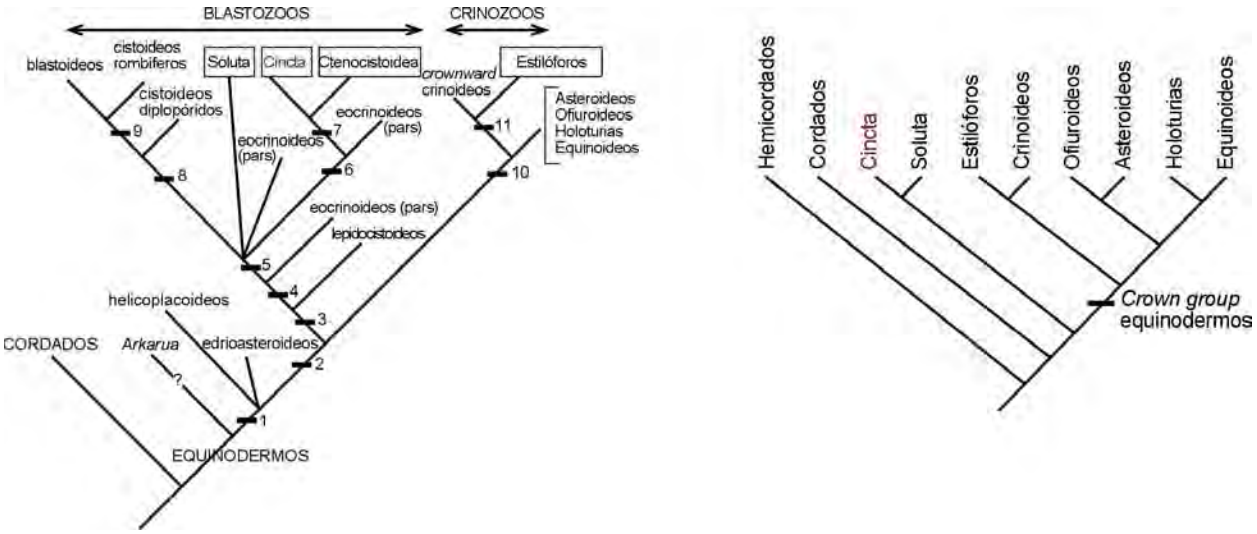


Figura 6. 4. Propuesta filogenética de David *et al*. 2000 con los cincta considerados como blastozoos.

relación entre el cinctus de los cincta y el anillo de placas marginales de eocrinoideos y edrioasteroideos, por tratarse de estructuras convergentes. Al establecer las relaciones entre los diferentes grupos de carpoideos Ubaghs (1967) considera que los tres grupos de carpoideos conocidos hasta aquel momento (soluta, cincta y stylophora) deberían tener un ancestro común. Años más tarde el mismo autor (Ubaghs, 1975) incluyó a los cincta junto con otros carpoideos en los Homalozoos y todos ellos dentro de los equinodermos asimétricos (Fig. 6.1).

El conocimiento de los cincta y de otros grupos de carpoideos avanzó sustancialmente en la segunda mitad del siglo XX, sobre todo gracias a las discrepancias existentes entre Ubaghs y Jefferies. Ambos autores realizaron un esfuerzo enorme en tratar de avanzar sobre el conocimiento de estos grupos. El resultado fueron varios trabajos extremadamente detallados sobre ellos. Ubaghs (1968) consideraba a los carpoideos como equinodermos primitivos mientras que Jefferies (ver Jefferies *et al*., 1996, y trabajos allí referidos) consideraba a cincta y ctenocystoidea como grupos basales de equinodermos, a soluta y cornuta como grupos basales de cordados y a los mitrados como grupos basales de vertebrados, tunicados y cefalocordados (Fig. 6.2). Para Jefferies el esqueleto de calcita no es una característica exclusiva de los equinodermos, sino también de los cordados más primitivos. Las discrepancias de interpretación eran tales, que ni siquiera los rasgos morfológicos más conspícuos (aberturas de la teca y orientación de los animales) eran coincidentes, por lo

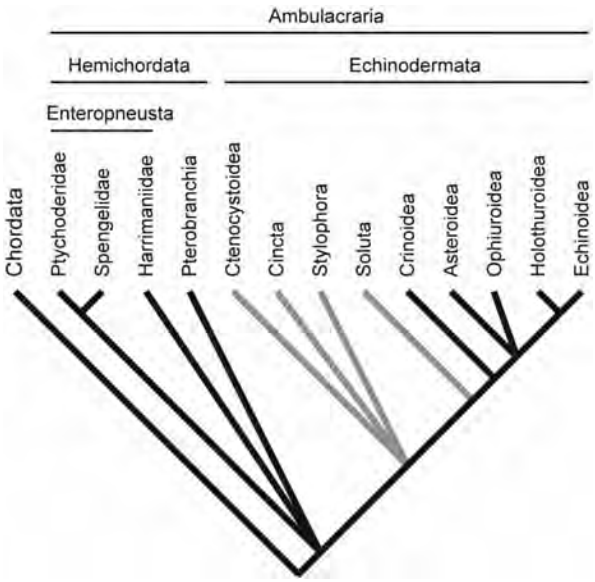


Figura 6. 5. Propuesta filogenética de Smith (2005) que considera a los carpoideos como un grupo de equinodermos primitivo.

que la posición filogenética de los grupos era también totalmente dispar. Todo ello animó a numerosos investigadores a indagar en el tema y se publicaron multitud de trabajos sobre estas cuestiones, contribuyendo a un importante avance en el estudio de los carpoideos (Jefferies, 1986, 1991, 1997; Cripps, 1989 a, b, 1990, 1991; Claske y Jefferies, 1989; Parsley, 1991, 1997, 1999; Daley, 1992; Woods y Jefferies, 1992; Friedrich, 1993, 1995; Cripps y Daley, 1994; Peterson, 1994, 1995; Gee, 1996; Ruta, 1997, 1999; Sumrall, 1997; Domínguez Alonso, 1999; Lefebvre, 2000, 2003; Martí Mus, 2002).

En todos estos trabajos los cincta ocupaban un papel secundario salvo en algunas monografías (Friedrich 1993), y el debate estaba principalmente centrado en los estilóforos. Aún así, los cincta eran estudiados para tratar de situarlos dentro del cladograma de los deuteróstomos. A continuación se van a reseñar aquellos trabajos en los que se hace

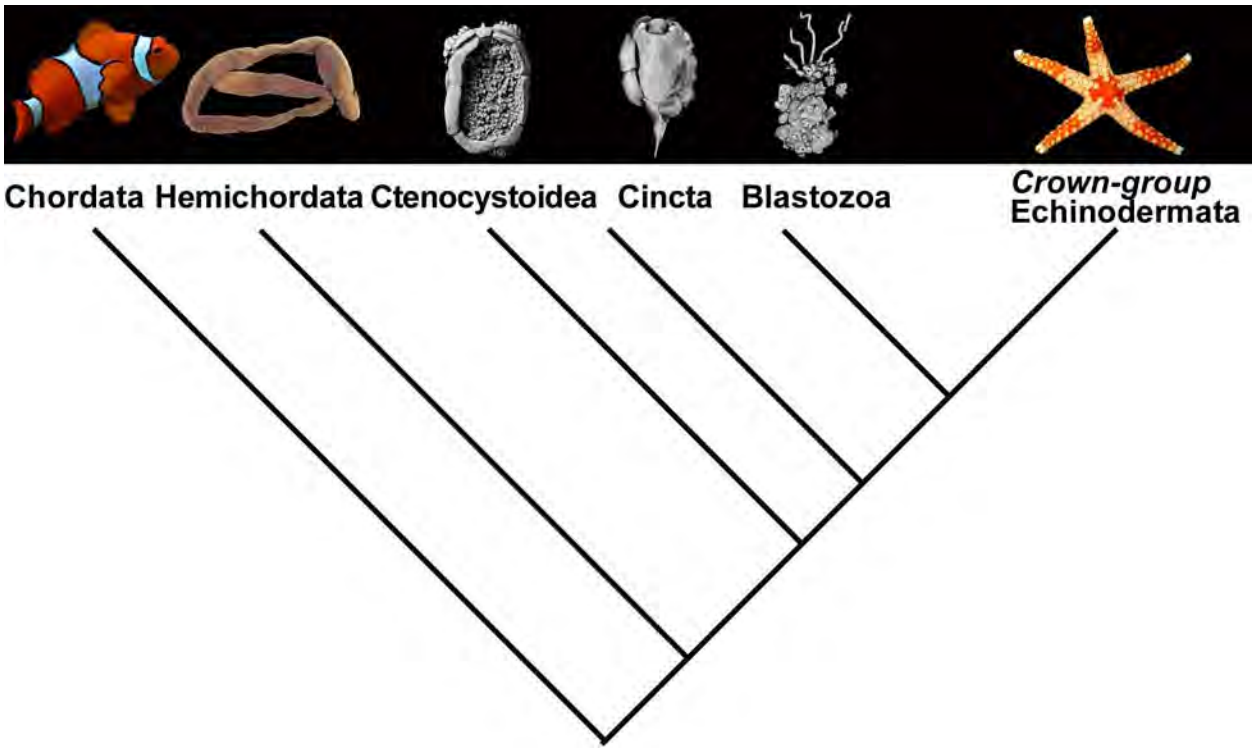


Figura 6. 6. Propuesta adoptada en este trabajo que considera a los ctenocystoideos como el grupo más basal de los equinodermos y a los cincta en el clado siguiente. Ambos grupos son considerados como equinodermos primitivos prerradiales.

mayor énfasis en los cincta.

Philip (1979) propone una filogenia de los equinodermos en la que incluye a los cincta en la base, junto a otros grupos de carpoideos. Todos ellos y los helicoplacoideos representarían un estadio en la evolución previo a la fijación en el sustrato y al desarrollo de la simetría radial pentámera.

Sumrall (1996) (Fig.6.3) considera a los carpoideos como un clado independiente en el que incluye a los cincta, que divergiría después de los soluta y lo considera como grupo hermano de estilóforos + ctenocistoideos. Para este autor la asimetría que presentan estos organismos se originó posteriormente a la simetría radial.

Jefferies *et al*. (1996) realizan una revisión completa de todos los grupos de carpoideos y analizan la posición filogenética que ocuparían en el cladograma de los deuteróstomos (Fig.6.2). Tanto los cincta como los ctenocystoideos se posicionarían en la base del clado de los equinodermos por poseer ambulacros. Sin embargo el resto de los carpoideos son considerados como cordados primitivos, excepto el soluta *Coleicarpus sprinklei* (Ubaghs y Robison, 1988), que por su parecido con el hemicordado *Cephalodiscus* es considerado como un clado primitivo respecto a equinodermos + cordados.

Actualmente se interpretan los cincta según tres posturas diferentes que los situarían como equinodermos derivados incluidos en los blastozoos (David *et al*., 2000), como un

grupo primitivo de hemicordados Domínguez y Jefferies (2005) o como equinodermos primitivos prerradiales (Smith, 2005). En el trabajo de Rahman y Zamora (2009: capítulo 7.6) se hace una discusión completa de estas tres propuestas, que se exponen resumidas a continuación:

David *et al.* (2000) consideran que los cincta son equinodermos blastozoos con braquiolas recumbentes (Fig. 6.4). Esta propuesta basada en el modelo Axial-Extraxial (EAT) interpreta que en los surcos epitecales de los cincta se alojaría el sistema vascular acuífero y que el labro sería equivalente a las placas coberteras. Consideran que el labro de los cincta puede ser considerado como homólogo a las braquiolas de los blastozoos y que por tanto los cincta serían blastozoos. Existen varios puntos en contra de que los cincta sean considerados como blastozoos que se resumen en Rahman y Zamora (2009: capítulo 7.6). La consideración de que los cincta y otros carpoideos son equinodermos derivados que han perdido su simetría (David *et al*., 2000) viene de la asunción "*a priori*" de que la simetría radial es una característica primitiva en la historia evolutiva de los equinodermos, hecho que por el momento no se ha demostrado.

Domínguez y Jefferies (2005) consideran que tanto los cincta como los ctenocystoideos son grupos basales de hemicordados. Aunque es cierto que los cincta y los ctenocystoideos muestran similitudes (ver Rahman y Zamora, 2009: capítulo 7.6; Smith y Zamora, en prensa: capítulo 7.7), no existen características para considerar a los cincta como un grupo basal de hemicordados ya que, la presencia de un esqueleto de calcita se considera una sinapomorfía de los equinodermos (Bottjer *et al*., 2006), por lo que los cincta (y todos los carpoideos) deben ser considerados como equinodermos. El problema que se plantea ahora, es donde situar a los cincta dentro del clado de los equinodermos.

Una vez contestadas las dos primeras hipótesis, hay que indicar que se está de acuerdo con Jefferies (1990, 1991, 1997), Jefferies *et al*. (1996), Domínguez (1999) y Smith (2005) (Fig. 6.5) en considerar a los cincta como un grupo basal de equinodermos previo a la adquisición de la simetría radial. Rahman y Zamora (2009: capítulo 7.6) proponen que al ser un grupo de equinodermos primitivo deberían compartir algunas características con el ancestro común de equinodermos y hemicordados (ambulacraria). La biología molecular predice para el ancestro de los ambulacraria las siguientes características (Cameron, 2002, 2005; Sato *et al*., 2008):

i) hendiduras branquiales faringeas
ii) sistema vascular acuífero par, construido por ambos hidroceles y
iii) simetría bilateral.

Además, se ha propuesto que el tipo de alimentación ancestral para los deuteróstomos sería por medio de una faringe que filtraría las partículas del agua marina.

Rahman y Zamora (2009: capítulo 7.6) analizan todas estas características y las comparan con las observadas en los cincta. Según estos autores los cincta presentarían una faringe interna perforada y alimentación filtradora faríngea, asimetría derivada de una

condición bilateral primitiva y un sistema vascular acuífero que empieza a experimentar evidencias de torsión. Por tanto, aunque son equinodermos, deberían ser incluidos en la base de este clado, compartiendo muchas características con el ancestro de los ambulacraria (Fig. 6.6).

CAPÍTULO 7:
PUBLICACIONES PRESENTADAS

En este capítulo se incluyen las nueve publicaciones presentadas para la defensa de esta tesis doctoral por "compendio de publicaciones". Todas ellas versan sobre equinodermos del Cámbrico, aunque en una (ver capítulo 7.7) se incluyen también varios taxones del Ordovícico.

Ocho de ellas se han publicado en las siguientes revistas internacionales (Annales de Paleontologie, Ameghiniana, Acta Palaeontologica Polonica, Zoological Journal of the Linnean Society, Palaeontology, Swiss Journal of Geosciences, Paläontologische Zeitschrift) y una en la Revista Española de Paleontología.

Todas ellas pertenecen al área temática de Paleontología excepto dos, Swiss Journal of Geosciences, que pertenece al área de Geología y Zoological Journal of the Linnean Society, a la de Zoología.

Respecto a la temática taxonómica de los trabajos, cinco de ellos tratan sobre cincta, dos sobre pelmatozoos (eocrinoideos y rombíferos), uno sobre edrioasteroideos y otro sobre estilóforos. En todos ellos aparecen también tratados otros temas como la biostratigrafía, paleobiogeografía, paleobiología y la filogenia.

La organización de este capítulo difiere de la de todos los anteriores de la tesis. Cada publicación ha sido incluida en el idioma en el que fue realizada. Siempre que este idioma no sea el castellano, se incluye al principio un breve resumen en este idioma. Además todas aparecen introducidas con el título, también en castellano, y otros datos relevantes como el estatus actual de la publicación (en el caso de artículos no publicados todavía) o la referencia completa, en el caso de artículos ya publicados.

Este capítulo se divide en los siguientes subapartados principales:

7.1. A Middle Cambrian edrioasteroid from the Murero biota (NE Spain) with Australian affinities.

7.2. Nuevo carpoideo de la Clase Cincta Jaeckel, 1918 del norte de España: Inferencias sobre la morfología funcional del opérculo.

7.3. A new Middle Cambrian stem-group echinoderm from Spain: palaeobiological implications of a highly asymmetric cinctan.

7.4. Pelmatozoan echinoderms from the Cambrian-Ordovician transition of the

Iberian Chains, NE Spain: an early diversification of anchoring strategies.

7.5. Nuevos datos sobre el género *Sucocystis* (Cincta, Echinodermata) en el Cámbrico medio de España: Implicaciones biostratigráficas y filogenéticas**.**

7.6. The oldest cinctan (stem-group Echinodermata) and the evolution of the water vascular system**.**

7.7. Rooting phylogenies of problematic fossil taxa; a case study using cinctans (stem-group echinoderms).

7.8. Middle Cambrian gogiids (Eocrinoidea, Echinodermata) from the Murero Formation (Northeast Spain): Taxonomy, palaeoecology and palaeogeographic implications.

7. 9. The oldest stylophoran echinoderm: a new *Ceratocystis* from the Middle Cambrian of Germany.

7.1

Un edrioasteroideo de afinidades australianas del Cámbrico Medio en la biota de Murero (NE, España)

Título original: A Middle Cambrian edrioasteroid from the Murero biota (NE Spain) with Australian affinities.

Año: 2007

Referencia: Annales de Paléontologie 93, 249-260.

Autores: **Samuel Zamora** , Eladio Liñán , Patricio Domínguez Alonso , Rodolfo Gozalo y José A. Gámez Vintaned.

Resumen: Los edrioasteroideos son un grupo de equinodermos primitivos sésiles exclusivos de las rocas del Paleozoico (Cámbrico inferio-Carbonífero inferior).

Su esqueleto se compone de multitud de placas calcíticas ensambladas entre si. Presentan el peristoma en posición central a partir del cual irradian cinco ambulacros en una disposición de tipo 2-1-2. La pirámide anal, hidroporo y gonoporo se sitúan siempre en el interambulacro CD. Al menos las formas post-cámbricas cementan la zona aboral a sustratos duros.

Durante el Cámbrico se conocen sólo unas pocas localidades donde se han encontrado edrioasteroideos (República Checa, Francia, Norteamérica, Australia, China, Marruecos e Irán). Todas las formas descritas se incluyen en ocho géneros.

En este trabajo se describe por primera vez un edrioasteroideo en el Cámbrico de España. Se trata de un único ejemplar que procede de la localidad de Mesones de Isuela (Cadenas Ibéricas). Representa una cara aboral que muestra la organización y distribución de los distintos tipos de placas. La presencia de tres ciclos de placas bien definidos, la ornamentación y el tamaño concuerdan sólo con la especie *Cambraster tastudorum* del Cámbrico medio de Australia. Pero ante la escasez de material el ejemplar ha sido clasificado como *Cambraster* cf. *tastudorum*.

Este género estaba presente hasta la fecha sólo en Francia y Australia. La presencia de géneros comunes entre Australia y España es bastante rara pero también es extensible a algunos géneros de trilobites (*Alanisia, Onaraspis*) y arqueociatos (*Porocoscinus*).

A Middle Cambrian edrioasteroid from the Murero biota (NE Spain) with Australian affinities
Un édrioastéroïde avec des affinités australiennes dans le Cambrien moyen du biote de Murero (NE de l'Espagne)

Samuel ZAMORA [a], Eladio LIÑÁN [a], Patricio DOMÍNGUEZ ALONSO [b], Rodolfo GOZALO [c] and José A. GÁMEZ VINTANED [a]

[a] Área y Museo de Paleontología. Departamento de Ciencias de la Tierra. Universidad de Zaragoza. E-50009 Zaragoza. Spain. samuel@unizar.es

[b] Departamento de Paleontología. Facultad de Ciencias Geológicas. Universidad Complutense. E-28040 Madrid. Spain

[c] Departamento de Geología. Universitat de València. E-46100 Burjasot (Valencia). Spain

Abstract. A Middle Cambrian edrioasteroid belonging to the genus *Cambraster* is described from the Middle Cambrian Murero biota (Cadenas Ibéricas, NE Spain). Up to now this genus was known only from Australia and France. This represents the first record of the class Edrioasteroidea in the Cambrian of Spain. Moreover, preliminary results on the diversity and biostratigraphic position of Cincta, Eocrinoidea and Edrioasteroidea from this area are reported.

key-words: Edrioasteroid, *Cambraster,* Middle Cambrian, Murero biota, Spain

Résumé. Un échantillon d'édrioastéroïde du genre *Cambraster* provenant du biote de Murero (Cambrien Moyen des Chaînes ibériques, NE de l'Espagne) est décrit. Jusqu'à présent, ce genre n'était connu qu'en Australie et en France. C'est la première fois qu'un représentant de la classe Edrioasteroidea est décrit dans le Cambrien espagnol. De plus, des résultats préliminaires concernant la diversité et la position biostratigraphique des Cincta, Eocrinoidea et Edrioasteroidea des Chaînes ibériques sont également présentés.

Mots-clés: édrioastéroïde, *Cambraster*, Cambrien Moyen, biote de Murero, Espagne

7.1.1. Introduction

Professor Georges Ubaghs (1916-2005) was one of the most important palaeontologists who ever studied Palaeozoic echinoderms. His papers have inspired many researchers to work on various interesting and problematic fossil groups. His contribution to the knowledge of Spanish Cambrian echinoderms was particularly notable (Colchen and Ubaghs, 1969; Ubaghs and Vizcaïno, 1990). Following his path, we present here some new results on echinoderms from the Cambrian of Murero biota (Cadenas Ibéricas, NE Spain).

Edrioasteroids are a small group of early echinoderms with the characteristic 2-1-2 ambulacral pattern, and flattened thecae (at least, in early forms), ranging from Early Cambrian to Early Carboniferous.

Several Cambrian echinoderms have been conventionally classified as edrioasteroids (Smith, 1985). They can be included into the eight genera *Cambraster*, *Cambroblastus*, *Chatsworthia*, *Edriodiscus*, *Hadrodiscus*, *Stromatocystites*, *Totiglobus*,

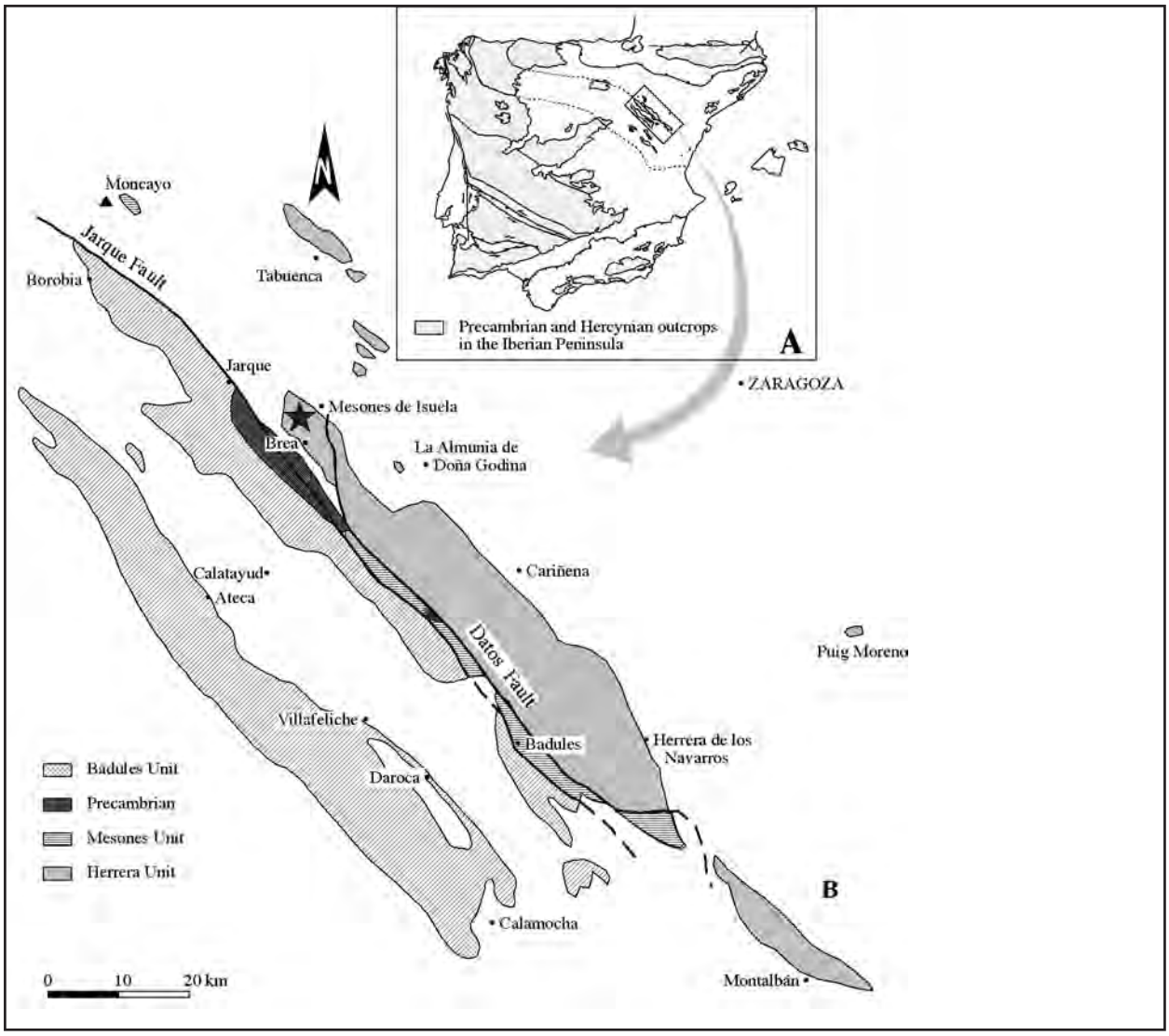


Figure 7.1.1. Geographic and geological setting of the Cadenas Ibéricas (modified from Gozalo and Liñán, 1988) and location of the studied site (indicated with the star).

Figure 7.1.1. Situation géographique et géologique des Chaînes ibériques (modified from Gozalo and Liñán, 1988) et localisation du gisement étudié (marqué par une étoile).

and *Walcottidiscus*. Up to now, they have been recorded from the Czech Republic (Pompeckj, 1896), France (Cabibel *et al*., 1959; Termier and Termier, 1969; Ubaghs, 1971,1998), North America (Bell and Sprinkle, 1978; Sprinkle, 1985; Guensburg and Sprinkle, 1994; Smith, 1985), Australia (Jell *et al*., 1985; Smith and Jell, 1990), China (Parsley, 2002), Morocco (Clausen, 2004a) and Iran (Kruse and Zhuravlev, 2008).

Although other echinoderm groups have been described from the Cambrian of Spain (Prado *et al*., 1860; Barrois, 1882; Gislén, 1927; Richter and Richter, 1940; Henningsmoen, 1958; Schroeder, 1973; Ubaghs and Vizcaïno, 1990; Friedrich, 1993; Sdzuy, 1993; Gil and Domínguez, 1995, 2002; Clausen, 2004a, 2004b), edrioasteroids were only mentioned (Liñán *et al*., 1996; Lefebvre and Fatka, 2003) or briefly described (Schmitt, 1974). Here, we report the first complete description of a

Spanish Cambrian edrioasteroid. It consists in a single specimen of *Cambraster*, with strong Australian affinities.

7.1.2. Geological setting and stratigraphy

De Verneuil (1862) first discovered Cambrian trilobites (the primordial fauna) near the village of Murero. Since the works of Lotze (1961) and Sdzuy (1961), Murero was considered a reference locality for the study of the Lower-Middle Cambrian in Europe, because of its stratigraphical continuity and accurate trilobite zonation. Since the work of Conway Morris and Robison (1986), the presence of Burgess Shale-type faunas has also been documented.

The Murero biota (late Lower to Middle Cambrian in age) is composed of highly diverse assemblages of both skeletonized and soft-bodied fossils. Skeletonized fossils are represented by trilobites, bradoriids, brachiopods, echinoderms, and small shelly fossils. The soft-bodied fossils consist in algae, sponges, lobopods, crustaceans (*Isoxys*, *Tuzoia*), palaeoscolecids, sponges (*Leptomitus*, *Crumillospongia*, *Choia*) and *incertae sedis* groups. Trace fossils are also present. The more abundant fossils are trilobites by far, with seventy species recorded in a 200 m-thick succession of shales representing ca. 10 million years.

The Murero biota occurs in the late Lower through Middle Cambrian shales of the upper Valdemiedes, Mansilla and

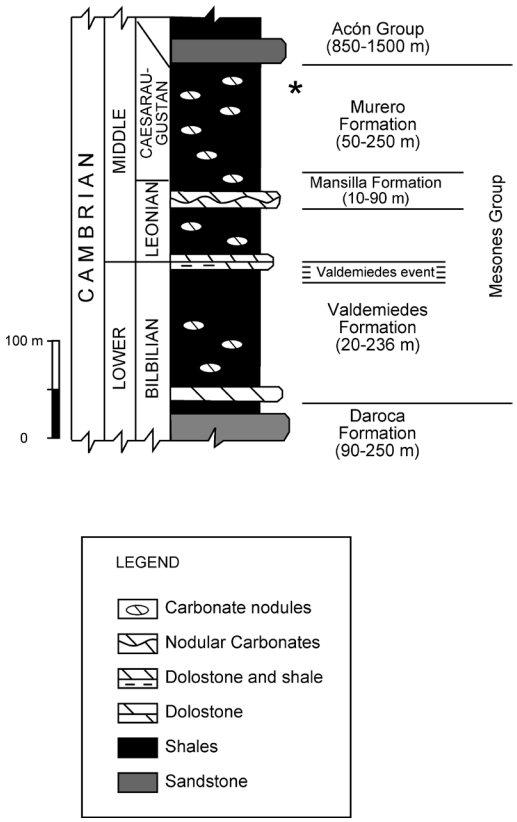


Figure 7.1.2. Stratigraphy of the upper Lower to Middle Cambrian Mesones Group (modified from Liñán *et al*., 1996).

Figure 7.1.2. Stratigraphie du Groupe de Mesones, Cambrien inférieur terminal à moyen (modifié d'après Liñán *et al*., 1996).

Murero formations, cropping out in several localities near the village of Murero (Cadenas Ibéricas, Zaragoza province, NE Spain). All these fossiliferous sites share a taxonomical composition, age, and preservational style.

The specimen described herein was collected from the Murero Formation in the valley of Isuela river (Zaragoza province; Fig. 1). The Murero Formation (which is the uppermost unit of the Mesones Group; Fig. 2) is composed of greenish and blue-greenish lutites with a few marly beds and abundant carbonate nodules. Very fine-grained sandstone beds appear at the top of the unit,

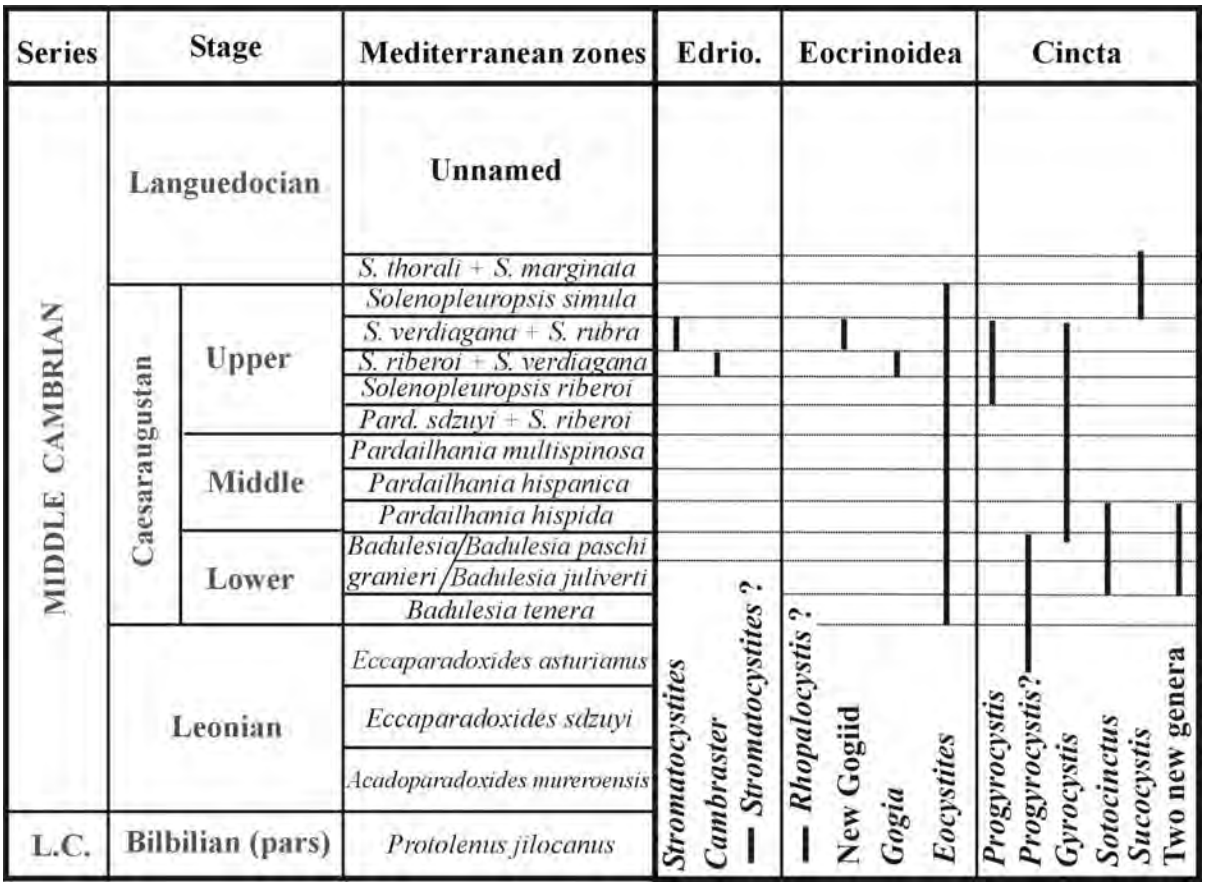


Figure 7.1.3. Biostratigraphic distribution of Cincta, Eocrinoidea and Edrioasteroidea in the uppermost Lower Cambrian and Middle Cambrian of the Cadenas Ibéricas. Trilobite zonation, after Gozalo *et al*. (2003). Distribution lines include data from previous works (Schroeder, 1973; Friedrich, 1993; Sdzuy, 1993; Clausen, 2004a, b), as well as unpublished data.

Figure 7.1.3. Distribution biostratigraphique des Cincta, Eocrinoidea et Edrioasteroidea dans le Cambrien Inférieur terminal et le Cambrien Moyen des Chaînes ibériques. Zonation des trilobites d'après Gozalo *et al*. (2003). Les extensions stratigraphiques sont basées sur des données de (Schroeder, 1973; Friedrich, 1993; Sdzuy, 1993; Clausen, 2004a, b), ainsi que sur des observations inédites.

when carbonate nodules are less frequent.

The herein described specimen was found together with the trilobite association of *Conocoryphe heberti heberti*, *Paradoxides* (*Eccaparadoxides*) *brachyrhachis brachyrhachis*, *Solenopleuropsis verdiagana*, and *Solenopleuropsis riberoi*, belonging to the *S. verdiagana* + *S. riberoi* biozone (Liñán and Gozalo, 1986) of the Upper Caesaraugustan (Middle Cambrian).

7.1.3. The echinoderm record in the Murero biota

Recent field work and laboratory studies indicate that echinoderms from the Murero biota are an extremely diverse group showing a long and complete fossil record (Liñán *et al*., 1996; Zamora *et al*., 2005, 2006; Fig. 3). Detailed taxonomic descriptions will be provided in subsequent papers, some notes of which are presented herein.

Echinoderms are one of the most common groups in the Murero biota. Up to now, only representatives of the classes Cincta (with six taxa; Schroeder, 1973; Friedrich, 1993; i.e., *Gyrocystis platessa*, *G. testudiformis*, *G. badulesiensis*, *G. erecta*, *Progyrocystis disjuncta*, and *Sucocystis melendezi*) and Eocrinoidea (with the only taxon *Rhopalocystis*? *mesonesensis*; Clausen, 2004b) have been described.

With respect to eocrinoids, Clausen (2004b) reported the oldest record of this group in the Murero biota from Lower Cambrian (Bilbilian) beds of the Valdemiedes Formation. It consists of isolated calix plates assigned to *Rhopalocystis*? *mesonesensis* Clausen, 2004b. Disarticulated calix plates of Gogiidae and *Eocystites* are common at many levels of the Middle Cambrian Murero biota (from Leonian to Caesaraugustan in age), yet complete and articulated eocrinoid material comes only from the upper part of the Murero Formation (Caesaraugustan, Middle Cambrian), belonging to *Gogia* and a new gogiid genus.

Cinctans are the most common echinoderm group in the Murero biota. They are first recorded in the lower part of the Mansilla Formation (Upper Leonian, lower Middle Cambrian), where only isolated plates have been recognised. The first complete specimen comes from the upper Mansilla Formation. From these levels upwards, cinctans are common throughout the Murero Formation (Caesaraugustan, Middle Cambrian). They are represented by various species belonging to the genera *Gyrocystis, Progyrocystis*, *Sotocinctus*, *Sucocystis*, and to two additional, new genera, which are now under study.

In this paper, we report edrioasteroids from the Murero biota. This is the first description of a representative of this group of echinoderms in the Spanish Cambrian. Two well preserved specimens (on a single slab), probably belonging to the genus *Stromatocystites*, have been found by our research group in late Bilbilian beds of the Valdemiedes Formation. Furthermore**,** *Stromatocystites* and *Cambraster* are recognised in the uppermost Murero Formation (upper Caesaraugustan, Middle Cambrian).

Only the specimen assigned to *Cambraster* will be described below. Along with France and Australia, the Cadenas Ibéricas are the third region in the world to have yielded remains of the edrioasteroid *Cambraster*.

7.1.4. Systematic palaeontology

Several classifications of the main edrioasteroid groups have been proposed (Bell, 1976; Smith, 1985; Guensburg and Sprinkle, 1994), all including Cambrian genera. The position of *Cambraster* is problematic (Smith and Jell, 1990; Guensburg and Sprinkle, 1994). Smith (1985) included this genus in the order Isorophida. Smith and Jell (1990), based on some new Cambrian material of edrioasteroids, highlighted that *Cambraster* displays a mixture of characters, and they included it between the *Totiglobus* group and *Edriodiscus*. Finally, Guensburg and Sprinkle (1994) included a large number of taxa in

their phylogenetic analysis of edrioasteroids. The adopted classification follows Guensburg and Sprinkle (1994), with *Cambraster* in an uncertain taxonomic position.

Class EDRIOASTEROIDEA Billings, 1858a
Order and Family Uncertain
Cambraster Cabibel *et al*., 1959

Type species: *Trochocystites cannati* Miquel, 1894

Other species: *C. tastudorum* Jell *et al*., 1985

Ocurrence: *C. tastudorum* comes from the mid Middle Cambrian of Tasmania, Australia (Jell *et al*., 1985). *C. cannati* comes from the *Paradoxides mediterraneus* Zone, Middle Cambrian of Montagne Noire (S France).

Remarks: Here, we follow the diagnosis proposed by Smith, (1985). *Cambraster* has two described species: the type species *C. cannati* (Miquel, 1894), and *C. tastudorum* Jell *et al*., 1985.

Miquel (1894) was first to report the genus under the carpoid name *Trochocystites*, yet Cabibel *et al*. (1959) gave its first diagnosis. In addition, they described the genus *Eikosacystis* with two species, *E. couloumanensis* and *E.* ?. *ferralsensis*. Termier and Termier (1969) described three new species: *Cambraster elegans*, *Eikosacystis miqueli*, and *E. courtessolei*.

Ubaghs (1971) agreed with the two species of *Cambraster*. He synonymised *Eikosacystis* (Cabibel *et al*., 1959) with *Cambraster*, as the only difference between the two forms was their state of preservation. Later on, Smith (1985) considered that *C. cannati* and *C. elegans* were synonymous. He argued that the main difference between the two forms (i.e., presence of a larger portion of the aboral surface plating around the margin in *C. elegans*) was very likely preservational (post-mortem artifact).

The second valid species of the genus is *Cambraster tastudorum*. It was described by Jell *et al*. (1985), from the Cambrian of Tasmania (Australia). *C. tastudorum* is represented by many well preserved specimens. It is readily distinguished from *C. cannati* by the distribution of epispires on interambulacral plates, and by the plate pattern of the central portion of the aboral surface (Jell *et al*., 1985).

Cambraster* cf. *tastudorum Jell *et al*., 1985
Fig. 4 A, B

Ocurrence: Cadenas Ibéricas (NE Spain), river Isuela valley, Murero Formation. *Solenopleuropsis verdiagana* + *S. riberoi* biozone of Liñán and Gozalo (1986), Upper Caesaraugustan (Middle Cambrian).

Material: A single specimen (aboral side) preserved as a natural, outer mold. It is housed in the Museo Paleontológico de la Universidad de Zaragoza-Gobierno de Aragón (MPZ 2006/85).

Description: Only the aboral side of a single specimen was collected. The dimensions of the fossil are 7.0 × 9.5 mm. It is subpentagonal

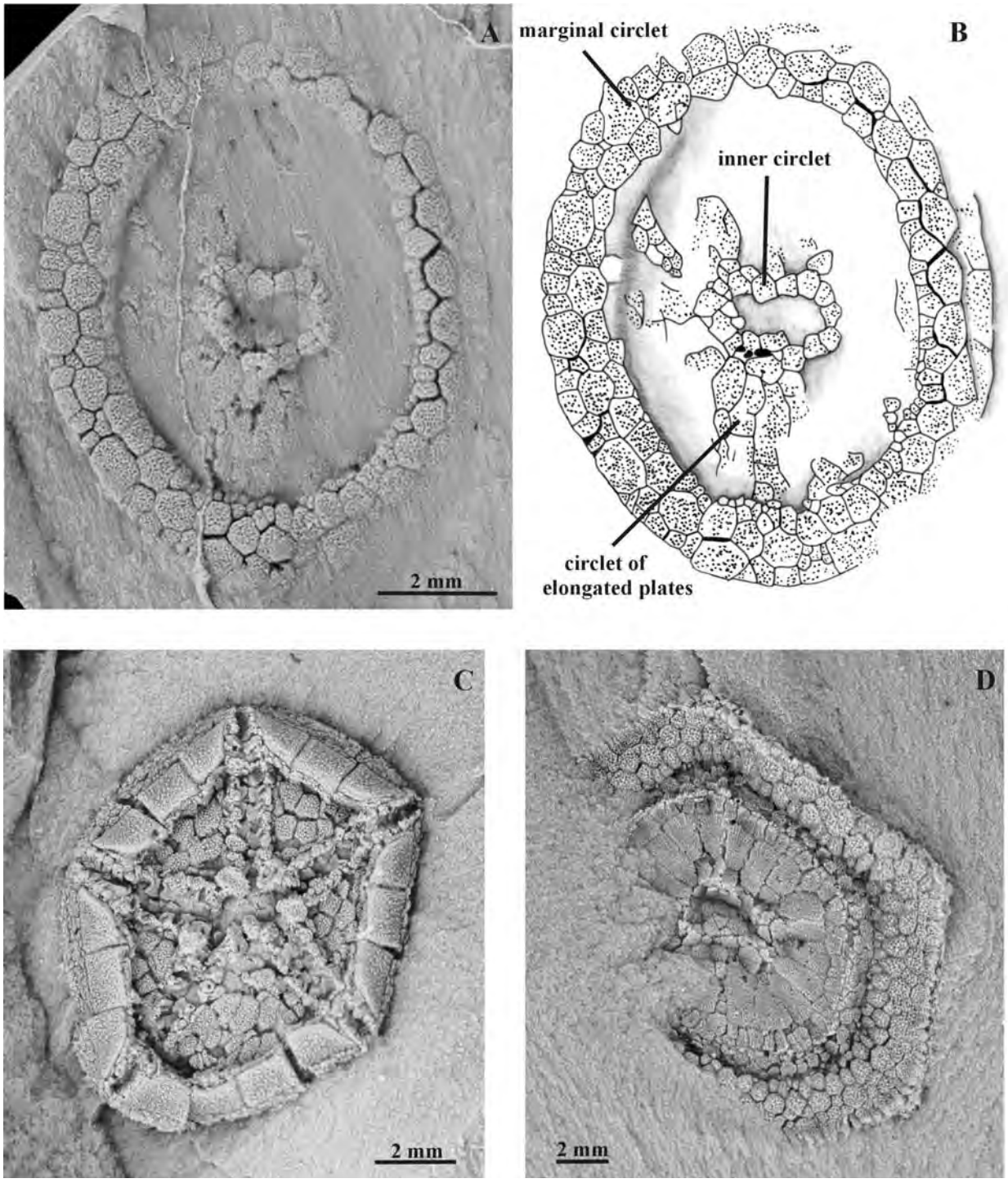


Figure 7.1.4. A,B. *Cambraster* cf. *tastudorum* (Middle Cambrian of Cadenas Ibéricas, NE Spain). **A**. Aboral surface of the single found specimen. Repository: MPZ 2006/85. **B**. Camera lucida drawing of the aboral surface figured in A, showing plate arrangement in three main circlets. **C,D.** *Cambraster tastudorum* (Middle Cambrian of Tasmania, Australia). **C**. Oral view showing the marginal ossicles and the ambulacra. Specimen NMVP107061. **D**. Aboral view of an incomplete specimen showing the plate organization in circlets. Specimen NMVP107067. All figures are latex casts.

in outline. The aboral surface is concave, with the exception of its marginal and central parts, where two fully-plated circlets are preserved in convex relief. Concentric zonation is observed with three fully-plated circlets. The inner circlet is composed of small, pentagonal plates surrounding a central depression with a radius of 0.5 mm in size. The marginal circlet is composed of bigger and thicker, polygonal, tessellate plates arranged in two or three rows. The marginal frame exhibits up to five orders of plates following the classic rosette pattern blooming from the first order plates (those plates present in juvenile stages) and subsequent orders intercalate in between previous ones (see Fig. 4A). At least 1/4 of the radius of the animal is occupied by this circlet. A concave depression with the biggest, elongate, pentagonal plates appears between the inner circlet and the marginal circlet, but this region is not well preserved. Punctuate ornamentation is present in all plates.

Remarks: The Spanish material resembles *C. tastudorum* (Fig. 4C, D) in the arrangement of the three main circlets, the ornamentation, and size (see Jell et al., 1985, figs. 3A,F). However, a peripheral skirt of spinose plates is not observed in *C.* cf. *tastudorum*. The lack of the oral surface makes it difficult to determinate whether *C*. cf. *tastudorum* belongs to the same species as the Australian one, or to a new species.

Jell *et al*. (1985) indicate that *C. tastudorum* is readily distinguished from *C. cannati* by the plate arrangement of the central portion of the aboral surface. This feature, which is well observed in the Murero specimen, suggests closer affinities with the Australian Cambraster than with the French one.

Consequently, in the wait for additional material, the Spanish specimen is tentatively determined as *Cambraster* cf. *tastudorum*.

7.1.5. Biostratigraphy and Paleobiogeography

All taxa included in the genus *Cambraster* occur in Middle Cambrian rocks. *Cambraster cannati* has been recorded in the "association caractéristique" E of Courtessole (1973, table 13). The trilobites recorded in this biostratigraphical unit have been considered as middle Languedocian in age (see Álvaro and Vizcaïno, 1998).

The age of the Australian *Cambraster* is not well constrained. Jell *et al*. (1985) commented that the locality, where they found it, was similar in age to locality 5 of Jago (1973). Recently, Brock *et al*. (2000)

Figure 7.1.4. **A,B**. *Cambraster* cf. *tastudorum* (Cambrien Moyen des Chaînes ibériques, NE de l'Espagne). **A**. Surface aborale de l'unique spécimen récolté. Numéro d'inventaire de l'échantillon: MPZ 2006/85. **B**. Dessin à chambre claire de la surface aborale illustrée en A, où l'on distingue la disposition des plaques selon trois cercles principaux. **C,D**. *Cambraster tastudorum* (Cambrien Moyen de Tasmanie, Australie). **C**: Vue orale montrant les ossicles marginaux et les ambulacres. Spécimen NMVP107061. **D**. Vue aborale d'un spécimen incomplet, montrant la disposition des plaques selon plusieurs cercles concentriques. Spécimen NMVP107067. Toutes les figures sont des moulages en latex

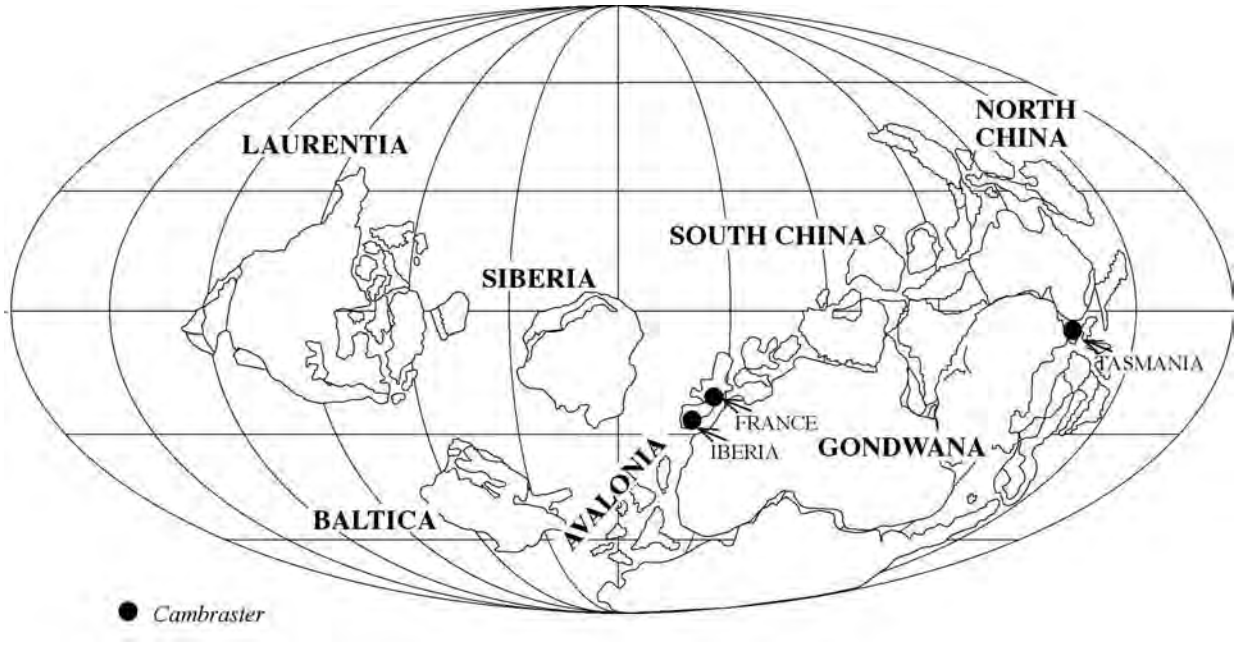


Figure 7.1.5. Palaeobiogeographical distribution of the three known occurrences of *Cambraster*. Palaeogeographical restoration modified from McKerrow *et al*. (1992).

Figure 7.1.5. Distribution paléobiogéographique des trois sites connus ayant livré *Cambraster*. La reconstitution paléogéographique est modifiée d'après McKerrow *et al*. (1992).

considered that the stratigraphic range of *Cambraster tastudorum* and *Cambraster* cf. *tastudorum* from the Cateona Group is from the *Acidusus atavus* to *Ptychagnostus punctuosus* zones. This biostratigraphical interval has been correlated with the Caesaraugustan Stage of the Mediterranean region (see Liñán *et a*l., 2002). The age of *Cambraster* cf. *tastudorum* from the Cadenas Ibéricas (Spain) is late Caesaraugustan (i.e., of the same age as the Australian species). Thus the Australian and Spanish specimens are both slightly older than the French ones (Fig. 3).

From a palaeobiogeographical point of view, the distribution of *Cambraster* in the Cambrian world consists in only two areas, both located in the periphery of Gondwana (Fig. 5): one is in modern Western Europe, and the second one, in Tasmania. It is difficult to explain such a scattered distribution, with two very distant areas in mid Cambrian times. However, similar palaeobiogeographical patterns have been documented for some trilobite genera. Two examples are the Lower Cambrian genus *Alanisia* (reported from Spain and Australia; see Jell, 1990) and the Lower-Middle Cambrian genus *Onaraspis* (from Australia, Jordan, Morocco, Poland, and Spain; Gozalo and Liñán, 1997; Geyer and Landing, 2004). Some genera of Archaeocyatha like *Porocoscinus* has been found in Spain and has Australian counterpart Debrenne *et al*. (2002). These similar patterns of palaeogeographical distribution can possibly find a reasonable interpretation, but we cannot venture for the moment.

7.1.6. Conclusions

1. The diversity of the echinoderm record in the late Lower through Middle Cambrian Murero biota (Cadenas Ibéricas, NE Spain) is documented.

2. An edrioasteroid is described for the first time in the Cambrian of Spain.

3. The Middle Cambrian edrioasteroid described here belongs to the genus *Cambraster*, a taxon which was previously known only from the Middle Cambrian of Australia and France.

4. The new Spanish edrioasteroid shows stronger affinities with the Australian species (*C. tastudorum*) than with the French one (*C. cannati*).

5. Palaeobiogeographical relationships between Spain and Australia during Middle Cambrian times are, thus, evidenced here. It supports previous observations made on trilobite faunas.

Acknowledgements

We thank Mr David Holloway (Museum of Victoria, Australia) for providing latex casts of *Cambraster tastudorum*, and Dr Peter A. Jell (Queensland Museum, Australia) for his useful advice. We also thank the Servicio de Fotografía Paleontológica de la Universidad de Zaragoza for the photographs. Authors are grateful to Dr Bertrand Lefebvre (Université Claude Bernard - Lyon1) who reviewed the manuscript and gave important comments. Dr. Andrey Zhuravlev (Universidad de Zaragoza - Spain) also reviewed the paper. This is a contribution to the Project Consolíder CGL2006-12975/BTE ("MURERO") from Ministerio de Educación y Ciencia de España-FEDER-EU, and Grupo Consolidado E-17 ("Patrimonio y Museo Paleontológico") de la Consejería de Ciencia, Tecnología y Universidad del Gobierno de Aragón. S. Zamora benefited from a pre-doctoral research grant from Departamento de Ciencia, Tecnología y Universidad del Gobierno de Aragón.

7.2

Nuevo carpoideo de la clase Cincta Jaekel, 1918 del norte de España: inferencias sobre la morfología funcional del opérculo

Año: 2007

Referencia: Ameghiniana 44 (4), 727-738. .

Autores: **Samuel Zamora** , Eladio Liñán, José A. Gámez Vintaned, Patricio Domínguez Alonso y Rodolfo Gozalo.

Resumen: Se estudia nuevo material de carpoideos cincta del Cámbrico Medio del norte de España. Los ejemplares probablemente pertenecen a una nueva especie del género Gyrocystis, que ante la no conservación de algunos elementos se prefiere mantener en nomenclatura abierta. Además, se realiza una interpretación funcional del opérculo y se analiza el significado evolutivo de algunas estructuras relacionadas con su articulación y movimiento. Comparando el complejo portaopercular en diferentes cincta (*Asturicystis*, *Sotocinctus* y *Gyrocystis*), se observa que el descenso en el número de placas postoperculares ancladas al opérculo, la reducción de la faceta postopercular, el desarrollo de un dintel más rígido y la presencia de grandes facetas adoperculares en la cara interna de los tubérculos adoperculares podrían estar relacionados con una mayor movilidad del opérculo. Todas estas características permitirían una mayor eficacia en el proceso de expeler el agua fuera del cinctus y pueden ser consideradas como apomorfías en la historia evolutiva de los cincta. Se acuña el término faceta postopercular para la estructura que sirve de articulación del opérculo con las placas postoperculares.

A new carpoid (class Cincta Jaekel, 1918) from northern Spain and its bearing on the functional morphology of the operculum

Samuel ZAMORA [a], Eladio LIÑÁN [a], José A. GÁMEZ VINTANED [a], Patricio DOMÍNGUEZ ALONSO [b] y Rodolfo GOZALO [c]

[a] Área y Museo de Paleontología. Departamento de Ciencias de la Tierra. Universidad de Zaragoza. E-50009 Zaragoza. España. samuel@unizar.es, linan@unizar.es, gamez@unizar.es

[b] Departamento de Paleontología. Facultad de Ciencias Geológicas. Universidad Complutense. E-28040 Madrid. España. patricio@geo.ucm.es

[c] Departamento de Geología. Universitat de València. E-46100 Burjasot (Valencia). España. Rodolfo. Gozalo@uv.es

Abstract: Cinctan carpoids from Middle Cambrian rocks of northern Spain are described. Sampled specimens probably belong to a new species of the genus *Gyrocystis*; nevertheless, the lack of some key features prevents against erecting formally a new taxon at this moment. A functional interpretation of the operculum is made, and the evolutionary meaning of some structures related with its movement is analysed herein. When the opercular area of different cinctans (*Asturicystis*, *Sotocinctus* and *Gyrocystis*) are compared, it is concluded that several features in *Gyrocystis* sp. L were probably related to a better mobility of the operculum. These are the lesser number of suropercular plates anchored to the operculum, the reduction of the postopercular facet, a more rigid lintel, and the existence of quite big adopercular facets on the inner side of the adopercular processes. All these features permitted *Gyrocystis* sp. L a higher efficiency in expelling water out of the cinctus, and they can be interpreted as apomorphies in the evolutionary history of the cinctans. The term postopercular facet is defined here as the articulation structure between the operculum and the postopercular plates.

Key words: Cincta. Middle Cambrian. Spain. functional morphology

7.2.1. Introducción

Uno de los grupos fósiles del Cámbrico más extraño y enigmático son los carpoideos de la clase Cincta Jaekel, 1918. Aunque fueron descubiertos hace más de un siglo (Barrande, 1859), su anatomía no ha empezado a entenderse bien hasta tiempos más recientes con el trabajo de Ubaghs (1967) y, sobre todo, los de Friedrich (1993) y Sdzuy (1993).

Los cincta fueron organismos con una organización corporal única entre todos los grupos de carpoideos. Presentan un cuerpo en forma de raqueta cuyo esqueleto de naturaleza calcítica es asimétrico y está formado por dos partes principales. Una está constituida por grandes placas que forman un anillo marginal denominado *cinctus* , y otra compuesta por un apéndice caudal en forma de espadilla llamado estela. Cerrando el *cinctus* por arriba y por debajo aparecen dos tegumentos de placas centrales más pequeñas denominados supracentralia e infracentralia. En la parte anterior aparece una gran cavidad (cámara distal) cubierta por una gran placa denominada opérculo que representa la

principal autapomorfía de este grupo.

La interpretación de estos organismos ha diferido a lo largo de la historia y sigue siendo controvertida hoy en día. Las discrepancias radican principalmente en la interpretación de las diferentes aberturas de la teca, su relación con la anatomía interna y las diferentes homologías reconocidas. Existen dos escuelas que situarían a los cincta, bien como equinodermos o bien como hemicordados. Dentro de la primera también existen importantes discrepancias. Según Ubaghs (1975), Friedrich (1993), Jefferies *et al*. (1996), Domínguez (1999) y Smith (2005), se trataría del grupo más basal del *stem group* Echinodermata; pero David *et al*. 2000 los incluyen como un grupo muy derivado de blastozoos. La otra escuela, sobre la base de estudios cladísticos de biología molecular y por la anatomía de los fósiles de deuteróstomos primitivos (Domínguez y Jefferies, 2005), sitúan a los cincta como un grupo basal de hemicordados, muy relacionados con los carpoideos ctenocistoideos (Friedrich 1993, Jefferies *et al*. 1996, David *et al*. 2000).

Los objetivos de este trabajo son dos principalmente. Por una parte, presentar nuevo material de cincta del Cámbrico Medio del norte de España. Por otra, describir la excepcional preservación de la zona opercular en uno de los ejemplares y compararla con las variaciones morfológicas de esta estructura a lo largo de la historia evolutiva del grupo, para de esa manera inferir algunos aspectos sobre la funcionalidad del opérculo.

7.2.2. Situación geográfica y geológica

Los Barrios de Luna es una pequeña localidad de los Montes de León (Cordillera Cantábrica) situada en la provincia de León (norte de España). Desde el punto de vista geológico, se localiza en la parte meridional de la Zona Cantábrica, una de las divisiones tectonoestratigráficas del Macizo Ibérico, y dentro de ella en el denominado Dominio tectónico de Somiedo-Correcilla (Zamarreño, 1972) (Fig. 7.2.1).

La región de Los Barrios de Luna es una de las más estudiadas y emblemáticas del Cámbrico de la Cordillera Cantábrica (Fig. 7.2.1). La sección estudiada (BL1) se localiza paralela al río Luna, a lo largo de la carretera de su margen izquierda (aguas abajo), que va desde las inmediaciones del pueblo de Mora hasta la presa de Los Barrios de Luna. En esta sección aparecen representadas la Formación Mora (constituida por lutitas y areniscas alternantes con rocas volcánicas, de edad neoproterozoica), la Formación Herrería (formada por cuarcitas, areniscas groseras y conglomerados; Cámbrico Inferior), la Formación Láncara (que es una potente sucesión de calizas y dolomías de edad Cámbrico Inferior-Medio), la Formación Oville (representada por una sucesión de lutitas pizarrosas con nódulos carbonatados en la base que culmina con areniscas finas; Cámbrico Medio) y la Cuarcita de Barrios (una sucesión de cuarcitas y areniscas groseras; Cámbrico Medio-Superior).

El Cámbrico de Los Barrios de Luna fue citado por Gómez de Llarena y Rodríguez

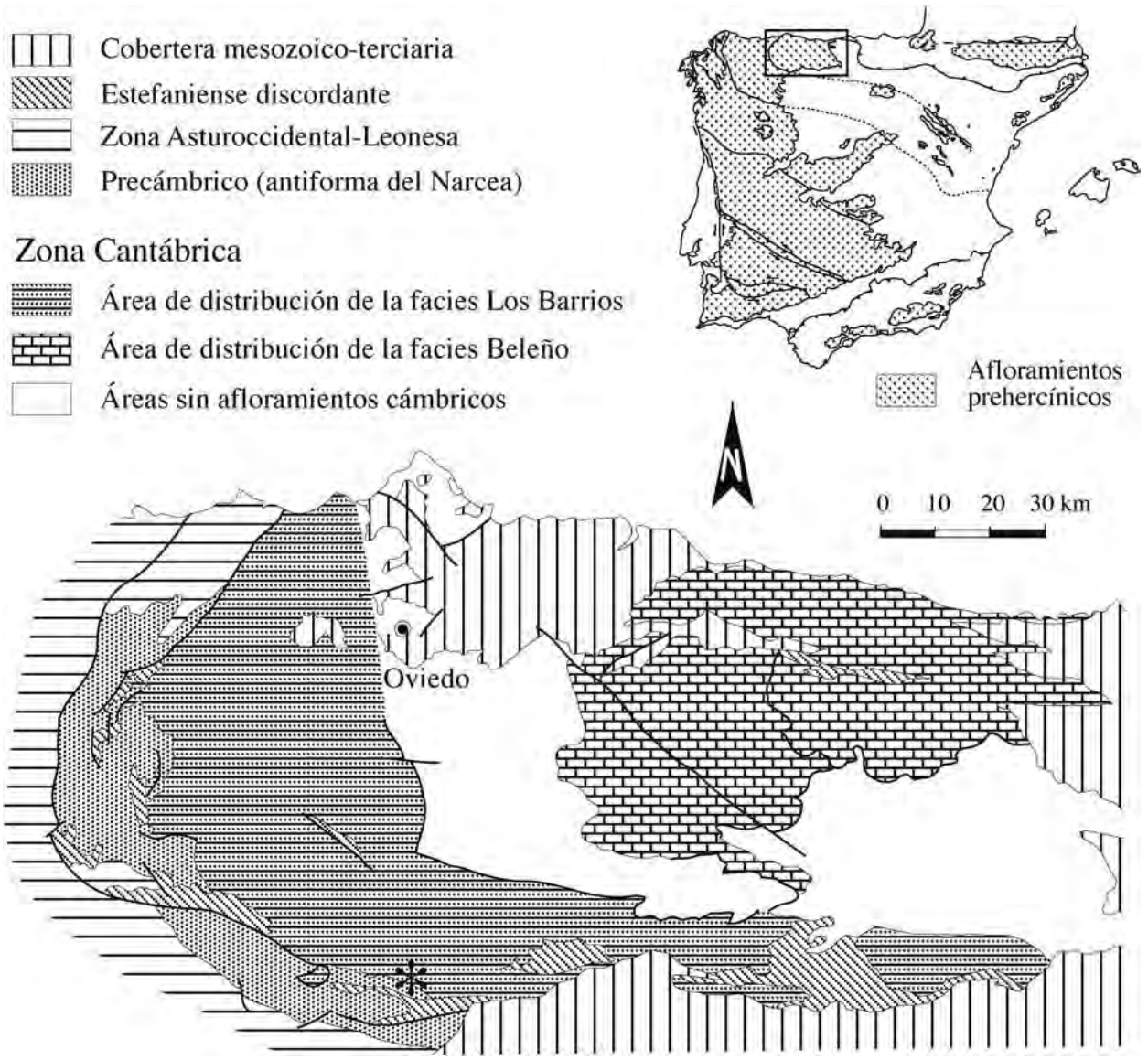


Figura 7.2.1. Situación geológica del yacimiento de Los Barrios de Luna (provincia de León, N de España), según Liñán y Sdzuy, 1993.

Figure 7.2.1. Geological setting of the fossiliferous site at Los Barrios de Luna (León province, Cantabrian Mountains, N Spain).

Arango (1948). Pero fueron Lotze y Sdzuy (1961) los que describieron el primer perfil bioestratigráfico de la sucesión y destacaron su gran importancia en el contexto del Cámbrico europeo. Los datos bioestratigráficos y litoestratigráficos fueron ampliados por Sdzuy (1969).

Zamarreño (1972) realiza un estudio detallado de las estratigrafía y sedimentología de la Formación Oville de esta localidad (Fig. 7.2.2), en la que se encuentran los cincta aquí estudiados. Desde un punto de vista geológico, el Cámbrico que nos ocupa corresponde a lo que Zamarreño (1972) define como facies Los Barrios dentro del Cámbrico de la Cordillera Cantábrica, y que posteriormente relacionó con el resto de las facies del Cámbrico español

(Zamarreño, 1983). La facies Los Barrios será estudiada posteriormente por Liñán y Sdzuy (1993) desde un punto de vista megafacial y en relación a su contexto paleogeográfico y paleoecológico dentro del Cámbrico del norte de España. Recientes síntesis del Cámbrico de la Zona Cantábrica se encuentran en Aramburu *et al*. (1992, 2004).

La sucesión estratigráfica de la sección BL1 se encuentra muy tectonizada en los niveles inferiores donde aflora la Formación Herrería. La parte superior formada por los materiales de las Formaciones Láncara y Oville es muy continua. Allí la sucesión comienza con 60 metros de dolomías con laminaciones algales, a las que siguen 30 metros de calizas glauconíticas rosadas, sobre las que se sobreimponen 20 metros de calizas rojas nodulosas. Todas ellas constituyen parte de la Formación Láncara. La suprayacente Formación Oville, donde fueron encontrados los cincta presentados en este trabajo (Fig. 2), es una unidad compuesta, en esta región, casi exclusivamente por lutitas pizarrosas entre las que se intercala, a unos veinte metros de su base, un nivel arenoso conocido regionalmente como la Arenisca de *simula*, nombre que hace referencia a una especie del género de trilobites *Solenopleuropsis*, del Cámbrico Medio. Los carpoideos estudiados en el presente trabajo se localizan a unos 15 metros de la base de la Formación Oville. Junto a ellos también está presente el trilobites *Solenopleuropsis marginata* Sdzuy, 1958, que nos indica la biozona de extensión homónima, o bien la biozona suprayacente donde también aparece esta especie.

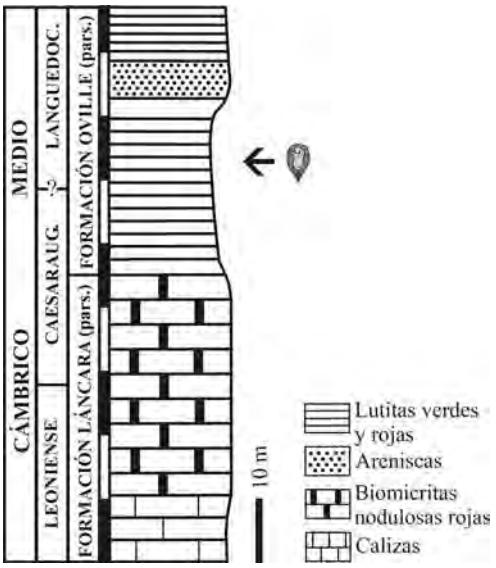


Figura 7.2.2. Posición estratigráfica del material estudiado (basado en Zamarreño, 1972).
Figure 7.2.2. Stratigraphy of the fossiliferous site (based on Zamarreño, 1972).

La existencia de cincta en la Cordillera Cantábrica se conoce desde muy antiguo (Prado *et al*., 1860), y multitud de trabajos han nombrado o descrito formas de este grupo (Schröeder, 1973, y referencias allí recogidas; Sdzuy, 1993; Gil-Cid y Domínguez, 1995a). Sin embargo, en el área de Los Barrios de Luna sólo se ha descrito un taxón en nomenclatura genérica y específica abierta (Friedrich, 1993). Éste parece estar muy relacionado con los Trochocystitidae, a diferencia del que se describe en el presente trabajo, que pertenece al género *Gyrocystis*. De la misma localidad fue descrito el eocrinoideo *Ubaghsicystis segurae* Gil-Cid y Domínguez, 2002.

7.2.3. Paleontología Sistemática

El material está depositado en el Museo Paleontológico de la Universidad de Zaragoza con las siglas MPZ 2006/15 y MPZ 2006/16.

Metodología y terminología empleada

Ya que los fósiles aparecen disueltos y se conservan como moldes naturales, se han realizado dibujos de cámara clara de réplicas en látex de los ejemplares, con el fin de estudiar su anatomía.

Conviene aclarar que, aunque a lo largo de la historia ha habido numerosas propuestas para nombrar las diferentes placas de la marginalia de los cincta (Jaekel, 1918; Gislén, 1927; Meléndez, 1952; Ubaghs, 1967; Termier y Termier, 1973), en este trabajo se sigue la propuesta de Friedrich (1993) adoptada por Sdzuy (1993) y Fatka y Kordule (2001), en la que la placa marginal que forma parte de la base de la cámara distal (situada en el extremo anterior del cuerpo y sobre el plano sagital) se denomina placa M0 y mantendría siempre una posición central. A partir de ella se van numerando las sucesivas placas marginales (M1l, M1r, M2l, M2r…) según se localicen a la izquierda (l) o a la derecha (r) de la M0. De esta manera se evita el problema que existía con otras nomenclaturas antiguas, en las que se daban distintos nombres a placas situadas en la misma posición en diferentes especies (Sdzuy, 1993).

La bibliografía existente sobre cincta no es muy abundante, además los términos morfológicos empleados en los diferentes trabajos han sido sustituidos repetidamente, en parte por cuestiones lingüísticas y en parte por cambios en la interpretación morfológica (Sdzuy, 1993). Los términos empleados aquí para la descripción se encuentran ampliamente desarrollados en los trabajos de Ubaghs (1967), Friedrich (1993) y Sdzuy (1993). Una traducción al castellano de la mayoría de ellos puede verse en Gil-Cid y Domínguez (1995b). Aún así, es preciso definir algunos de ellos que son utilizados por primera vez en español o inglés en este trabajo:

- Complejo portaopercular (*porta-operculum complex*, *sensu* Sdzuy, 1993): estructura compuesta por el porta, el opérculo y el dintel.
- Porta (*porta*, *sensu* Sdzuy, 1993): es el gran orificio del *cinctus*, situado en la parte anterior de la cámara distal.
- Dintel (*lintel* , *sensu* Sdzuy, 1993): arco de placas supracentrales (normalmente 3 ó 4) situado entre las placas M1l y M1r. El dintel se articula al opérculo y a las facetas adoperculares.
- Facetas adoperculares (*adopercular facets*) (*suroperculare Facetten*, *sensu* Friedrich, 1993): facetas de articulación situadas en la cara interna de la base de los tubérculos adoperculares y que sirven para articular el dintel.
- Tubérculos adoperculares (*adopercular proceses*) (*sensu* Gil-Cid y Domínguez, 1995a): protuberancias en forma de maza o solapa que aparecen sobre las placas M1r y M1l de algunos cincta. En ocasiones presentan ornamentación.

Además, se acuña aquí el término faceta postopercular (postopercular facet)

para la estructura que sirve de articulación del opérculo con las placas postoperculares.

Clase CINCTA Jaekel, 1918
Familia Gyrocystidae Jaekel, 1918

Discusión: Friedrich (1993) establece como principal criterio diagnóstico para diferenciar las tres familias de cincta la longitud de los surcos epitecales. El material estudiado aquí no presenta surco epitecal derecho, mientras que el izquierdo no se encuentra conservado. La ausencia del surco epitecal derecho es típica de la familia Gyrocystidae, aunque ocasionalmente algún representante de la familia Sucocystidae (ej. *Sucocystis theroensis* Cabibel, Termier y Termier, 1959) también carece de él. Aún así, la morfología general de la teca, la unión de la estela al *cinctus*, el número de placas marginales y la falta de ornamentación en las supracentrales nos llevan a incluir nuestro material dentro de esta familia.

Género *Gyrocystis* Jaekel, 1918
Especie tipo: *Gyrocystis platessa* Jaekel, 1918

Gyrocystis sp. L
Figs. 7.2. 3, 4, 5

Material y modo de conservación

Dos ejemplares incompletos en vista dorsal conservados como moldes internos y externos, en limolitas de grano fino y color gris-verdoso. Los ejemplares aparecen ligeramente desarticulados en algunas porciones pero no deformados. El tegumento de placas supracentrales se encuentra colapsado sobre las placas infracentrales.

Descripción

La teca de *Gyrocystis* sp. L es de contorno ovalado (fig. 7.2.3). Su tamaño es de unos 9 mm de longitud y 6 mm de anchura en el ejemplar menor y de 18 mm x 13 mm en el ejemplar mayor. Hay que tener en cuenta que estas medidas son simplemente orientativas y no representativas del animal original ya que por una parte los fósiles están parcialmente desarticulados y por otra no se encuentran completos. El *cinctus* está formado por diez placas marginales (M5r, M4l), que son muy anchas en relación con la altura. La estela se encuentra incompleta en su parte distal y presenta la base muy ensanchada.

Un pequeño orificio (boca) está situado entre las placas M1r y M2r y carece de surco epitecal derecho. El surco epitecal izquierdo no se ha conservado, por lo que no se puede determinar su longitud. La placa M0 se sitúa, como en otros cincta, en la parte anterior y coincidiendo con el plano sagital. Presenta una morfología cóncava y lisa en su cara interna y con una anchura que se reduce ligeramente desde la parte anterior a la posterior. Las placas del *cinctus* M1r y M1l tienen unos tubérculos adoperculares muy desarrollados (fig. 7.2.4A) y con ornamentación a base de un enrejado en la porción terminal de éstos (ejemplar MPZ 2006/ 16). Se orientan hacia delante.

La placa supraoral se conserva sólo en el ejemplar MPZ2005/15. Presenta un contorno subrectangular y se articula a la parte

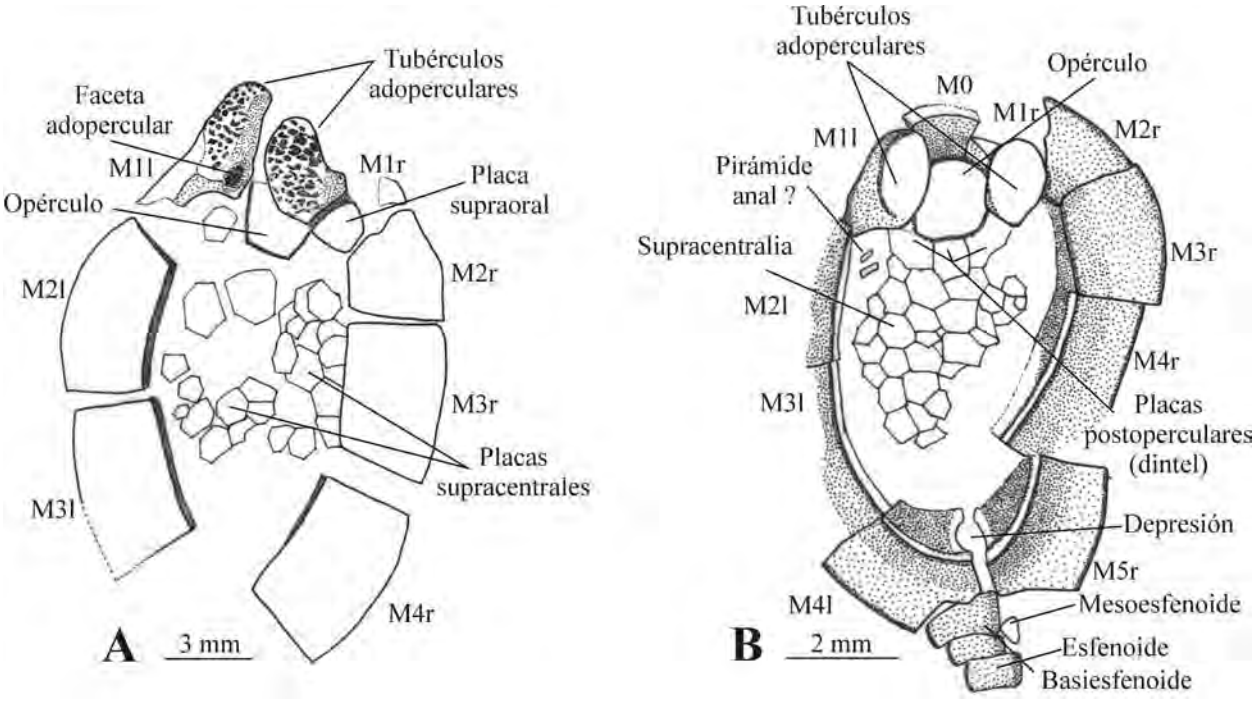


Figura 7.2.3. Dibujos a cámara clara de los dos ejemplares estudiados. Ambos aparecen en vista dorsal y se indican las principales características anatómicas. Dibujos realizados a partir de moldes de látex. A: ejemplar MPZ 2006/15. B: ejemplar MPZ 2006/16.

Figure 7.2.3. Camera lucida drawings (made after latex casts) of the two specimens studied in this paper. Both are shown in dorsal view; main anatomical features are indicated. A: specimen MPZ 2006/15. B: specimen MPZ 2006/16.

externa de la base del tubérculo adopercular derecho y a la cara interna de la placa M2r.

El complejo portaopercular (fig. 7.2.4B) se compone como en otros cincta por el porta, el dintel y el opérculo. El opérculo es piriforme, ligeramente convexo en sección y fuertemente ornamentado (ejemplar MPZ 2006/ 15). Se une en su parte posterior, mediante la faceta postopercular, a tres placas postoperculares que forman un arco bien definido o dintel. Las placas postoperculares izquierda y derecha se articulan respectivamente con la cara interna de la base de los tubérculos adoperculares mediante las facetas adoperculares, que están extremadamente desarrolladas.

La placa M2r es de contorno subtriangular. Las placas M3r, M4r, M2l y M3l son más largas que anchas y con una relación longitud/anchura de 1,3, 1,4, 1,8 y 1,5 respectivamente (relaciones tomadas a partir del ejemplar MPZ 2006/15). Todas las placas marginales presentan una amplia plataforma marginal y poca altura. Las placas supracentrales son muy grandes (hasta 1,5 mm) comparadas con otros cincta, muy planas y de contorno hexagonal. Su tamaño se reduce desde la parte anterior hacia la posterior. Las placas infracentrales no se conservan en ninguno de los dos ejemplares estudiados.

La unión de la estela al *cinctus* se realiza mediante las placas M5r y M4l. En la cara interna de éstas aparece una fuerte depresión en forma de embudo. La estela

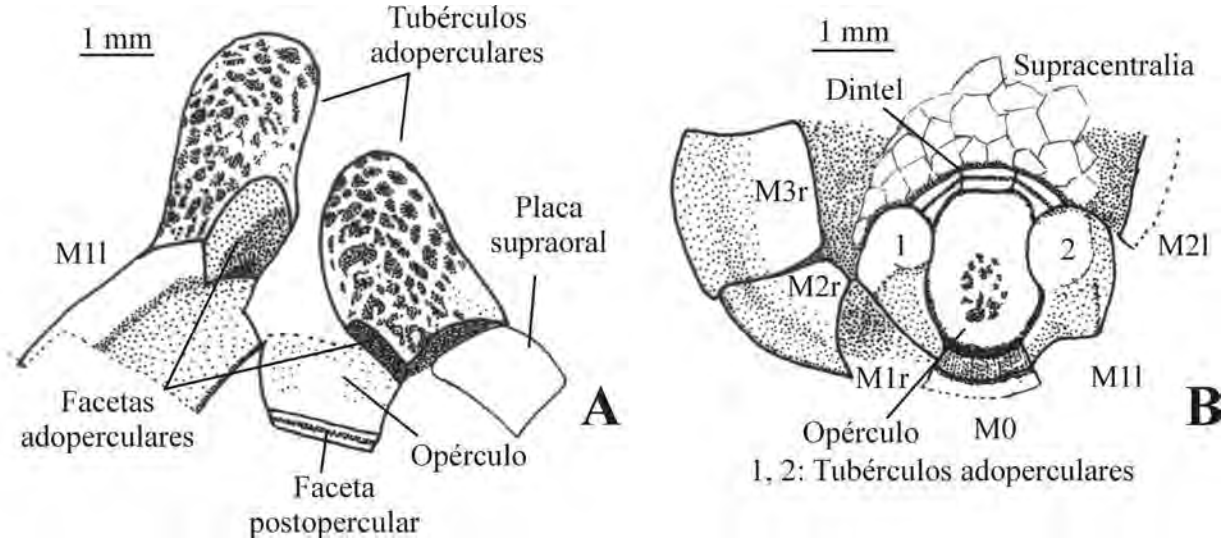


Figura 7.2.4. Dibujos a cámara clara de detalle de las estructuras relacionadas con la zona opercular, realizados a partir de los moldes de látex. A: Detalle de la parte posterior de los tubérculos adoperculares. En ellos se observan las facetas adoperculares muy desarrolladas que permiten el anclaje de las placas post-operculares izquierda y derecha del dintel. También se observa la faceta postopercular de articulación del opérculo al dintel. Ejemplar MPZ 2006/15. B: Se observa el opérculo en posición anatómica unido al dintel en su parte posterior. Las placas postoperculares del dintel se articulan con los tubérculos adoperculares. Ejemplar MPZ 2006/16.

Figure 7.2.4. Camera lucida drawings (made after latex casts) of structures related to the opercular area. A: View of the adopercular processes. They show well developed, adopercular facets which allow postopercular plates to attach. Specimen MPZ 2006/15. B: the operculum appears as in anatomical position, and is bound with the lintel along the posterior margin. The postopercular plates of the lintel articulate with the adopercular processes. Specimen MPZ 2006/16.

está incompleta y sólo se conserva la parte proximal en uno de los ejemplares (MPZ 2006/ 16). Se articula al *cinctus* mediante dos placas basiesfenoides y una mesoesfenoide. Las basiesfenoides son mucho más anchas que largas, con una relación longitud/anchura de 2.3 que es observable en la basiesfenoide izquierda del ejemplar MPZ2006/ 16. Además, se encuentran ligeramente arqueadas hacia la parte posterior.

Discusión

Dentro de la familia Gyrocystidae existen dos géneros, *Gyrocystis* con varias especies y *Progyrocystis*, cuya única especie es *P. disjuncta* Friedrich, 1993. Sus principales diferencias son: el *cinctus* de *Progyrocystis* aparece abierto por las placas marginales, mientras que en *Gyrocystis* está cerrado (esto es observable sólo en la cara ventral); el dintel de *Gyrocystis* está bien definido y presenta tres (o más raramente cuatro) placas postoperculares y el de *Progyrocystis* al menos cinco (según la reconstrucción de Friedrich, 1993, pag. 102, fig. 12). El material aquí estudiado se atribuye al género *Gyrocystis* por la morfología del dintel (compuesto por tres osículos postoperculares) y la presencia de placas supracentrales con un tamaño relativo mayor de las que muestra *Progyrocystis*.

Comparación

Se ha comparado el material con otros cincta, preferentemente de la familia Gyrocystidae. Los tubérculos adoperculares tan desarrollados hacen que *Gyrocystis* sp. L se aleje mucho de taxones como *G. platessa* Jaekel, 1918, *G. testudiformis* Friedrich, 1993, *G. erecta* Friedrich, 1993 o *G. cruzae* Gil-Cid y Domínguez, 1995a. Únicamente *G. badulesiensis* Friedrich, 1993 podría llegar a tener unos tubérculos adoperculares tan prominentes, aunque el taxón descrito aquí se diferencia bien de esta especie en la forma de anclaje del opérculo a las placas postoperculares y en la forma general de las marginales.

Tubérculos adoperculares tan desarrollados se observan en taxones como *Elliptocinctus barrandei* (Munier-Chalmas and Bergeron, 1889) o *Elliptocinctus vizcainoi* Friedrich, 1995, incluidos en la familia Sucocystidae por Friedrich (1993) y en Gyrocystidae por Sdzuy (1993). *Gyrocystis* sp. L se diferencia bien de las especies del género *Elliptocinctus*, entre otras cosas, por el número de placas marginales, once en *E. vizcainoi* Friedrich, 1995, doce en *E. barrandei* (Munier-Chalmas & Bergeron, 1889) y diez en *Gyrocystis* sp. L.

Existen características suficientes (como los grandes tubérculos adoperculares o el complejo portaopercular) para pensar que *Gyrocystis* sp. L podría tratarse de una especie nueva de cincta, sin embargo, la escasez de material, así como la no conservación de algunas partes como la superficie ventral, aconsejan clasificarlo, de momento, en nomenclatura abierta.

7.2.4. Interpretación de las partes blandas

Entre los fósiles estudiados se pueden observar ciertas estructuras que pueden indicar la posición de algunas partes blandas en los organismos vivos, tales como músculos, ligamentos u órganos internos. El reconocimiento e interpretación de estas estructuras permite la reconstrucción de la anatomía interna, lo que ha supuesto en el estudio de los carpoideos un punto de discusión importante. En la cara interna de la unión entre las placas M5r y M4l existe una fuerte depresión, también presente en otros cincta como por ejemplo *Trochocystites bohemicus* Barrande, 1887 o *Sucocystis undata* Friedrich, 1993, entre otros. Esta depresión en forma de embudo podría tratarse de una impresión debida a la inserción de los músculos de la faringe (*cf.* Domínguez, 1999). Según la hipótesis de este autor, la cavidad corporal de los cincta estaría ocupada por una gran faringe que captaría las partículas nutritivas. La contracción de este paquete muscular comprimiría la faringe, deformaría la teca y expulsaría el agua a través del opérculo. La relajación de estos músculos permitiría la recuperación elástica de la teca y la succión de gran cantidad de agua para captar las partículas nutritivas (*cf.* Sdzuy, 1985; Friedrich, 1993; Domínguez, 1999).

Los márgenes laterales de las placas supracentrales no son rectos sino que presentan una acanaladura. Esta acanaladura podría

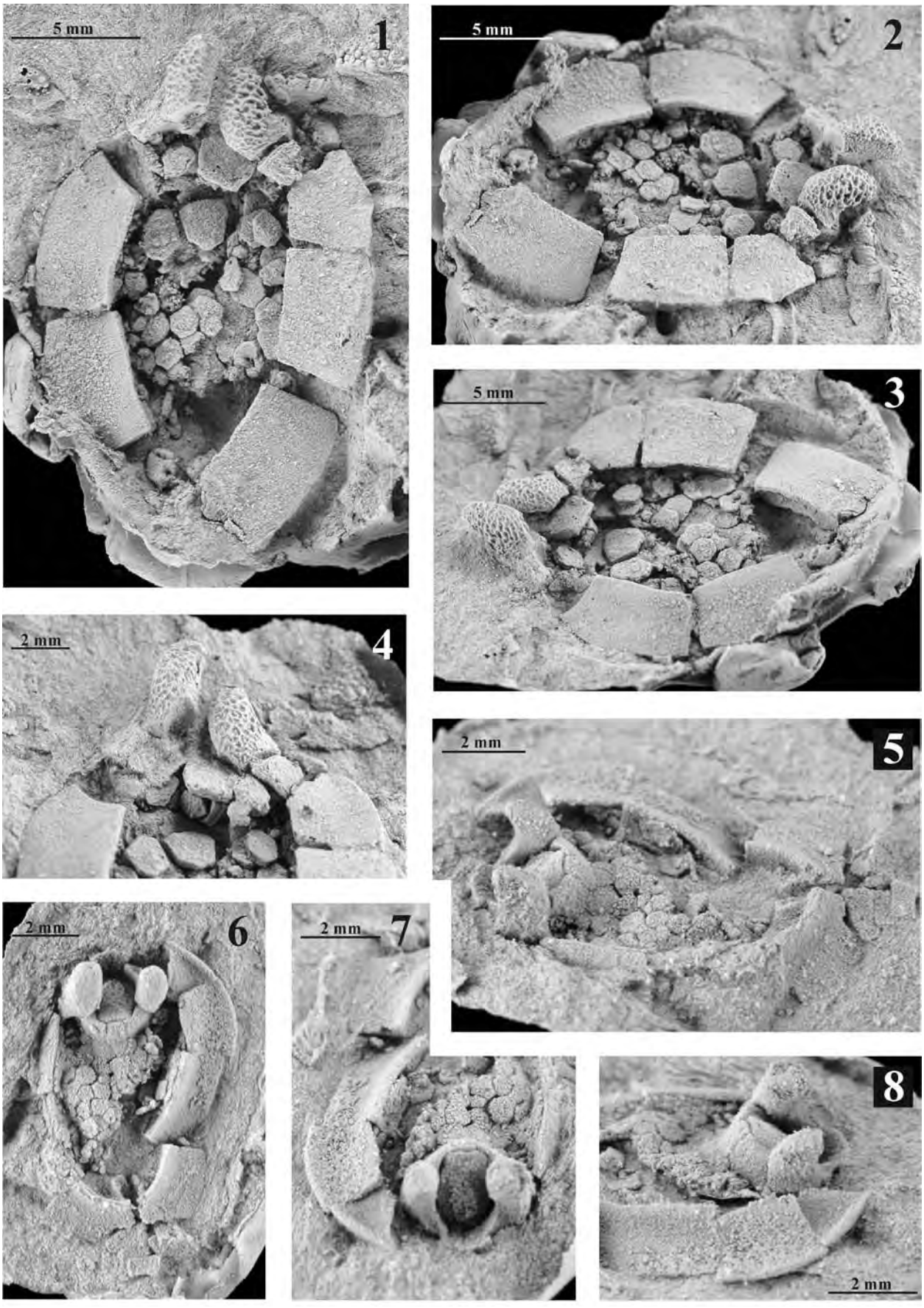

5 mm
1
5 mm
2
5 mm
3
2 mm
4
2 mm
5
2 mm
6
2 mm
7
8
2 mm

Figura 7.2.5. *Gyrocystis* sp. L. 1-4, ejemplar MPZ2006/15; 1, vista dorsal de una teca casi completa, en ella se observa el marco de placas marginales que está incompleto en la parte posterior; en la parte anterior se observan los tubérculos adoperculares y entre ellos la parte posterior del opérculo; 2, vista oblicua derecha de la teca, en la zona anterior derecha se observa la placa supraoral que se articula al tubérculo adopercular derecho y a la placa M2r del cinctus; 3, vista oblicua izquierda de la teca; 4, detalle de la parte posterior de los tubérculos adoperculares, se observa la faceta adopercular grande, profunda y ovalada en el tubérculo adopercular izquierdo, que permitiría el anclaje de la placa postopercular izquierda del dintel.; además, se aprecia la ornamentación en forma de enrejado de los tubérculos adoperculares y la faceta de articulación postopercular. 5-8, ejemplar MPZ2006/16); 5, vista lateral izquierda de una teca casi completa donde se observan los prominentes tubérculos adoperculares; 6, vista dorsal de la teca de un cincta donde se observa la mayor parte del cinctus y la parte anterior de la estela; la supracentralia aparece parcialmente completa en su parte anterior, el complejo portaopercular aparece conservado de manera excepcional; 7, detalle frontal del complejo portaopercular excelentemente conservado, se aprecia la articulación del opérculo al dintel y de éste a los tubérculos adoperculares; la zona ambulacral está rota por lo que no se observan los surcos epitecales; 8, detalle en vista oblicua derecha del complejo portaopercular y de parte de la teca.
Todas las fotografías están realizadas a partir de réplicas en látex de los ejemplares que han sido blanqueadas mediante cloruro de amonio

Figure 7.2.5. *Gyrocystis* sp. L. 1-4, specimen MPZ 2006/15; 1, almost complete theca in dorsal view (the frame of marginal plates –or cinctus– is uncomplete on its rear part; the two adopercular processes are shown on the anterior part, and the rear end of the operculum is visible between them); 2, right, oblique view of the theca (the supraoral plate, shown on the right, anterior part, articulates to the right adopercular process and to the plate M2r of the cinctus); 3, left, oblique view of the theca; 4, detail of the rear part of the adopercular processes (the big, deep and oval adopercular facet of the left process –permitting to attach to the left postopercular plate of the lintel– is shown; moreover, the cancellate ornamentation of the adopercular processes and the articulating postopercular facet is shown). 5-8, specimen MPZ 2006/16; 5, left, side view of the almost complete theca where the prominent adopercular processes are visible; 6, dorsal view of the theca showing a major part of the cinctus, the anterior part of the stele, the supracentralia (well preserved only on its anterior part) and the exceptionally preserved porta-operculum complex; 7, detail of the porta-operculum complex in frontal view (articulation of the lintel with both the operculum and the adopercular processes is shown); since the anterior area is broken, marginal grooves are not visible; 8, detail in oblique view of the porta-operculum complex and part of the theca.
All photographs are taken on ammonium chloride-whitened, latex casts.

estar ocupada en vida por ligamentos o algún tipo de tejido. De esta manera, el tegumento supracentral sería flexible y podría contraerse o distenderse en función de la acción de los músculos faríngeos y de la cantidad de agua absorbida. Esto estaría de acuerdo con la interpretación paleobiológica que sugieren autores previos (Sdzuy, 1985; Friedrich, 1993; Domínguez, 1999) para estos organismos.

En uno de los ejemplares estudiados (MPZ 2006/15) se observa el opérculo desarticulado. En la parte anterior, y coincidiendo con la parte que se articula con las placas postoperculares, se observa una acanaladura (faceta postopercular). Ésta podría estar ocupada en vida por un ligamento que permitiera el movimiento del opérculo. En este mismo ejemplar se observan facetas adoperculares en la base de los tubérculos adoperculares que podrían estar cubiertas en vida por ligamentos, permitiendo la articulación con el dintel (Fig. 7.2.4A).

7.2.5. Interpretación funcional del opérculo

Los cincta presentan tres aberturas principales en la teca (Fig. 7.2.6). La primera, que da paso a la cámara distal, está cubierta por una gran placa de morfología ovalada llamada opérculo y aparece localizada en el plano sagital, zona anterior, y sobre la placa M0. La segunda se sitúa en la parte superior anterior izquierda, al final de una pirámide compuesta por pequeñas plaquitas, y la tercera en la parte frontal derecha entre las placas M1r y M2r. Existe una cuarta abertura situada en la unión de la supracentralia con el *cinctus*, en la parte superior derecha de la supracentralia tras la placa supraoral y que es interpretada como gonoporo-hidroporo (Friedrich 1993, Domínguez, 1999)

La primera abertura se interpreta como una abertura anal (Ubaghs, 1967; Parsley, 1999), una hendidura branquial (Domínguez, 1999; Jefferies *et al*. 1996) o como la abertura principal del atrio (Smith, 2005). Lo que parece estar claro es que la mayoría de los autores proponen que su función pudiera ser la de expeler el agua sobrante del interior de la teca (Friedrich, 1993; Sdzuy, 1993; Domínguez, 1999; Smith, 2005). La segunda, situada al final de una gran pirámide, es interpretada como una gonopirámide (Parsley, 1999) o una verdadera pirámide anal (Friedrich, 1993; Sdzuy, 1993, Domínguez, 1999, Smith, 2005). Esta estructura, en la mayoría de los casos, no se conserva porque durante el enterramiento las placas supracentrales colapsan sobre las infracentrales y se desarticula fácilmente en el proceso. No obstante, en ejemplares muy

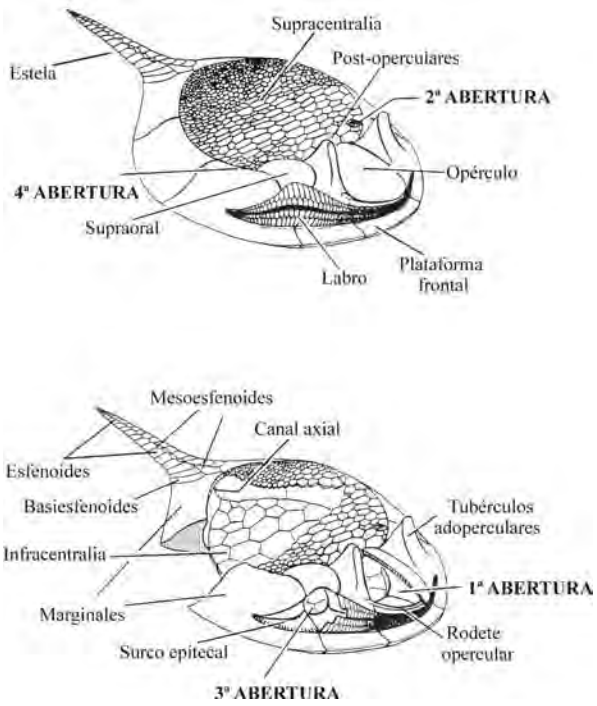


Figura 7.2.6. Dibujo de un cincta donde aparece la posición de las principales aberturas en la teca. Modificado de Gil-Cid y Domínguez (1995b).
Figure 7.2.6. Location of main apertures in the theca of a schematic cincta (modified from Gil-Cid and Domínguez Alonso, 1995b).

bien conservados (Ubaghs, 1967, 570, fig. 367-1; Sdzuy, 1993, p. 203, lám. 1, fig. 3) se observa que presenta una forma idéntica a las pirámides anales encontradas en diferentes grupos de equinodermos (Smith, 2005).

La mayoría de los autores están de acuerdo en que la boca coincidiría con la tercera abertura (Bather, 1913; Jaekel, 1900, 1918; Gislén, 1930; Nichols, 1972; Jefferies, 1990; Friedrich, 1993; Sdzuy, 1993; Domínguez, 1999; Parsley, 1999). Sobre la cuarta abertura, Smith (2005) plantea dudas incluso de su existencia, aunque para otros autores su existencia es real y se continúa interiormente con una serie de acanaladuras en la superficie interna del cinctus. Friedrich,

(1993), Jefferies *et. al*., (1996) y Domínguez (1999) la consideran como un hidroporo-gonoporo.

Considerando que la función de la primera abertura es la de una válvula de descarga de agua, independientemente de que se trate de una hendidura branquial o de la abertura del atrio, y la tercera la boca, la posición de vida de los cincta sería con la cara inferior apoyada sobre el sustrato y la estela dirigida en dirección opuesta a las corrientes. La funcionalidad de esta disposición ha sido demostrada gracias a experimentos realizados en canales hidraúlicos (Friedrich, 1993), en los que se observa cómo flujos de agua cargada de partículas se detienen al llegar a la supracentralia y las partículas en suspensión caen verticalmente por pérdida de la capacidad de carga, hacia la zona anterior donde se encuentra la boca. Esta disposición frente a las corrientes y el sustrato sugiere que estos organismos eran filtradores en los que parte del intestino funcionaba como una enorme faringe (Sdzuy, 1985; Domínguez, 1999; Smith, 2005), siendo su modo de vida análogo a los tunicados solitarios actuales (Sdzuy, 1985; Smith, 2005).

A grandes rasgos, el mecanismo de alimentación de los cincta sería el de inhalar agua por la boca hasta que la faringe estuviera llena. Los cincta más derivados, como el que se estudia en este trabajo, presentan un ambulacro izquierdo muy corto que seguramente tuvo poca funcionalidad a la hora de captar la comida y llevarla hacia la boca. Sin embargo funcionaría de manera eficaz canalizando el flujo de agua hacia esta abertura. El labro,

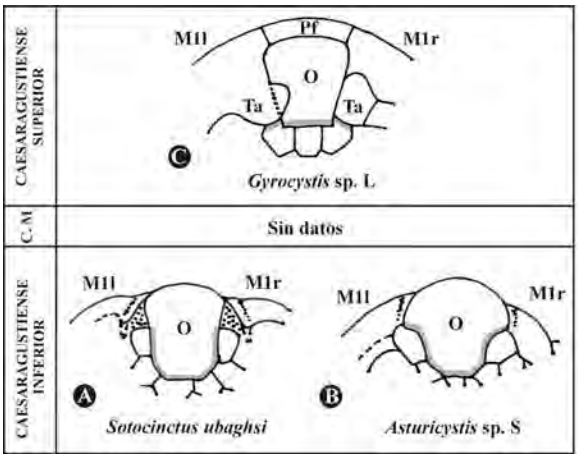


Figura 7.2.7. Interpretación de la articulación del dintel al opérculo. Ejemplares A y B correspondientes a *Sotocinctus ubaghsi* y *Asturicystis* sp. S (modificado de Sdzuy 1993). Ejemplar C correspondiente a *Gyrocystis* sp. L. En color gris aparece la zona de articulación. Se observa como en los dos primeros la superficie articular ocupa la mitad del margen del opérculo por lo que esta estructura tendría una movilidad limitada. En el ejemplar C, la articulación se restringe al margen posterior del opérculo con las tres placas postoperculares. Además las dos placas postoperculares laterales izquierda y derecha se articulan con los tubérculos adoperculares que presentan unas facetas adoperculares muy desarrolladas. Esto permitiría una gran movilidad del opérculo. O: Opérculo, Pf: Plataforma frontal, Ta: Tubérculo adopercular.

Figure 7.2.7. Interpretation of articulation of the lintel with the operculum. Cases shown in A and B belong respectively to *Sotocinctus ubaghsi* and *Asturicystis* sp. S (modified from Sdzuy, 1993). Case shown in C, to *Gyrocystis* sp. L. The articulation area appears in grey colour. In A and B, the articulation surface (or postopercular facet) runs along half of the margin of the operculum, which in consequence must had only limited mobility. In C, the articulation surface is restricted to the rear margin of the operculum with the three postopercular plates; moreover, the right and left postopercular plates articulate with the respective adopercular processes (which show pronounced adopercular factes). Such constructional design of the operculum must have provided a much higher mobility to it. O: operculum; Pf: outer edge of the cinctus ("marginale Lippe"); Ta: adopercular process ("suroperculare Fortsätze").

que se encarga de cubrir los ambulacros mediante una serie de filas de placas muy pequeñas, sería seguramente una estructura de protección que impediría en paso de grandes partículas hacia la boca que pudieran dañar al organismo. El aumento de presión en la faringe, causado por la compresión de la musculatura faríngea, produciría la abertura del opérculo y la expulsión del agua sobrante. En este mecanismo, la morfología del complejo portaopercular, compuesto por el opérculo, el porta, las facetas de los tubérculos adoperculares y el dintel, juega un papel fundamental.

El estudio, en este trabajo, de un cincta con el complejo portaopercular extremadamente bien conservado, además de observaciones realizadas en material adicional en proceso de estudio y del material ya publicado por autores previos (principalmente Friedrich, 1993 y Sdzuy, 1993;), permite hacer algunas aproximaciones al funcionamiento del opérculo.

En el ejemplar (MPZ 2006/16) el opérculo (Fig. 7.2.7C) aparece en conexión anatómica. El dintel, compuesto por tres placas postoperculares, aparece unido a la parte posterior del opérculo de manera que el resto de éste queda libre. Las dos placas postoperculares laterales aparecen fuertemente unidas a los dos tubérculos adoperculares de las placas M1r y M1l. La foseta de la articulación, situada en la cara interna de dichos tubérculos, es muy marcada, profunda y presenta una morfología ovalada. En este caso, el mecanismo de cierre del opérculo se produciría de manera similar al de una puerta, quedando la cámara distal totalmente cerrada. Ésta descripción y función del complejo portaopercular sería válida, con diferentes modificaciones, para la mayoría de las especies conocidas de cincta pero no para los cincta primitivos (Sdzuy, 1993).

Sdzuy (1993) realiza un análisis muy detallado del opérculo en *Asturicystis* Sdzuy, 1993 (Fig. 7.2.7B) y *Sotocinctus* Sdzuy, 1993 (Fig. 7.2.7A), los cincta más antiguos conocidos hasta el momento. Ambos géneros presentan un opérculo que aparece unido a las placas postoperculares en la parte anterior y gran parte del lateral (Sdzuy, 1993, text-figs. 1, 2).

En estos casos la unión se hace mediante, al menos, seis placas postoperculares y no tres como en el caso estudiado. Esto hace que los opérculos en los cincta más antiguos tengan una menor libertad de movimiento, ya que aparecen articulados en una mayor porción. Sdzuy (1993) soluciona la falta de movilidad sugiriendo que la supracentralia debería ser flexible para permitir la apertura del opérculo.

En el cincta MPZ 2006/16 parece ser que el opérculo presentaría una mayor libertad de movimiento que en *Asturicystis* o *Sotocinctus*, al estar articulado únicamente en su parte posterior. Esto seguramente se traduciría en una mayor movilidad del opérculo y un incremento de las tensiones sobre el dintel. Para soportarlas, este cincta desarrolla un dintel que parece ser muy rígido, además de fuertes articulaciones de las placas postoperculares laterales con los tubérculos adoperculares.

Una vez comparados los complejos portaoperculares de los diferentes cincta, se puede suponer que la reducción del número de placas postoperculares ancladas al opérculo, el desarrollo de un dintel más rígido y la presencia de grandes fosetas articulares en la cara interna de tubérculos adoperculares, que son extremadamente desarrollados, podrían estar relacionados con una mayor movilidad del opérculo y el soporte de la tensión asociada a dicho movimiento. Todas estas características permitirían una mayor eficacia en el proceso de expeler el agua y podrían ser consideradas como apomorfías en la historia evolutiva de la clase Cincta.

7.2.6. Conclusiones

El estudio de nuevo material de cincta procedente de Los Barrios de Luna (Cordillera Cantábrica, norte de España) permite identificar la presencia del género *Gyrocystis* en el Cámbrico Medio (Languedociense inferior) de la Formación Oville. Tras el estudio de la morfología funcional del complejo portaopercular, se concluye que *Gyrocystis* sp. L presentaba un movimiento del opérculo muy eficaz. Éste se conseguía mediante una articulación restringida a la parte posterior del opérculo (únicamente en tres placas postoperculares), el desarrollo de un dintel rígido y la presencia de grandes fosetas articulares en la cara interna de los tubérculos adoperculares. Todas estas características permitirían una mayor eficacia en el proceso de expeler el agua y podrían ser consideradas como apomorfías en la historia evolutiva de la clase Cincta. No se descarta que tal configuración desembocara, con el tiempo, en una función de propulsión a chorro, ya planteada por Bonik *et al.* 1978, mecanismo propuesto por Domínguez (1999) para los carpoideos ctenocistoideos.

Agradecimientos

Nuestro más sincero agradecimiento al Dr. R. P. S. Jefferies (Natural History Museum, Londres), siempre dispuesto a discutir numerosos aspectos sobre los cincta y a enseñarnos a mirar más allá de su extraña morfología externa. A D. Fernando Gracia Sevilla que donó amablemente los cincta estudiados en este trabajo al Museo Paleontológico de Zaragoza (Universidad-Gobierno de Aragón). Un especial agradecimiento a los revisores Dr. Lefebvre (Université Claude Bernard, Lyon, Francia) y Dr. Reimund Haude (Universität Göttingen, Alemania), cuyos comentarios y sugerencias han ayudado a mejorar notablemente este manuscrito. A la Dra. Sánchez por sus correcciones editoriales pertinentes. Este trabajo es una contribución al Proyecto Consolíder CGL2006-12975/BTE ("MURERO") del Ministerio de Educación y Ciencia de España, y al Grupo Consolidado E-17 ("Patrimonio y Museo Paleontológico") de la Consejería de Ciencia, Tecnología y Universidad del Gobierno de Aragón. S. Zamora goza de una beca predoctoral financiada por el Departamento de Ciencia, Tecnología y Universidad del Gobierno de Aragón. Agradecer también la colaboración del servicio de fotografía paleontológica de la Universidad de Zaragoza, por sus fotografías sobre el material.

7.3

Un nuevo equinodermo basal del Cámbrico Medio de España: Implicaciones paleobiológicas de un cincta muy asimétrico.

Título original: A new Middle Cambrian stem-grup echinoderm from Spain: Palaeobiological implications of a highly asymmetric cinctan.

Año: 2008

Referencia: Acta Paleontologica Polonica 53 (2), 207-220. .

Autores: **Samuel Zamora** , Andrew B. Smith

Resumen: En este trabajo se describe un nuevo equinodermo basal (cincta) perfectamente conservado clasificado como *Lignanicystis barriosensis* n. gen. n. sp. procedente del Cámbrico Medio de Los Barrios de Luna (León, Norte de España). Este cincta es el único en desarrollar una teca muy asimétrica con túmulos ventrales que permiten elevar la teca sobre el sustrato. Existen cuatro tipos de aberturas principales en la teca que son interpretadas como boca, ano, abertura atrial y una alineación de poros suturales de función incierta. Al contrario que otros cincta *Lignanicystis* presenta una forma muy asimétrica convergente con otro grupo de carpoideos, los cornuta. Al igual que en los cornuta la teca está también elevada sobre el sustrato para permitir el paso de flujos de agua por debajo de ella. En ambos casos se trata posiblemente de una adaptación a vivir en zonas con flujos de agua muy energéticos.

A new Middle Cambrian stem-group echinoderm from Spain: Palaeobiological implications of a highly asymmetric cinctan

Samuel ZAMORA[a], Andrew B. SMITH[b]

[a] Área y Museo de Paleontología, Departamento de Ciencias de la Tierra, Universidad de Zaragoza, E-50009 Zaragoza, Spain; [samuel@unizar.es]

[b] Department of Palaeontology, The Natural History Museum, Cromwell Road, London SW7 5BD, UK. [a.smith@nhm.ac.uk]

Abstract. A new exquisitely preserved stem group echinoderm (cinctan), *Lignanicystis barriosensis* gen. et sp. nov. is described from the Middle Cambrian of Los Barrios de Luna, North Spain. This displays a unique asymmetrical body plan with ventral projecting nodes that raised the lower surface above the substratum. There are four openings through the body wall:- mouth, anus, atrium and an aligned row of sutural pores of uncertain function. Unlike other cinctans, *Lignanicystis* has a strongly asymmentrical shape convergent with that of some cornute carpoids. Like cornutes, the test is also elevated above the substratum to allow water flow beneath the theca. In both cases this is probably an adaptation to life in higher water flow regimes.

Key words: Echinodermata, Cambrian, Homostelea, carpoids, palaeobiology

7.3.1. Introduction

In the Lower Palaeozoic a group of problematic fossils termed carpoids have long intrigued palaeontologists. These have a multiplated skeleton constructed of calcite with a very distinctive microstructural arrangement termed stereom. The genes responsible for stereom are unique to echinoderms amongst living phyla (Bottjer *et al.,* 2006). However, carpoids differ from all living echinoderms in lacking any trace of radial symmetry, and have a strange anatomy that has been interpreted in several contrasting ways. Furthermore, some carpoids also appear to lack ambulacra, one of the defining features of crown group echinoderms. For these reasons carpoids have proved contentious.

There are four major groups of carpoids: stylophorans, ctenocystoids, cinctans and solutes, all of which remain somewhat enigmatic. Cinctans, the subject of this paper, are known only from the Middle Cambrian. They are generally small and shaped like a tennis racquet with a plano-convex body (theca) and a posterior appendage (stele). A ring of large marginal plates forms a stout frame (cinctus) to the theca. Inside this frame the body is enclosed by dorsal and ventral plated integuments composed of small, tesselated plates. The body is pierced by several openings, some passing through the marginal frame, others through the dorsal integument. An asymmetrical pair of grooves leads into one of the marginal openings that is commonly assumed to be the mouth.

The first cinctan was described by

Barrande in 1887 from the Middle Cambrian of the Czech Republic (Barrande, 1887). He considered them to be primitive stalked echinoderms. However, as they became better known and the uniqueness of their anatomical organization began to be appreciated, they were first raised to ordinal level within the class Carpoidea (Jaekel, 1918) then elevated to their own subclass then class Homostelea (Gill and Caster, 1960; Ubaghs, 1968). Friedrich (1993) has provided a detailed review of the nomenclatorial history of the Carpoidea and resurrected the name Cincta Jaekel, 1918 for this group. Currently there are 12 genera and 24 species of cinctans, all from the Middle Cambrian of Western Gondwana, Avalonia and Siberia (Friedrich, 1993, 1995; Sdzuy, 1993; Fatka and Kordule, 2001; Rozhnov, 2006). Friedrich (1993) and Sdzuy (1993) have all published detailed descriptive studies of the group and both accepted cinctans to be primitive echinoderms.

Because of their unusual morphology, the phylogenetic relationships of cinctans have been much debated. They have variously been interpreted as primitive, pre-radiate stem-group echinoderms (Bather, 1930; Ubaghs, 1971, 1975; Jefferies *et al.,* 1996; Smith, 2005), as stem-group Hemichordata (Domínguez and Jefferies, 2005), or as unusual eocrinoid echinoderms that have secondarily lost their pentamery (David *et al*., 2000). Nor is there general consensus about their anatomy or mode of life, with the large opening at the anterior being interpreted as a mouth (e.g. Termier and Termier, 1973), anus (e.g. Ubaghs, 1968) or atrial opening to a pharyngeal chamber (e.g. Bonik *et al*., 1978; Friedrich, 1993; Smith, 2005). The most widely held current view is that cinctans were active suspension feeders with their ventral surface resting on the sea floor, and with their slightly flexible appendage, upstream of the body, acting as an anchor in soft substrata (Friedrich, 1993). Cinctans probably fed by filtering out fine particles through some form of pharyngeal basket, in an analogous way to extant tunicates (Bonik *et al*., 1978; Sdzuy, 1985; Smith, 2005).

New, excellently preserved material of a new species of cinctan, *Lignanicystis barriosensis* gen. et sp. nov., has been collected from the late Middle Cambrian of Spain and provides new information on the morphology and palaeobiology of this enigmatic group. This new cinctan genus is unusual in having a highly asymmetrical theca, convergent in overall shape with cothurnocystid and ceratocystid stylophoran carpoids. This raises the prospect that all three taxa were adapted for a similar mode of life and it is worth examining from a functional morphological perspective, what this might have been. Here we first describe the morphology of this new cinctan and then consider what it tells us about cinctan palaeobiology.

7.3.2. Geological setting

All the specimens of *Lignanicystis barriosensis* gen. et sp. nov. were collected from outcrops around the village of Los Barrios de Luna in the Cantabrian Mountains, North Spain, about 50 km northwest of the city of León (Fig. 7.3.1). The Cambrian rocks cropping out here range from the early to late

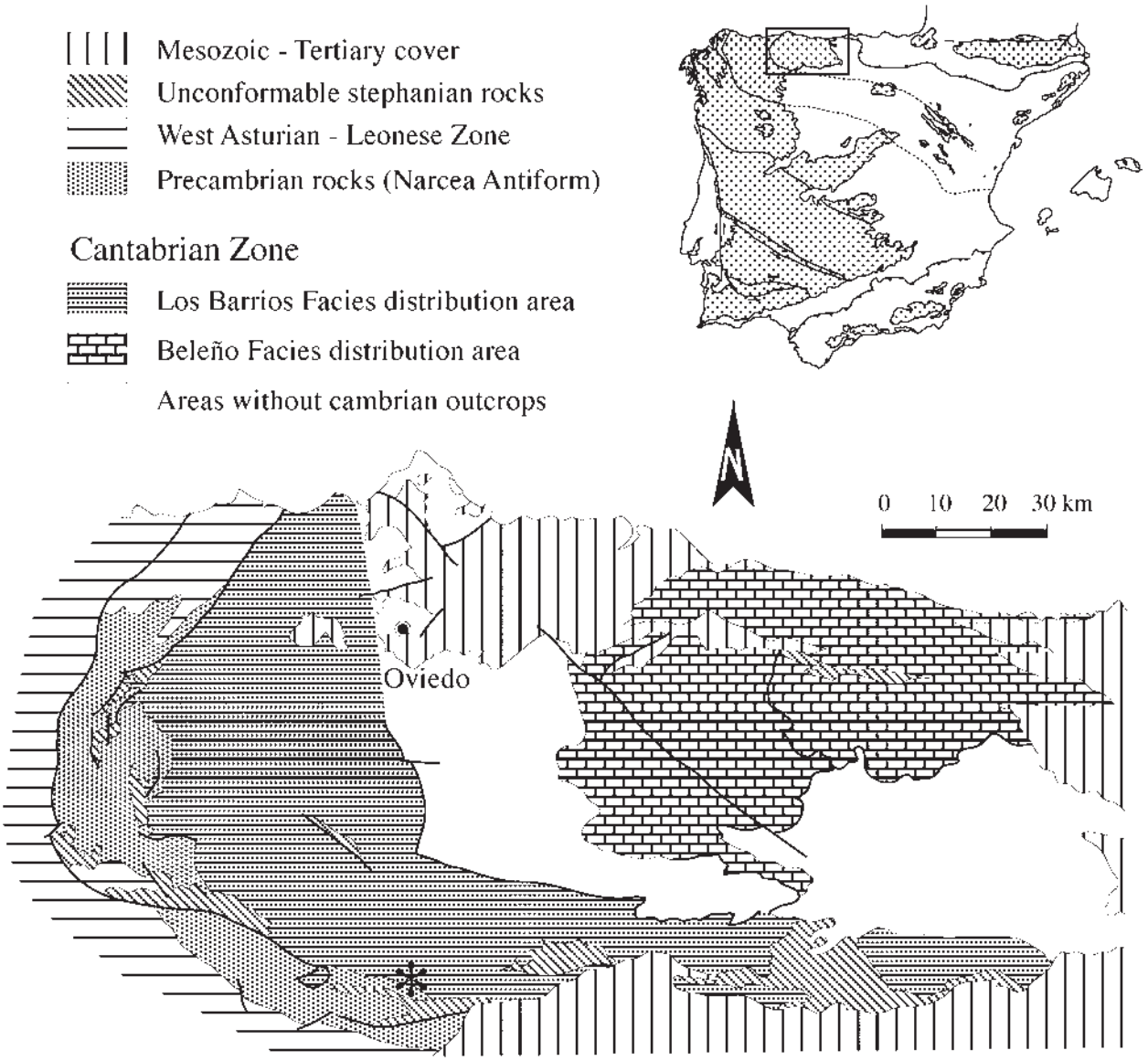


Fig. 7.3.1. Geological setting of the section studied in Los Barrios de Luna (North Spain). After Sdzuy and Liñán (1993).

Cambrian in a continuous section called Los Barrios de Luna 1 (BL-1). They were deposited under marine conditions in the western margin of Gondwana. The Lower Cambrian Herrería Formation is a siliciclastic succession that discordantly overlies the Upper Proterozoic Mora Formation. Above this come the Láncara (150 m, Lower-Middle Cambrian) and Oville (413 m, Middle Cambrian) Formations, the former comprising a monotonous succession of purple carbonates ("griotte facies") and the latter a siliciclastic succession of shales and sandstones divided into three members (called Genestosa, Adrados and La Barca). The highest Cambrian rocks comprise the Barrios Formation (Middle Cambrian-Lower Ordovician), a siliciclastic sequence deposited in very deep-water conditions. A more detailed account of the stratigraphy of this section has been given by Aramburu *et al*. (2006).

The Láncara Formation is very

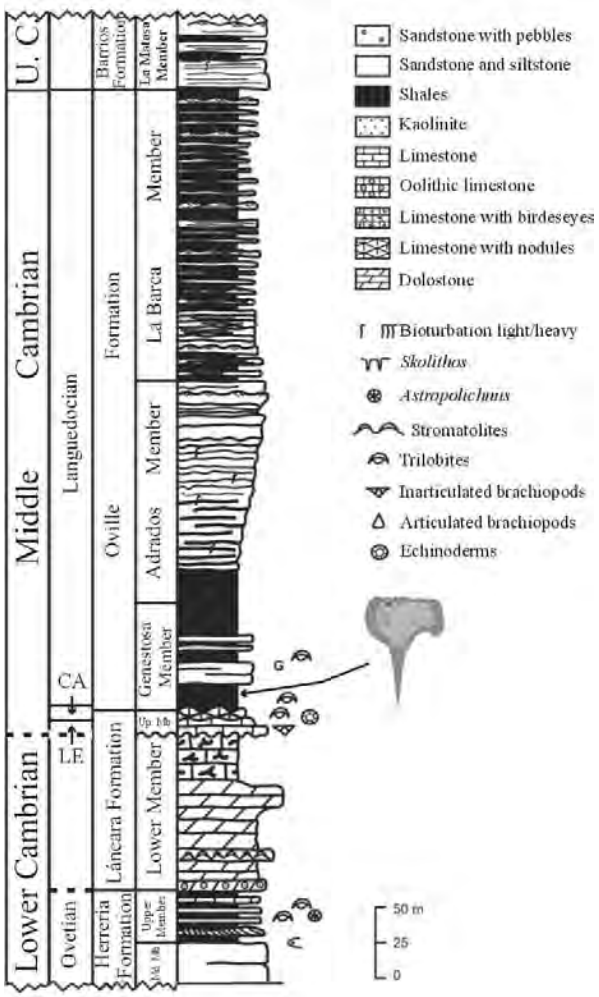


Fig. 7.3.2. Stratigraphic section at locality Barrios de Luna BL1 showing the horizon from which *Lignanicystis* was recovered. From Aramburu *et al*. (2006) , inspired in Zamarreño (1972) and Aramburu (1989).

fossiliferous but echinoderms are rare and only isolated cinctan plates have been found, whereas the Oville Formation is very rich in trilobites, brachiopods and echinoderms (Sdzuy, 1961). Echinoderms recorded from the Oville Formation include the eocrinoid *Ubaghsicystis segurae* Gil-Cid and Domínguez, 2002, undescribed cinctans, and *Gyrocystis* sp. Zamora *et al*., 2007b. All these echinoderms are well preserved and usually articulated or partially articulated. The new cinctan described here comes from a thin level of siltstone at the base of the Genestosa Member of the Oville Formation (Fig. 7.3.2) where the only fossils are trilobites belonging to the species *Bailiella barriensis* and trace fossils. This horizon belongs to the *Solenopleuropsis thorali* Zone, Lower Languedocian (early Middle Cambrian). The lithofacies and palaeontological evidence suggests a relatively shallow sublittoral environment of low to moderate energy, sporadically affected by storms. The presence of key trilobite taxa and archaeocyathans suggest a subtropical palaeolatitude (Courjault-Radé *et al*., 1992; Gozalo *et al*., 2003).

7.3.3. Systematic palaeontology

Cincta Jaekel, 1918
Family Trochocystitidae Jaekel, 1900
Genus *LIGNANICYSTIS* nov.

Type species.- *Lignanicystis barriosensis* sp. nov.

Etymology.- Named in honour of Prof. Eladio Liñán (Universidad de Zaragoza, Spain) in recognition of a lifetime dedicated to the study of Spanish Cambrian fossils.

Diagnosis.- A cinctan whose theca is strongly asymmetrical in shape; anterior margin very wide and nearly straight; marginal plates M4r to M6r form an indented, bridge-like structure. Upper tegument of plates (supracentrals) differentiated into two discrete areas, the anterior central area formed of larger plates without pits or pores, the posterior and marginal areas of smaller plates with stellate ornamentation; an arc of small openings is developed towards the left side of the supracentralia separating

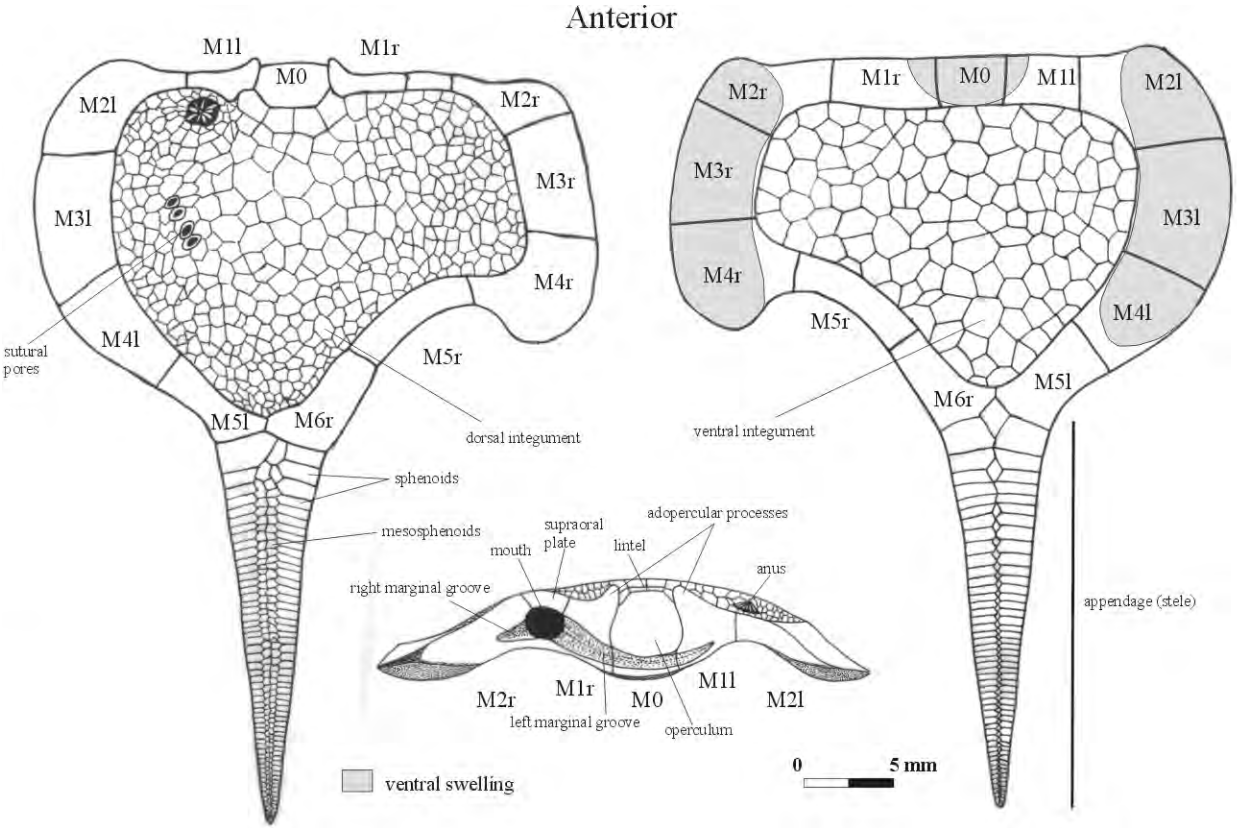


Fig. 7.3.3. Reconstruction of *Lignanicystis barriosensis* gen. et sp. nov. in dorsal, ventral and anterior position to show anatomical terms and orientation.

these two areas. Long left and very short right marginal grooves, extending from plate M1l to M2r. Marginal plates M4l and M4r are hatchet-shaped, which becomes especially pronounced in larger individuals..

Lignanicystis barriosensis sp. nov.
(Figs 7.3.3-10)

1993 n. g. n. sp. A, Friedrich, p. 126, fig. 19.

Etymology.- After Barrios de Luna (León, North Spain), the locality where the material was collected.

Types.- **Holotype,** Museo Paleontológico, Universidad de Zaragoza MPZ2007/776; paratypes MPZ2007/778-780, 784, 794, and 795.

Material and preservation.- Thirty four specimens (MPZ2007/776-809) in different states of preservation but fully articulated in many cases, suggesting rapid burial. They are preserved in siltstones as natural moulds coated with a very thin film of iron oxides. All fossils have been cast in latex prior to study.

Diagnosis.- As for the genus.

Stratigraphical occurrence.- Middle Cambrian, Lower Languedocian, Oville Formation, Genestosa Member (Fig. 7.3.2).

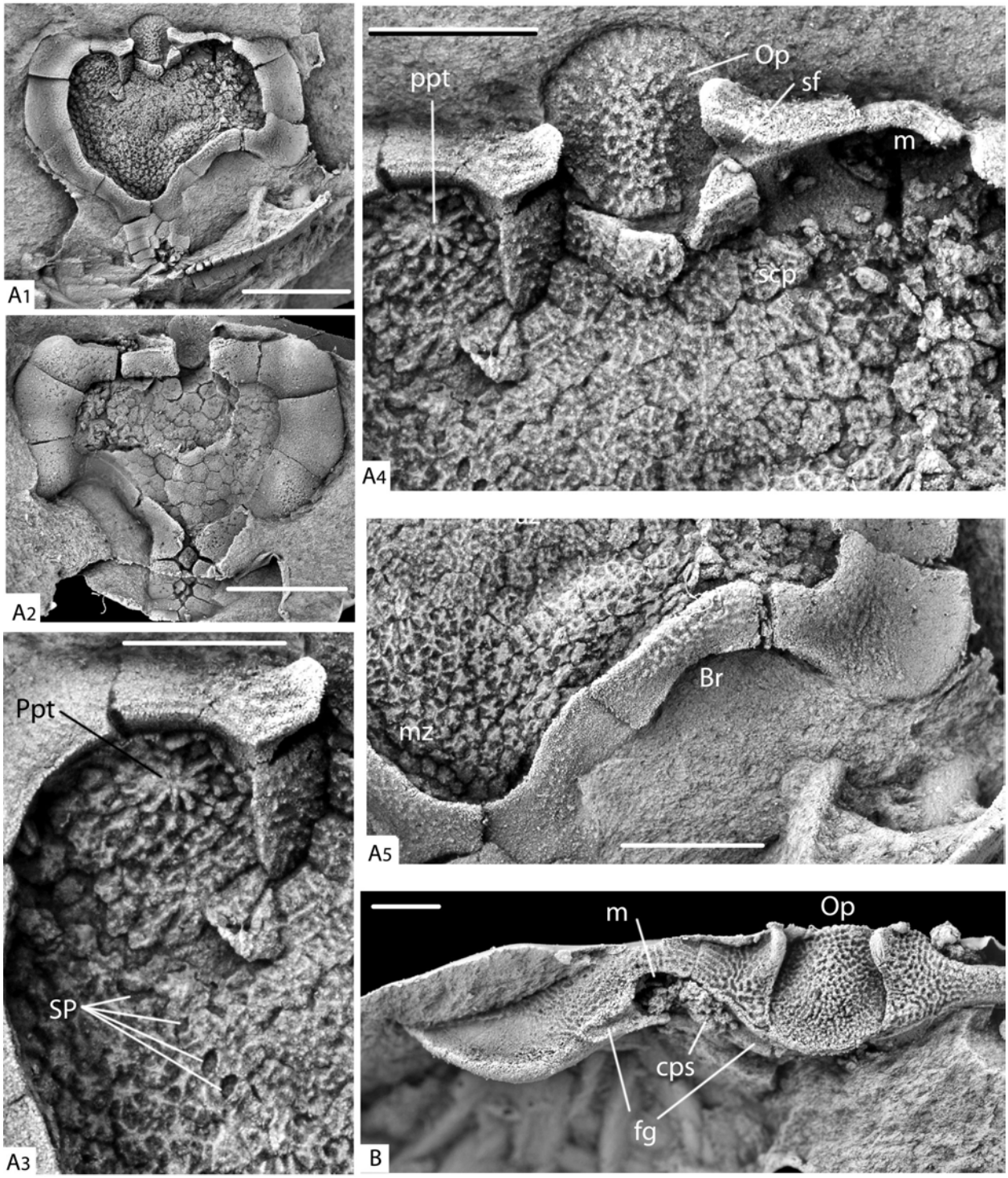


Fig. 7.3.4. *Lignanicystis barriosensis* gen et sp. nov. A, Holotype MPZ2007/776. A1, dorsal view; A2, ventral view; A3, detail of dorsal integument on left-hand side; A4, detail of anterior part of theca in dorsal view; A5, detail of posterior right-hand side of theca in dorsal view. B, Paratype MPZ2007/778: anterior of theca in lateral view. Abbreviations: az = anterior zone of dorsal plates; Br = bridge plate; cps = cover plates; fg = food grooves; m = mouth; mz = marginal zone of dorsal plates; Op = operculum; ppt = periproct; scp = supracentral plate; sf = suropercular facet; SP = sutural pore. All photographs are of latex casts taken from natural moulds. Scale bars = A1, A2 = 5 mm A3-A5 = 2 mm; B = 1 mm.

Description.- In the following description orientation and plate nomenclature follows Friedrich (1993) (see Fig. 7.3.3). Marginal plates are referred to with the letter M. The anterior marginal plate that coincides with the axial plane and which underlies the operculum is called M0. Marginal plates are then numbered successively around the margin towards the posterior appendage as M1r, M1l, M2r, M2l etc. with l and r indicating their position to the left or the right of the M0 plate in dorsal view.

Like all cinctans the body is composed of an anterior body, or theca, and a posterior appendage or stele. The theca is formed of a frame of stout marginal plates (the cinctus) which enclose dorsal and ventral plated surfaces. In *Lignanicystis* the shape of the theca is highly asymmetric compared to that in other species, with a large posterior embayment on the right-hand side of the stele (Figs 7.3.3, 4). The holotype (Fig. 7.3.4A) has a thecal length of 8.5 mm and a width of 12.5 mm. The stele is estimated to be approximately 11 mm in length. The largest theca (MPZ2007/777) is 14 mm in length and 19 mm in width.

Orifices. There are four different openings or sets of openings in *Lignanicystis*.

(1) In the anterior right side of the cinctus there is a small circular aperture that is located between the marginal plates M1r and M2r and covered dorsally by the supraoral plate (Text-figs 3, 4B). The opening is flattened dorso-ventrally and wider than tall in external view (*ca* 1.5 mm in width and 1.0 mm in height MPZ2007/778). The bounding marginal plates are thin so that the passageway through to the interior is short. On the interior ventral surface plates M1r ad M2r form a broad, expanded platform to the interior of the opening (Fig. 7.3.4A4). Externally, two marginal grooves lead into this aperture from left and right marginal plates. This we interpret as the mouth.

(2) There is a small cone of wedge-shaped plates towards the anterior left dorsal plated surface (Text-figs 7.3. 3, 4A3). It is 0.5-0.8 mm in diameter and composed of a single ring of about nine plates that radiate from a central point. Surrounding this cone is a narrow zone of small irregular plates. This conforms in shape and size to a periproct in crown group echinoderms.

(3) The largest aperture, termed the porta by Sdzuy (1993), lies at the anterior, passing through the marginal frame and coinciding with the axial plane. This opening is covered by a large, spoon-shaped plate called the operculum, and is bounded ventrally and laterally by marginal plates M0, M1l and M1r. The upper margin of the opening is bounded by four large plates of the dorsal tegument, which are not markedly differentiated from other tegumental plates (Fig. 7.3. 4A4). The large opercular plate, which in MPZ2007/779 measures 4.5 mm by 3.5 mm, fills the entire opening (Fig. 7.3. 4A4, B). It is smooth on its inner, concave face but ornamented with a coarse reticular stereom on its external, convex face (Fig. 7.3. 5B). Small swellings at the posterior corners of the plate probably mark articulation surfaces. Its placement and setting is such that it can only open outwards.

(4) Finally there is a uniserial row of small ovate openings lying towards the upper left side of the supracentral tegument (Text-figs

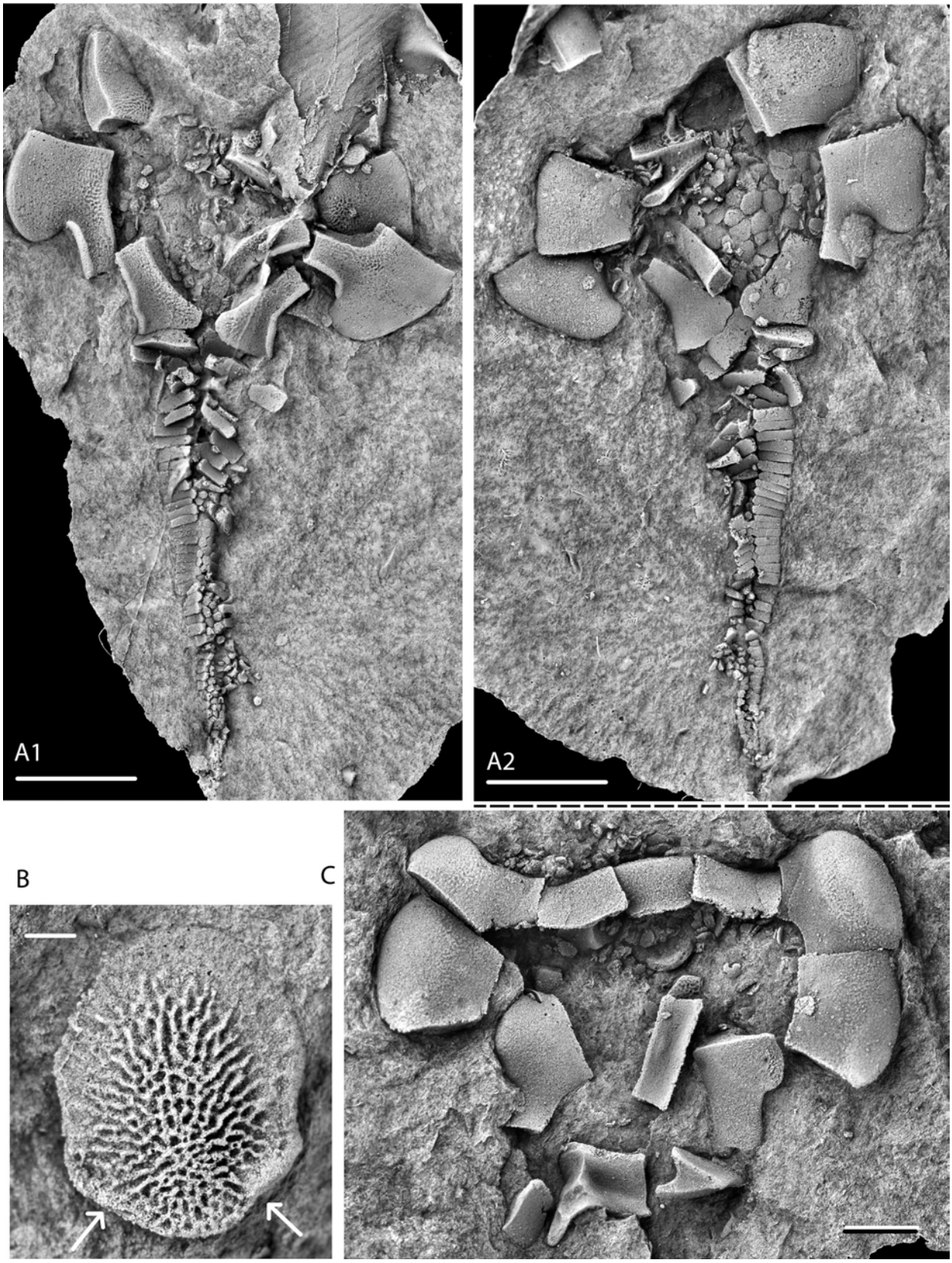


Fig. 7.3.5. *Lignanicystis barriosensis* gen et sp. nov. A, Paratype MPZ2007/784 Theca in dorsal (A1) and ventral (A2) views. Note the distinctive shape of plates M4l and M4r. B, Paratype MPZ2007/779; operculum in external view: arrows point to articular facets. C, Paratype MPZ2007/780, ventral view of partially disarticulated specimen showing marginal articulation facets and ventral swellings on plates M2-M4. All photographs are of latex casts taken from natural moulds. Scale bars: A, C = 2 mm; B = 1 mm.

7.3. 3, 4A3). In the best-preserved specimen, there are four clear openings, and probably more extending towards the anterior left. Each opening is ca. 200-300 µm by 120-150 µm in diameter and lies suturally, bordered by three tegumental plates raised to form a low rim. These are the dorsal sutural pores.

Cinctus

The cinctus, or marginal frame, is composed of twelve stout plates (M6r-M5l) which differ markedly in shape around the ring, and which consequently are readily identifiable in isolation. All are approximately triangular in cross-section with a short, thick internal face that is concave, and a wide wedge-shaped outer face. The abutment facets between adjacent plates have a slightly sunken centre bordered by a raised marginal rim (Fig. 7.3. 5C). They presumably housed ligamentous soft tissue binding the plates together. The morphology of the plates and the type of articulation suggest that marginal plates had only very limited capacity of movement.

Plate M0 lies at the anterior and forms the floor to the porta (Fig. 7.3. 3). It is distinctly swollen on its ventral surface, rectangular and a little wider than long in plan view, and bears the left ambulacral groove on its outer face. There is no broad anterior shelf to this plate so that the ambulacral groove runs beneath the ambitus and faces ventrally (Fig. 7.3. 4B). Plates M1r and M1l form the lateral frame to the porta each giving rise to a dorsal adopercular process (Fig. 7.3. 3) that has, on its inner face, a small, flat, triangular suropercular facet (Fig. 7.3. 4A4). These plates are rectangular in ventral view, but in anterior view are raised to form a low arch (Fig. 7.3. 4B). M1r and M1l articulate with three specific plates each and with the ventral and dorsal integuments. M1r articulates with one tegumental plate, M0 and M2r, while M1l articulates with a tegumental plate, M0 and M2l. The suropercular facets mark the articulation points with supracentral plates. The adopercular processes are inclined slightly towards the anterior. M1r and M1l both carry the left marginal groove on their outer surface.

Plate M2r carries the small right marginal groove on its exterior surface (Text-figs 7.3. 3, 4B). The distal part of this plate is expanded outwards as a wide platform, which narrows when reaching the start of the marginal groove. Plate M3r is very like other mid-cinctus plates, having a flat, ventral surface with a rectangular outline and a dorsal surface that has an outer flange and inner thickened rim.

Plates M4r, M5r and M6r form the posterior embayment and are raised to create a bridge-like (arch) structure in the posterior right side of the animal (Text-figs 7.3. 3, 4A5). The anterior part of M4r continues the broad outer platform developed on M3r but, towards its posterior side, becomes narrower and elevated to begin the bridge. Plate M4 consequently has a very distinct hatchet-shaped outline in plan view. Plate M5r is curved, forming an arch, and it is raised above the substratum. The anterior part of M6r contributes to the distal part of the bridge while its posterior side completes the cinctus and is in contact with the stele. In the largest individuals the outer margin of these

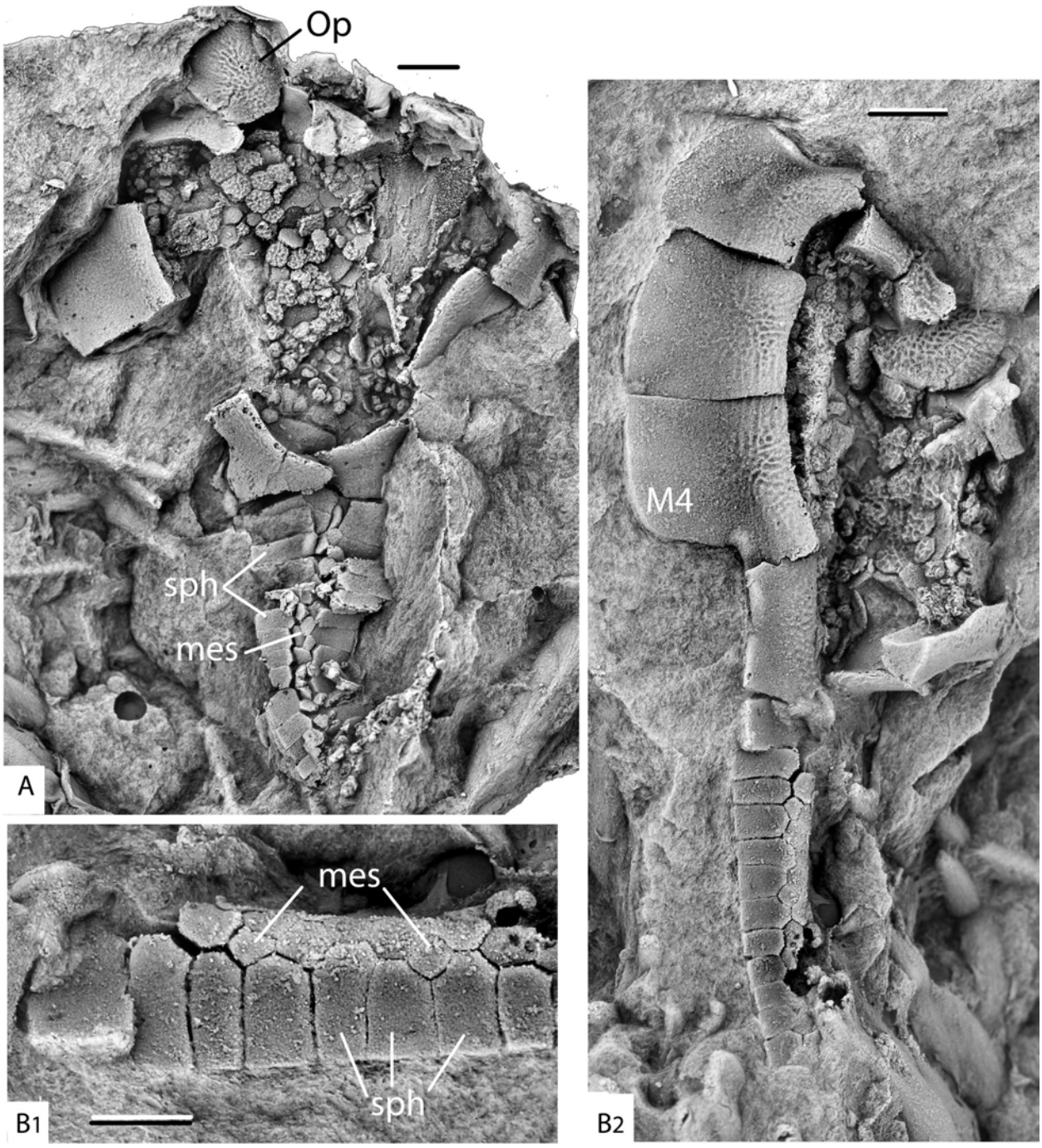


Fig. 7.3.6. *Lignanicystis barriosensis* gen et sp. nov. A, Paratype MPZ2007/794: theca in dorsal view. B, Paratype MPZ2007/795: theca in dorsal view; general (B1) and detail of appendage (B2). Abbreviations: M4 = hatchet-like marginal plate M4l; mes = mesosphenoidal plate; Op = operculum; sph = sphenoidal plate. All photographs are of latex casts taken from natural moulds. Scale bars: A, B1 = 2 mm; B2 = 1 mm.

plates is thickened as a rim (Fig. 7.3. 5A). A similar rim is also developed on plates M4l and M5l.

The left marginal plates of the cinctus are very like those observed in other species of cinctans. All have a wide margin that becomes slightly narrower on the plates that are near the stele. Plates M4l and M5l narrow towards their abutment and are raised forming an arch,

which is smaller and less developed than that on the right-hand side.

The ventral surface of the marginal ring is thus not flat, as in many other cinctans, but undulose. Plates M2-M4 all are swollen on their ventral outer surface, as is plate M0 (Fig. 7.3. 5C). Consequently much of the lower surface of the disc is raised above the level of the sea-floor. In particular, the bridge-like structure formed on either side of the stele by plates M4r-M6r and M4l-M5l ensures that some parts of the marginal ring were elevated well above the substratum.

All marginal plates show similar stereom ornamentation (Figs 7.3. 4-6). On its dorsal surface the inner part of the plate bears a coarse labrynthic ornament overlying finer stereom, while the outer flange is a dense, almost imperforate calcite. The ventral surface is smooth and unornamented.

Dorsal and ventral integuments

The dorsal (supracentral) and ventral (infracentral) integuments are formed from a large number of polygonal plates that abut .

Dorsal integument: Plates of the dorsal integument are differentiated into two areas, a large anterior zone contiguous with the operculum and a lateral and posterior peripheral zone (Text-figs 7.3. 3, 4A1, A3). The plates forming the anterior zone are relatively large (ca. 0.8-1.0 mm major axis - comparable in size to central plates of the ventral surface), and polygonal in outline. They form a continuous tessellated pavement without sutural pores. They are ornamented with a radial pattern of rugose ornament (epistroma) on their external surface and are smooth internally. Lateral faces of these plates are vertical and smooth. The most anterior part of this pavement is formed of the four plates that border the dorsal edge of the porta-operculum complex, and which remain undifferentiated from adjacent dorsal plates (Text-figs 7.3. 3, 4A4). The entire region appears to be cohesive and forms a rather rigid zone.

In the peripheral zone, dorsal plates are considerably smaller (400-550 μm in length) and have a very strong stellate ornamentation created by 5-7 ridges that radiate from the centre of each plate (Fig. 7.3. 4C). Plates decrease slightly in size towards the marginal frame. Plates abut, but there are deep pits around the margins of the plates that match similar pits on adjacent plates. However, none of these are true pores through the tegument, rather they are simply thinner zones on the plate. This peripheral zone of plates seems to be more flexible than the anterior zone, as the plates are smaller and it has become wrinkled in places during preservation. It is through this zone that the periproct opens and it is along the border between the peripheral and anterior zones that the row of sutural pores is found. The interior face of supracentral tegument plates is smooth and unornamented.

Ventral integument: Plates forming the ventral integument are fewer in number and somewhat larger than those of the dorsal integument. Largest infracentral plates lie centrally along the anterior posterior axis while those to left and right gradually decrease in size

towards the marginals (Fig. 7.3. 4A2). Large infracentral plates are approximately 0.8-1.0 mm in diameter and decrease in size by about half close to the marginal plates. These plates are relatively thick, entirely unornamented and tessellated together to form a continuous pavement.

Marginal grooves

Two well-defined grooves run from the peristome around the outer face of the marginal ring. The right groove is short and extends only half-way along plate M2r, tapering rapidly towards its distal end (Figs 7.3. 3, 4B). The left groove is much longer, extending around the anterior, passing underneath the operculum and finally ending about half way along plate M1l. Around the anterior the groove lies below the ambitus and thus faces slightly downwards. Small wedge-shaped plates ca. 150 µm lie scattered in the groove in MPZ2007/778 and partially cover the peristome (Fig. 7.3. 4B). Over the peristome these cover plates are a little larger and have a stellate ornament, like plates of the dorsal integument. There is a faint groove running along upper and lower rims of the marginal grooves presumably for accommodation of the cover plates.

Appendage (Stele)

The stele is long and originates as a direct continuation from the marginal frame. It is between 1 and 1.5 times the length of the theca and is constructed from a marginal series of wedge-shaped sphenoid plates, and smaller polygonal mesosphenoidal plates that run down the midline of the stele both dorsally and ventrally (Text-figs 7.3. 3, 4A, 6). A small enclosed canal, bounded by sphenoid plates laterally and mesosphenoid plates dorsally and ventrally, runs the length of the stele. For the proximal two-thirds of the stele sphenoid plates are much wider than long and have a broad lateral flange, rather flat ventral surface and an inner raised dorsal portion, exactly as in lateral marginal frame plates. The two posterior marginal frame plates (M5l and M6r) are offset relative to each other, and this

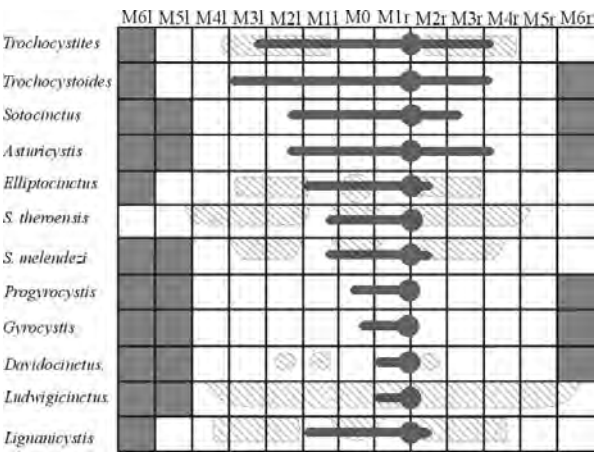


Fig. 7.3.7. Schematic summary of number of marginal plates in the cinctus, food groove distribution and ventral swelling development on marginal plates for genera of cinctans. M1-M6 marginal plates; l = left, r = right; open boxes = marginal plate present; grey circle = position of mouth; thick grey line = extent of left or right food groove; oblique hatching = presence of ventral swelling on marginal plate. *S* = *Sucocystis*.

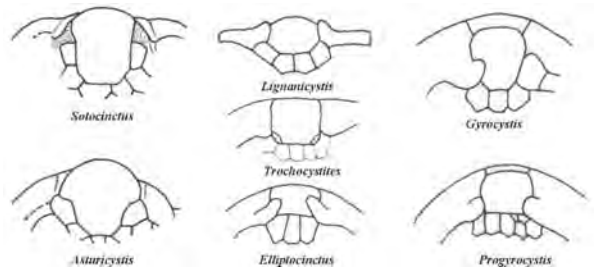


Fig. 7.3.8. Schematic diagrams of plating associated with the dorsal porta-operculum complex for different genera of Cincta.

left-right offset continues down the length of the stele. Furthermore the mesosphenoidal plates are not symmetrically arranged at least proximally (Fig. 7.3. 6B). The sphenoid plates have large, flat abutment faces and proximal mesosphenoid plates are thick and tessellate, suggesting that for much of its length the stele was relatively rigid. In the distal portion of the stele the sphenoid plates become much smaller and loose their distinct flange, while mesosphenoid plates become arranged as an alternating biseries dorsally and a single series of diamond-shaped plates ventrally which may not be contiguous. In cross-section the proximal part of the stele is initially lozenge-shaped but rapidly becomes more triangular. Towards the distal extremity the stele becomes more circular in cross-section and the difference in size between sphenoid and mesosphenoid plates is greatly reduced. The flat abutment of plates and the disposition of the alternating mesosphenoids suggest that the stele was probably rigid in the anterior portion but became somewhat more flexible distally.

Remarks:- *Lignanicystis* has many of the typical features of cinctans, but is unique in having a strongly asymmetrical thecal outline. The large embayment in the posterior right of the marginal frame (Fig. 7.3. 4A) is seen in no other cinctan, all of which have ovate, more or less bilaterally symmetrical marginal frames.

The degree to which left and right ambulacral grooves are developed varies markedly amongst cinctan genera and is an important taxonomic character (summarized in Fig. 7.3. 7). *Lignanicystis* has a relatively long left ambulacral groove, while the right ambulacral groove is much reduced and extends no further than half-way across plate M2r. Amongst cinctans *Sucocystis*, *Sotocinctus*, *Trochocystoides*, *Asturicystis*, *Trochocystites* and *Elliptocinctus* all have left and right ambulacral grooves. However, those of *Trochocystites*, *Trochocystoides, Sotocinctus* and *Asturicystis* are much longer than in *Lignanicystis*, with the left ambulacral groove extending onto plate M3r. The ambulacral development in *Lignanicystis* is very similar to that observed in *Elliptocinctus* and in some species of *Sucocystis* (i. e., *S. undata*, *S. melendezi*, *S. acrofera* and *S. quadricornuta*).

Another feature that varies amongst cinctan genera is the extent to which the suropercular plates are differentiated from dorsal tegumental plates (Fig. 7.3. 8). In *Gyrocystis*, *Sucocystis* and *Elliptocinctus* there are just three (rarely four or two) suropercular plates that are enlarged and clearly differentiated from plates of the dorsal integument. These differentiated plates form a clear lintel above the operculum. By contrast in both *Lignanicystis* and *Trochocystites* there are four small suropercular plates that remain undifferentiated from other dorsal integument plates. In other taxa, such as *Sotocinctus* and *Asturicystis* there are 6 or 7 dorsal tegumental plates bordering the operculum.

The degree to which nodes and protuberances are developed on the ventral surface of marginal plates is another taxonomically important character that varies amongst cinctans (summarized in Fig. 7.3. 7). Although *Lignanicystis* and *Trochocystites* both have protruberances developed on the

ventral surface of their marginal plates, these protruberances are on different plates (Fig. 7.3. 7). The hatchet-shaped plate M4 (Fig. 7.3. 5A, B) is unique to *Lignanicystis*.

There is some difference in the relative size of the ventral plates amongst cinctans. In *Lignanicystis,* as in *Trochocystites* and *Trochocystoides,* ventral plates are relatively small and numerous, differing little in size from dorsal plates. By contrast ventral plates in *Sucocystis* are much larger and fewer in number. Finally only *Lignanicystis* and *Trochocystites* have a row of sutural pores along the line separating the two regions of the dorsal integument.

Overall *Lignanicystis* appears to share at least one synapomorphy with *Trochocystites* (the presence of a line of sutural pores in the dorsal membrane). However, the development of its marginal groove is much closer to that seen in *Sucocystis* and *Elliptocinctus*. No detailed analysis of how these genera are related is

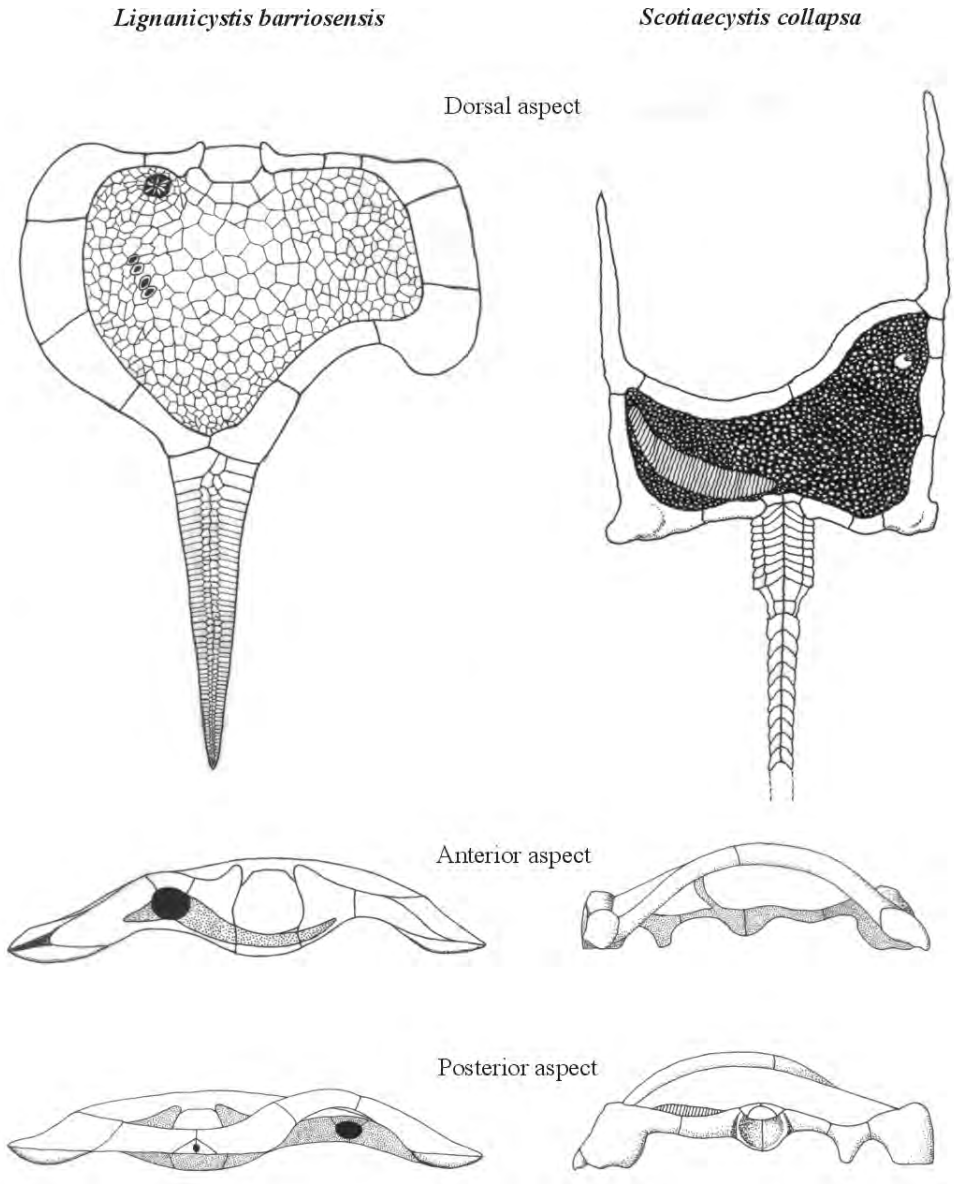


Fig. 7.3.9. Reconstruction of the marginal frame of *Lignanicystis* and the cothurnocystid *Scotiaecystis* (redraw from Cripps, 1988) in anterior *(upper) and posterior (lower) lateral views showing the distinctive bridge-like structure. Mouth opening – black; dorsal and ventral tegmens omitted for clarity.

presented here, however, as a cladistic analysis of the entire group is currently in progress.

7.3.4. Cinctan Palaeobiology

Anatomical organization:- Faced with a problematic fossil such as cinctans, the anatomical orientation is established by first identifying the function of the various openings. *Lignanicystis barriosensis* has four openings or sets of openings that perforate the theca and we start by reviewing their probable functions and homologies.

All cinctans have a moderately large circular opening between plates M1r and M2r in the lateral right front of the marginal frame that passes from the exterior to interior. In most cinctans a left and right groove, running around the outside of the marginal frame, converge on this opening and are covered with a sheet of plates (Friedrich, 1993). The structure of this plated covering sheet is not well known but is partially preserved in *Trochocystites*, *Gyrocystis*, *Asturicystis* and *Sotocinctus* (Friedrich, 1993; Sdzuy, 1993) and in life it fully covered the opening. The obvious interpretation is that the opening is the mouth and that the paired and covered grooves are food grooves. David *et al*. (2000) noted that the marginal ossicles and covering plates hold the same spatial relationships as ambulacral flooring and cover plates in crown group echinoderms. However, it is unlikely that marginal frame plates in cinctans and ambulacral flooring plates in helicoplacoids and crown group echinoderms are strictly homologous since they are very different in position and structure.

The small cone of plates in the left anterior dorsal integument is interpreted either as an anal opening (e.g. Sdzuy, in Jefferies, 1990: 673; Friedrich, 1993; Sdzuy, 1993; Smith, 2005) or as a gonopore (Parsley, 1999; David *et al.,* 2000). This structure is seen in *Trochocystites*, *Gyrocystis* and *Sotocinctus*, and is probably best preserved in *Lignanicystis barriosensis*. No other echinoderm has a gonopore in the form of a cone of plates through a flexible membrane, whereas this is the typical structure taken by the periproct in a variety of echinoderms.

The largest opening in cinctans is the porta, which is protected in life by the big spoon-shaped plate or operculum. This is located in the anterior side of the theca framed by the dorsal integument and marginal frame plates. It is clear that the operculum hinged to open outwards, not inwards and thus must have acted as a one-way valve. Ubaghs (1968), Parsley (1999) and David *et al.* (2000) have this orifice as the anus. It is the largest opening in the body that is at least six times the size of the anal opening in *Lignanicystis barriosensis*, so must be designed to cope with a large volume of discharge. If we are correct in interpreting cinctans as pharyngeal basket feeders the porta would represent the exhalent orifice to the pharyngeal chamber.

The fourth set of openings is the series of small sutural pores along the boundary between the anterior and marginal plated zones of the dorsal tegmen. These extend only a short distance from the lower left extremity of the anterior zone towards the periproct. A similar,

but more extensive line of sutural pores is seen in *Trochocystites* (Ubaghs, 1967), again following the same boundary. These have a similar position and shape as the left thecal openings of the stylophoran *Ceratocystis* (Jefferies, 1969), which have been interpreted as gill slits. One possibility therefore is that these pores represent secondary pharyngeal openings. However, this seems unlikely to us for several reasons. Firstly, there are no deuterostomes that have both an exhalent orifice and a series of small gill slits. Second, only *Lignanicystis* and *Trochocystites* have a well-defined row of sutural pores. Finally *Gyrocystis* has somewhat similar sutural openings through the dorsal tegmen but they are always in the right side and are scattered rather than aligned (Friedrich, 1993). The alternative interpretation is that they are epispires, which are membrane-covered gaps used for increasing oxygen flow to internal organs. In *Lignanicystis* and *Trochocystites* the sutural pores follow the boundary between the strong more rigid anterior part of the tegument and the more flexible peripheral zone. This presumably marks an anatomic boundary and the line of pores could specifically follow one of the internal organs such as the gut or gonads.

Convergence on cornute stylophoroans:- Stylophorans are another group of aberrant asymmetric, calcite-plated animals whose affinities have been disputed. Like cinctans, the skeleton in stylophorans is composed with two parts, the theca and an appendage, and the calcite-plated skeleton has a microstructure of stereom. They are subdivided in two groups: cornutes, that can be boot-shaped asymmetrics or nearly symmetric in shape (Lefebvre, 2003), and mitrates that are much more symmetric. Depending the different "schools" they are interpreted as primitive chordates (Jefferies, 1968), primitive non radial echinoderms (Bather, 1925; Ubaghs, 1971, 1975; Paul and Smith, 1984; Smith, 2005; Clausen and Smith 2005) or derived echinoderms (Sumrall, 1997; David *et al*., 2000; Lefebvre, 2003). Each interpretation imparts its own set of assumptions concerning the body axis orientation and anatomical organization of these animals. Recent discovery of a primitive stylophoran with well-preserved stereom has demonstrated that the appendage is a muscular locomotory organ (Clausen and Smith, 2005). Consequently, we interpret stylophorans as having their mouth opening on the anterior right side of the body and the left apertures are taken to be pharyngeal openings (Smith, 2005; Clausen and Smith, 2005).

In thecal shape *Lignanicystis* resembles ceratocystid and cornute stylophorans in that both have a well-developed marginal frame enclosing a flexible membrane and a single appendage that is rather stiff and inflexible distally. More importantly both have a strongly asymmetrical thecal outline, and adoral knobs and projections around the margin to help raise the bulk of the theca off the sea-floor. Both animals have the mouth opening on the right side.

The similarity between cornutes and cinctans, however, is not perfect. In *Lignanicystis* the embayment is posterior, on the same side as the appendage, whereas in cothurnocystids the embayment is anterior on

the opposite side to the appendage. Despite this difference, the striking convergence in design between *Lignanicystis* and cothurnocystids such as *Nevadaecystis* and *Scotiaecystis* suggests both followed a similar mode of life. This probably had something to do with their adopting similar feeding strategies.

The feeding strategy of cinctans appears to have been very different from that of pentaradiate echinoderms. Cinctans were flattened and recumbent, and had their two food-gathering grooves wrapped around the anterior margin of their body, close to the sea floor. This is a very unusual pattern compared with crown-group echinoderms, whose network of food-grooves generally face away from the sea floor in filtration feeders and downwards in deposit feeders. It is, however, similar to that of other stem group echinoderms such as ctenocystoids (Robison and Sprinkle, 1969) and stylophorans. There are flattened eocrinoids (e.g. Dean and Smith, 1999, Nardin, 2007) but these have an erect filtration fan of arms and lived tethered and kite-like in areas of strong current. The fact that the marginal grooves can become extremely reduced in some cinctans such as *Gyrocystis* suggests they did not have to meet the same functional requirements as the ambulacral surfaces of pelmatozoan and edrioasteroid echinoderms. Pelmatozoans feed by capturing small food particles suspended in the water using their network of ambulacral tube-feet, as presumably did the extinct edrioasteroids. In both cases feeding efficiency is increased by enlarging the size and density of the filtration net, not by decreasing it.

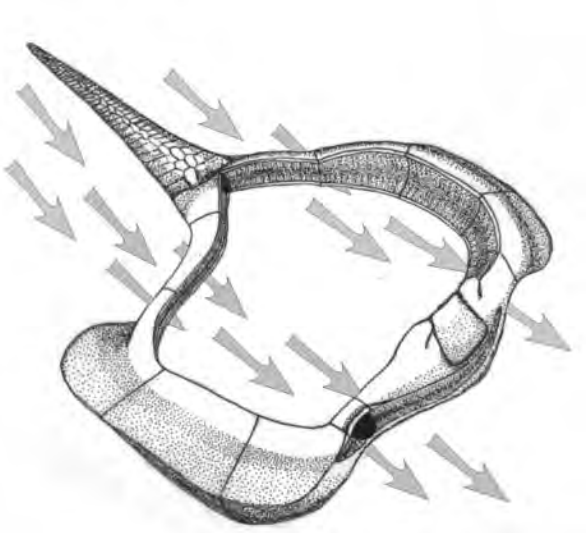


Fig. 7.3.10. Reconstruction of *Lignanicystis* showing inferred current directions passing beneath the theca. Dorsal and ventral teguments omitted for clarity.

Friedrich (1993) suggested that cinctans were suspension feeders somewhat comparable to crinoids that capture the food particles downstream (Meyer, 1979). In *Lignanicystis barriosensis* the marginal groove is best developed immediately around the operculum and faces down towards the surface. Their source of food was therefore presumably resuspended organic material from the sea floor.

The marginal grooves in cinctans are thought to have housed a left and right ambulacral tentacle (Ubaghs, 1968; David *et al.,* 2000; Smith, 2005), but, because of their small extent and position, did not form an extensive filtration fan and may therefore simply have been used to stir up or pick over the sediment immediately in front of the animal . It is possible that these grooves were then used to canalize an inflow of water to the mouth, with food particles being filtered and captured internally through a pharyngeal

basket. In the case of *Lignanicystis* the marginal grooves would be well placed to funnel the boundary layer with its suspended load into the peristome.

In both cornutes and cinctans props on the lower surface raised the body away from the seafloor (Fig. 7.3. 9). In *Lignanicystis* these create two clear passageways at the posterior margin, which would have allowed flow beneath the animal (Fig. 7.3. 10). We can infer the direction of water flow from the fact that the operculum is likely to have faced downstream to ensure efficient venting. In both cases this may have been to avoid too much bottom sediment clogging up the filtration system. Another possibility is that it could have been to prevent dislodgement under higher current regimes. As benthic animals living in water currents they would have been prone to dislodgement and lifting. Current flowing over shallow-domed organisms such as sand dollars creates lift (Telford, 1981, 1983). Raising the test off the sea-floor to allow flow of water to pass underneath can help increase traction and thus better resist dislodgement. It may be that both cothurnocystid cornutes and *Lignanicystis* were adapting to feed in higher flow regime environments.

Acknowledgements

This is a contribution to the Project Consolíder CGL2006-12975/BTE ("MURERO") from the Ministerio de Educación y Ciencia de España-FEDER-EU, and Grupo Consolidado E-17 ("Patrimonio y Museo Paleontológico") de la Consejería de Ciencia, Tecnología y Universidad del Gobierno de Aragón. Zamora S., benefited from a pre-doctoral research grant from Departamento de Ciencia, Tecnología y Universidad del Gobierno de Aragón. We thank Eladio Liñán and J. A. Gámez Vintaned (Zaragoza University, Spain), R. P. S. Jefferies (Natural History Museum, London) and Imran Rahman (Imperial College, London) for constructive comments. The authors are particularly grateful to James Sprinkle and Reimund Haude for their helpful reviews of an earlier version, although we not always choose to adopt their interpretations.

7.4

Equinodermos pelmatozoos de la transición Cámbrico-Ordovícico en las Cadenas Ibéricas: diversificación temprana de las estrategias de anclaje

Título original: Pelmatozoan echinoderms from the Cambrian-Ordovician transition of the Iberian Chains, NE Spain: an early diversification of anchoring strategies

Año: en prensa

Referencia: Swiss Journal of Earth Sciences.

Autores: **Samuel Zamora**, J. Javier Álvaro y Daniel Vizcaïno

Resumen: Se describen tres taxones de las Cadenas Ibéricas representantes del evento de biodiversificación ocurrido en la transición Cámbrico-Ordovícico. El primero es un nuevo tipo de columnal de pelmatozoo en nomenclatura abierta, seguramente perteneciente al grupo de los eocrinoideos. Proviene de la Formación Valtorres de edad Furóngico (Cámbrico). También se describe el rombífero primitivo *Macrocystella* aff. *pauli* en base a placas de la teca desarticuladas y columnares. El material proviene de la Formación Santed (Tremadoc, Ordovícico). Se trata de una forma libre con un tallo flexible que se apoyaba sobre sustratos fangosos, manteniendo la teca elevada. Se realiza una revisión completa del pelmatozoo *Oryctoconus* (caracterizado por el *holdfast* y los columnares) basada en las descripciones de *O. lobatus* y *O. josopaiti* n. sp. encontrados en la Fm. Santed y Fm. Valconchan de edad Ordovícico Inferior. El número y grado de desarrollo de las proyecciones proximales en los *holdfast* de *Oryctoconus* (pasando de estar ausentes a ser lobulados y en último grado desarrollando largas extensiones espinosas), la relación longitud/diámetro (con morfologías entre forma de cuenco y jarrón) y el tamaño (de grácil y milimétricos a robustos y centimétricos) son considerados como las principales características que controlan las estrategias de anclajes, en función de la consistencia del sustrato, tamaño de grano y turbulencia. La presencia de columnares nodales replicando la forma y el tamaño de los *holdfast* debió representar una adaptación a sustratos blandos con altas tasas de sedimentación. Como resultado las diferencias morfológicas encontradas en los *holdfast* y columnares nodales no tienen porque estar basadas en relaciones filogenéticas, pero seguramente estuvieron relacionadas con cuestiones paleoecológicas debidas a los cambios en el medio.

Pelmatozoan echinoderms from the Cambrian-Ordovician transition of the Iberian Chains, NE Spain: An early diversification of anchoring strategies

Samuel ZAMORA[a], J. Javier ÁLVARO[a] y Daniel VIZCAÏNO[b]

[a] Dpto. Ciencias de la Tierra, Universidad de Zaragoza, 50009-Zaragoza, Spain. samuel@unizar.es, jjalvaro@unizar.es

[b] 7, rue Jean-Baptiste Chardin, Maquens, 11090-Carcassonne. France. daniel.vizcaino@wanadoo.fr

Abstract. Three new echinoderm taxa representative of biodiversification across the Cambrian-Ordovician transition in the Iberian Chains are described in this paper. A new type of pelmatozoan columnal is described, in open nomenclature, from the Furongian Valtorres Formation. The primitive rhombiferan, *Macrocystella* aff. *pauli* is described based on disarticulated thecal plates and stem columnals, from the Tremadocian Santed Formation; it is a free-living organism with a flexible stem lying on a clay-rich seafloor allowing the theca to be held upright. A complete revision of the pelmatozoan *Oryctoconus* (characterized by its holdfast and nodal and internodal columnals) is made based on the description of the species *O. lobatus*, and *O. josopaiti* n. sp. found in the Early Ordovician Valconchán and Santed formations. The number and degree of development of anterior appendages in the *Oryctoconus* holdfasts (from absent to lobate and long spinose extensions), the length/diameter ratio of the basal shields (ranging from amphora- to bowl-like morphologies), and the size (from slender millimetre-sized to robust centimetre-sized holdfats) are considered as the main anchoring strategies controlled by substrate consistency, grain size (ranging from clayey to sandy), and turbulence. The occurrence of nodal columnals mimicking the shape and size of holdfasts may represent distinct adaptations to soft substrates under high pulses of sedimentation rates. As a result, the morphological modifications of the reported holdfasts and nodal columnals are not necessarily phylogenetically related, but primarily controlled by substrate palaeoecological features.

Key words: Echinoderms, biodiversity, palaeoecology, Furongian, Lower Ordovician, NW Gondwana.

Résumé. Ce travail présente la description de trois nouveaux taxons d'échinodermes pélmatozoaïres représentatifs de la biodiversification associée à la transition cambro-ordovicienne des chaînes Ibériques. Un nouveau type de columnales, en provenance de la Formation furongienne de Valtorres, est proposée en nomenclature ouverte. Le rhombifère primitif *Macrocystella* aff. *pauli*, de la Formation trémadocienne de Santed est décrit á partir des plaques de sa théque et des columnales. Ill représente un taxon dont la partie proximale de sa tige, qui s'étendait sur le substrat, était flexible et permettait d'élever la thèque. Une révision complète du genre *Oryctoconus*, représenté par un crampon et des columnales nodales et internodales, est réalisée à partir des espèces *O. lobatus* et *O. josopaiti* n.

sp. des formations de l'Ordovicien inférieur de Valconchán et de Santed. L'hydrodynamisme, ainsi que la consistance et la granulométrie du substrat (variant d'argileux à sableux) sont considérés comme les principaux facteurs contrôlant le nombre et taille des appendices antérieurs (depuis absents à lobés et épineux), la relation longueur/diamètre ainsi que la taille du crampon (depuis millimétriques et élancés à centimétriques et robustes). L'apparition de columnales nodales similaires en taille et forme aux crampons peut être interprétée comme une adaptation aux substrats mous qui subissent de taux de sédimentation significatifs. Par conséquent, les modifications morphologiques au sein des crampons et des columnales nodales décrits ne sont pas nécessairement d'origine phylogénique, mais principalement contrôlées par des facteurs paléoécologiques en relation avec le type de substrat.

Mots clés: Echinodermes, biodiversité, paléoécologie, Furongien, Ordovicien inférieur, Gondwana nord-occidental.

7.4.1. Introduction

Echinoderms underwent a major radiation across the Cambrian-Ordovician transition leading to the highest-class diversity achieved by the phylum. Several classes, such as crinoids, rhombiferans and edrioasteroids, became common on Early Ordovician siliciclastic and carbonate platforms (Sprinkle and Guensburg, 1995). Although these taxa can be found wholly articulated in clay-rich substrates, storms and volcanic events appear to have been the primary cause for the dominant preservation of both complete echinoderms and shell concentrations rich in their disarticulated ossicles.

In the western Mediterranean region (NW Gondwana), Tremadocian strata are characterized by the occurrence of a diverse and abundant fossil record of echinoderms that dominantly colonized soft substrates (for a synthesis, see Lefebvre and Fatka, 2003). This contrasts with the extremely poor record of Furongian (= late Cambrian) echinoderms, represented only by a single diversified fauna from the Montagne Noire (Ubaghs, 1998), composed of edrioasteroids, stylophorans, and *Macrocystella*-like rhombiferan blastozoans, such as the endemic genera *Barroubiocystis* and *Velieuxicystis*.

The Lower Ordovician of NW Gondwana is characterized by the apparition and diversification of different echinoderm groups. Appearance of new taxa includes diploporans, solutes, asterozoans and crinoids (Lefebvre and Fatka, 2003). Edrioasteriods (Chauvel, 1978; Ubaghs, 1983; Vizcaïno and Lefebvre, 1999; Vizcaïno *et al*., 2001) and blastozoans, including rhombiferans and eocrinoids (Chauvel, 1978; Ubaghs, 1983; Chauvel and Régnault, 1986; Ubaghs, 1994,) and stylophorans (Lefebvre and Fatka, 2003), became more diversified. The eocrinoids dominated throughout the middle Cambrian and Furongian forming chancelloriid-echinoderm-sponge meadows on carbonate and clay-rich shoreface and offshore substrates (Álvaro and Vennin, 1997; Clausen, 2004). .

Echinoderm ossicles newly collected in the Iberian Chains (NE Spain) are

described below. They are representative of the echinoderm biodiversification achieved across the Cambrian-Ordovician transition, and belong to the genera *Macrocystella* and *Oryctoconus*. *Macrocystella* is considered as an epibenthic, unattached, suspension-feeder rhombiferan and has a widespread palaeobiogeographic distribution. It has been reported from ?Furongian to lower Caradoc (Sandbian) strata of eastern Avalonia (England and Wales; Paul, 1968, 1984), southwestern Europe (Montagne Noire, Bavaria, Bohemia, and Spain; Sdzuy 1955; Hammann, in Josopait , 1972; Ubaghs, 1983; Smith, 1988; Gil Cid *et al*., 1996; Prokop and Petr, 1999; Sdzuy *et al*., 2001), NW Africa (Morocco; Chauvel, 1969), South and Middle America (Argentina, Bolivia, and Mexico; Robison and Pantoja-Alor, 1968; Aceñolaza, 1999), Australia (Tasmania, New Zealand; Jell *et al*., 1985), and Middle and East Asia (Salair, Korea; Kobayashi, 1935). The occurrence of Early Ordovician disarticulated holdfasts (more abundant and diversified during the Arenig, e.g. *Balantiocystis*) was initiated in early Tremadocian sandstone shoals and clay-rich substrates of Spain (Demanda Sierra, Iberian Chains and Cantabrian Mountains; Colchen and Ubaghs, 1969; Josopait, 1972; Álvaro and Cochen, 2002; Seilacher and Macclintock, 2005), Sardinia (Loi *et al*., 1995) and probably the Kistedal Formation of Finmark (Erdtmann *et al*., 1984). There, the amphora-like *Oryctonocus* was previously interpreted as a holdfast joined to the distal end of a stalked pelmatozoan of uncertain affinity (Álvaro and Colchen, 2002; Seilacher and MacClintock, 2005).

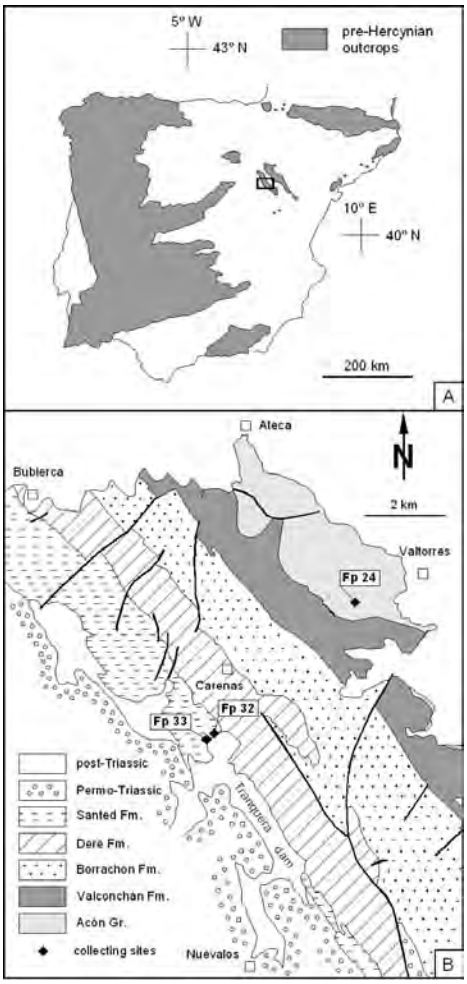


Figure 7.4.1. Geological sketch of the pre-Hercynian outcrops of the Iberian Peninsula and setting of the study area in the Iberian Chains; modified from Josopait, 1972.

The aim of this paper is to describe and illustrate the new pelmatozoan ossicles found in three new fossiliferous strata belonging to the Furongian Valtorres and the Lower Ordovician Santed formations of the Iberian Chains, NE Spain. Many of the studied ossicles are pelmatozoan holdfasts with a broad morphological variability that is interpreted in terms of substrate adaptation, a key factor to explain the ability of pelmatozoans to colonize new ecological niches.

7.4.2. Geological setting and stratigraphy

The Iberian Chains are located in the NE of the Iberian Peninsula (Fig. 7.4. 1), and contain a thick Lower Palaeozoic sedimentary succession deposited on a platform situated on the northwestern margin of Gondwana. There, the Cambrian-Ordovician transition consists of siliciclastic strata that show successive alternations of shale- and sandstone-dominated sedimentary units (Álvaro *et al*., 2007). The echinoderm remains described below were found in the Valtorres (Acón Group) and Santed (Ateca Group) formations, two shale-dominated units, *ca*. 300 m and 200-950 m thick, respectively, bracketed between sandstone-dominated formations (Wolf, 1980; Álvaro, 1995; Fig. 7.4. 2).

Trilobites of the Valtorres Formation and the lowermost part of the overlying Valconchán Formation (Wolf, 1980; Shergold and Sdzuy, 1991; Álvaro, 1995) form a Furongian association, determined for the first time by Sdzuy (in Josopait, 1972), and subsequently described by Shergold and Sdzuy (1991). This faunal association includes agnostid, Aphelaspidine aff. *Aphelaspis rara* (Orłowski) *sensu* Żylińska (2001), *Elegantaspis* cf. *beta* Ivshin, 1962, *Parachangshania*? sp., *Pseudagnostus* sp., *Punctaspis*? *schmitzii* Shergold and Sdzuy, 1991, solenopleuroidean, and *Valtorresia volkeri* Shergold and Sdzuy, 1991 trilobites, which are associated with the brachiopods *Billingsella jalonensis* Havlíček and Josopait, 1972, *B*. cf. *jalonensis*, and

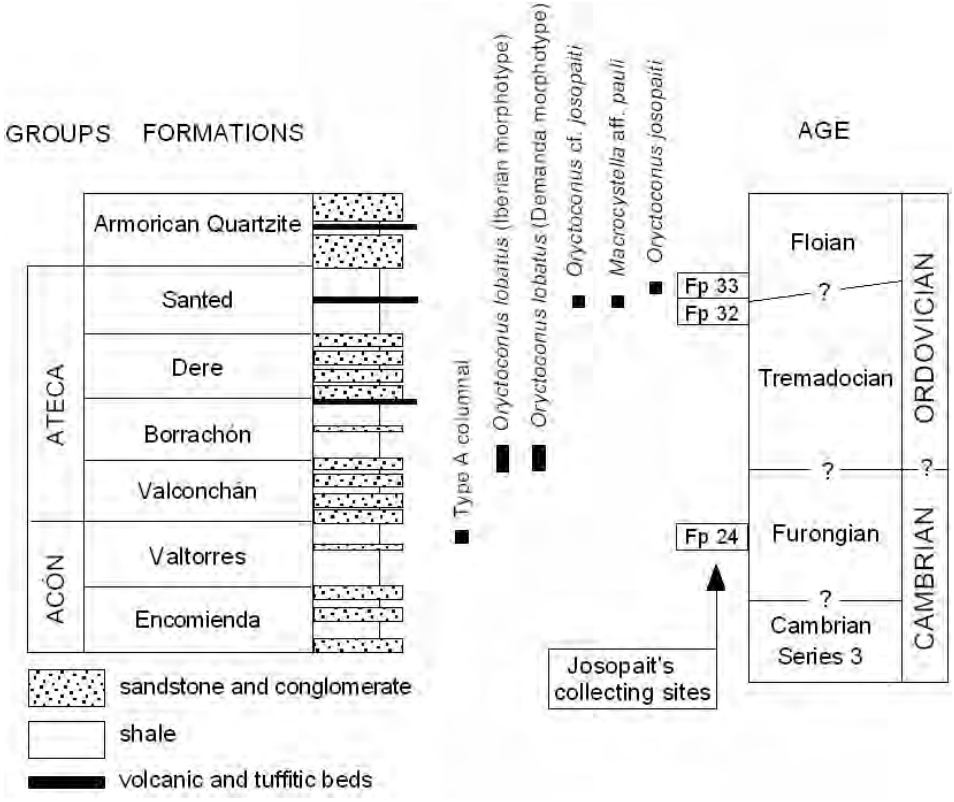


Figure 7.4.2. Stratigraphic units of the Lower Ordovician strata in the Iberian Chains showing the fossiliferous sites reported in the text.

B. *perarea* Havlíček and Josopait, 1972. According to Shergold and Sdzuy (1991), this fauna can be considered as probably early Franconian in age (Steptoean, according to the North American chronostratigraphic chart; Palmer, 1998), and approximately equivalent to the *Parabolina spinulosa* Zone (Baltica).

The Tremadocian-Arenig (Floian) boundary interval has been currently placed within the Santed Formation. Josopait (1970, 1972) and Hammann (in Wolf, 1980: p. 128) reported the youngest Tremadocian and oldest Arenig trilobites of the Santed Formation in the vicinity of the Tranquera dam (Fig. 7.4. 1). The uppermost Tremadocian fossil assemblage (a tuffitic bed named "*Fundpunkt* 32" - Fp 32 - by Josopait, 1972; for a microfacies and geochemical analysis of the tuffite, see Álvaro *et al*., 2008) has yielded, among others, the trilobites *Euloma* cf. *filacovi* Bergeron, 1889 and *Prionocheilus* cf. *languedocensis* (Courtessole and Pillet, 1975), whereas the lowermost Arenig assemblage (Josopait's Fp 33) contains *Prionocheilus* cf. *languedocensis* and *Megitaspis* (*Ekeraspis*) cf. *filacovi* (Munier-Chalmas & Bergeron, in Bergeron, 1888). Hammann (in Wolf, 1980) correlated biostratigraphically both levels with the 'faunizones' E and F of the southern Montagne Noire (Capéra *et al*., 1978; Vizcaïno *et al*., 2001). However, a recent re-evaluation of the biostratigraphic potential of both 'faunizones' has led Álvaro and Vizcaïno (2002) and Vizcaïno and Álvaro (2003) to propose them as two different fossil assemblages (not yet found in a same section of the Montagne Noire) of the *Euloma filacovi* Zone, which would include the Tremadocian-Floian boundary interval.

The echinoderms studied in this paper were sampled in three strata: (i) a carbonate nodule, up to 15 cm thick, embedded in the shale-dominated Valtorres Formation, and co-occurring with the aforementioned Furongian trilobite assemblage (Shergold and Sdzuy, 1991), and (ii) the aforementioned latest Tremadocian tuffitic bed (Fp32). The latter, up to 15 cm thick, has yielded a diverse fossil assemblage composed of disarticulated and partly fragmented trilobites, calcite- and phosphate-walled brachiopods, and echinoderm debris; and (iii) the ?earliest Floian shale bed Fp33, up to 40 cm thick.

Information of the latitude and longitude coordinates of these fossiliferous beds is regulated by the Law for the Protection of Palaeontological Sites in Aragón (Spain), and is available by request in the Museum of Palaeontology of Zaragoza University.

7.4.3. Systematic palaeontology

The description of *Macrocystella* is based on Paul's (1968) morphological terminology, and that of *Oryctoconus* on Brett (1981), Álvaro and Colchen (2002), and Seilacher and MacClintock's (2005) nomenclature. As in the crinozoans, the terms proximal and distal are in reference to the planar surface that separates the calyx from the stem. Sampling, originally made by Josopait (1972) and Hammann (in Wolf, 1980), was completed by the authors. The material described and illustrated below is housed in the Museum of Palaeontology of the Zaragoza University-Gobierno de Aragón, prefixed by MPZ.

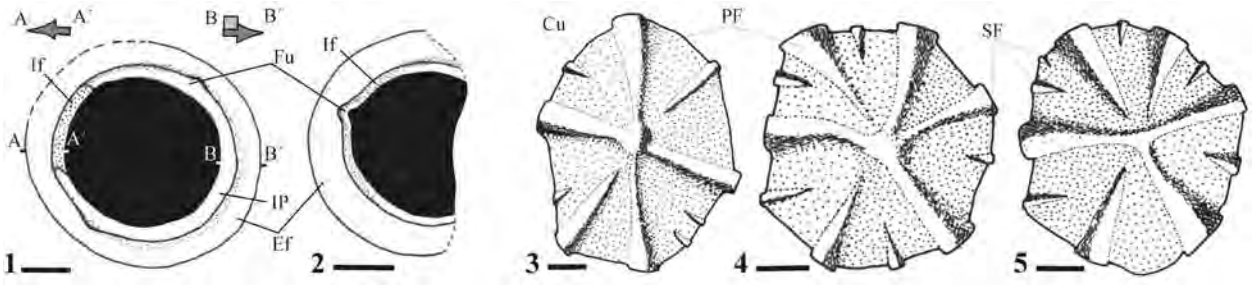


Figure 7.4.3. Camera lucida draws of *Macrocystella* aff. *pauli*. 1, 2. isolated columnals MPZ2007/720, 719. Fu: fulcra, IP: inner proximal columnal, Ef: external flange, If: internal flange; scale bars = 1 mm. 3, 4, 5. Isolated thecal plates MPZ2007/713, 712, 717. PF: primary folds, SF: secondary folds, Cu: central umbo.

Class Rhombifera Zittel, 1879

Superfamily Glyptocystitida Bather, 1899

Family Macrocystellidae Bather, 1899 (emend. Jaekel, 1918)

Genus *Macrocystella* Callaway, 1877

Type species: Macrocystella mariae Callaway, 1877 from the *Shumardia pusilla* Zone of the Shineton Shales, upper Tremadoc of Shropshire, England.

Synonyms: Cystidea Barrande,

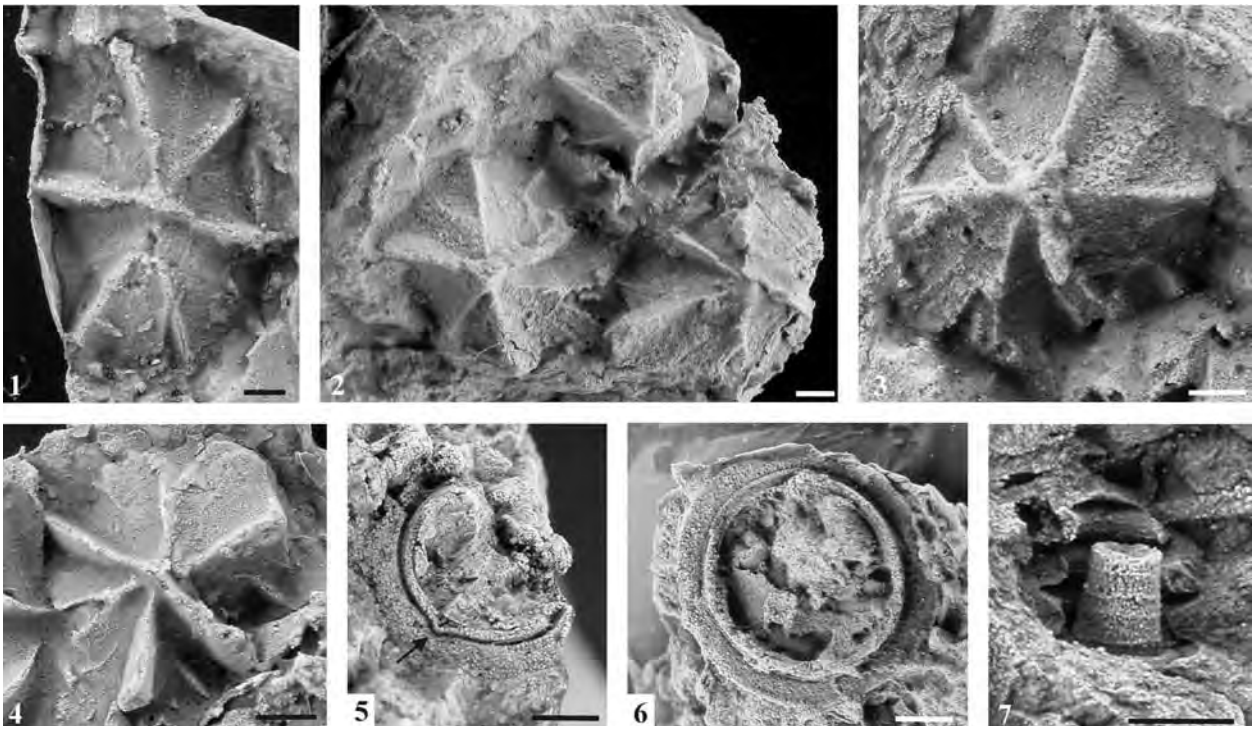


Figure 7.4.4. *Macrocystella.*

1-4, 6 of latex cast whitened with ammonium chloride sublimate. Figures 5, 7 of natural internal and external moulds. Scale bars = 1 mm. 1-4. Isolated plates, probably infralaterals or laterals. 1. MPZ2007/713. 2. MPZ2007/715-717. 3. Detail of MPZ2007/717. 4. MPZ2007/712. 5. Broken isolated columnal showing fulcrum. MPZ2007/720 6. Complete columnal with a large lumen. MPZ2007/719. 7. Mould of stem lumen for several columnals showing the transverse impressions for several flanged columnals. MPZ2007/718

1887, *Mimocystites* Barrande, 1887, and *Mimocystis* Carpenter, 1891.

Remarks: The assignation of *Macrocystella* to a class has been problematic; in fact, it has been assigned to the eocrinoids, the rhombiferan cystoids, and even as a link between them (Paul, 1968; Sprinkle, 1973). We follow Paul's (1968) proposal and include *Macrocystella* within the rhombiferan cystoids, an assignment subsequently followed by Sumrall and Sprinkle (1995), Gil Cid *et al*. (1996), Ubaghs (1998), Aceñolaza (1999), and Sdzuy *et al*. (2001). Paul (1968) considered that the absence of pectinirhombs in the macrocystellids was a primitive character, and respiration would have taken place through the thecal plates and not using specialized thecal respiratory structures, such as epispires, pectinirhombs or diplopores.

Macrocystella* aff. *pauli Gil Cid *et al*., 1996
Figs. 7.4. 3-4

v 1970 *Macrocystella* sp.- Josopait, p. 128
v 1972 *Macrocystella* sp.- Hammann, in Josopait, p. 54
v 1980 *Macrocystella* sp.- Wolf, p. 129.
v 2001 *Macrocystella* sp.- Hammann & Sdzuy, in Sdzuy *et al*., p. 234.
v 2002 *Macrocystella* sp.- Arroyo & Lara, p. 100.
v 2003 *Macrocystella*.- Lefebvre & Fatka, p. 88.

Locality: NW corner of the Tranquera dam, in the eastern side of the Carenas-Nuévalos road.

Stratigraphic position: Tuffitic bed reported as collecting site Fp32 by Josopait (1972), Santed Formation, Tremadocian-Floian transition.

Material: About thirty-three disarticulated plates, six are thecal plates (MPZ2007/712-717), three columnals (MPZ2007/719-721), and a partial stem (bearing up to four articulated columnals) belonging to the distal part of the proximal stem (MPZ2007/718), preserved as natural external and internal moulds. Additional fragmentary material is MPZ2007/722-744.

Description: The reconstruction of the theca is based on disarticulated isolated plates. The thecal plates are polygonal (roughly hexagonal) in outline, ranging in size from 2.5 to 6.5 mm across (Fig. 7.4. 3.3-5; Fig. 7.4. 4.1-4). They bear a central umbo and several prominent radial ridges, which can be observed externally (as ridges) and internally (as folds). Folds never extend to the central part of the plate. Their internal and external surfaces are smooth, lacking any trace of pore openings or granules. The plates are thin-walled and commonly broken at their margins; they bear 6 prominent, ridge-like, radiating primary ridges, which begin at the margin and can reach or not the central umbo (Fig. 7.4. 3.3-5). The ridges narrow centripetally and show subtriangular longitudinal and transverse sections, with their highest peaks at the plate margins. The transverse section of the primary ridges also displays a centripetal modification of their peaks, which grade from rounded to acute. Some further (commonly one, but rarely two) auxiliary ridges can appear intercalated between the primary ones, but they never

reach the central umbo; the transverse section of their peaks is acute, and do not reach the height of the primary ridges. In these plates, traces of pectinirhombs are absent.

The proximal stem is disarticulated from the theca. The columnals of the proximal stem are preserved as both articulated and disarticulated (Fig. 7.4. 3.1-2; Fig. 7.4. 4.5-7). They are circular in outline, and have a large lumen. Their external diameter is 4 mm. They show both external (Ef) and internal (If) flanges, the widths of which are 500 μm and 250 μm, respectively. The fulcra are visible in just two ossicles, where they show small notches marking the articulation points (Fig. 7.4. 3.1, 2; Fig. 7.4. 4.5). A fragment of the distal part of the proximal stem (Fig. 7.4. 4.7) is cylindrical; it shows the typical construction of a *Macrocystella* stem with outer proximals alternating with inner proximals, the latter abutting against the inner flanges of the former (*sensu* Paul 1968: p. 584). The lumen is large, raging from 0.8 mm (Fig. 7.4. 4.7) to 2,6 mm (Fig. 7.4. 4.6) in diameter. The external surface of the columnals (in transverse view) is smooth, lacking spines. The external borders of the outer proximal columnals are flanged (Fig. 7.4. 4.7). The distal stem and the brachioles are unknown.

Remarks: According to Paul (1968), Chauvel (1969) and Sdzuy *et al*. (2001), the key diagnostic features to identify the species of *Macrocystella*, on the basis of disarticulated material, are the shape of proximal columnals and the number and arrangement of (primary and auxiliary) ridges on thecal plates. Paul (1968) pointed out that the outline of thecal plates varies according to their position in the theca, thus in some special cases it is possible to identify the precise position of a disarticulated thecal plate. The periproct border plates, basals, radials, and orals are distinguishable, but the laterals and infralaterals are not. In the studied material, basal plates are not observed because these join proximally (aborally) forming an invagination around the stem, and invaginated borders have remained hidden. The periproct border plates, characterized by concave outlines and raised ridge-like margins, are also absent. As a result, the described thecal plates are probably infralaterals (IL) or laterals (L), with exception of those infralateral and lateral plates that contribute to the periproct and have a distinguished margin (these are L1, L4, L5, and IL4, IL5 *sensu* Paul 1968).

Comparisons: The definition of *Macrocystella pauli* Gil Cid *et al*., 1996, from ferruginous levels of the lower Caradoc (Sandbian) Cantera Shale Formation, Toledo Mountains, Spain, is based on a single specimen that comprises disarticulated thecal plates and an articulated proximal stem. The single specimen is missing and our comparison is based on the illustrations of the original paper that provide little detail (Gil Cid *et al*., 1996: Fig. 7.4. 3). Disarticulated stem plates are not preserved and this precludes a complete comparison with our material. The thecal plates of *M. pauli* differs from those of *M*. aff. *pauli* in the type of transverse and longitudinal sections of the primary ridges, which are subrectangular in the former and subtriangular in the latter, and the relatively higher primary ridges of the former (Domínguez, pers. com. 2007). As both species are disarticulated specimens, further

material is necessary to propose a formal systematic assignment of the Iberian material.

Other Tremadocian species of *Macrocystella* are *M. mariae* Callaway, 1877 (England and Wales), *M. bavarica* (Barrande, 1868) and *M. greilingi* Hammann & Sdzuy (in Sdzuy *et al*., 2001; Germany), *M. bohemicus* Barrande, 1887 (Bohemia), *M. azaisi* (Thoral, 1935) (France), *M*.? *durandi* Aceñolaza, 1999 and *M*. sp. from the *Kainella meridionalis* Zone (Tremadocian) of the Rupasca Formation, northern Argentina (the latter not yet illustrated but assigned to *M*. cf. *mariae* by Gil Cid *et al*., 1996).

Macrocystella aff. *pauli* shares with *M. mariae* the rounded outline of proximal columnals, but differs in the shape of the primary ridges, which are narrow and sharper in the former and broad and rounded in the latter; in addition, *M. mariae* commonly has two auxiliary ridges, whereas *M*. aff. *pauli* commonly has a single auxiliary ridge and rarely two. *Macrocystella bohemicus* (senior synonym of *Mimocystites bohemicus* Paul, 1968) has two (rarely three) accessory ridges; its proximal stem is similar to that of *M. mariae*, differing only in the outer proximals, which display thicker and less blade-like flanges (Paul, 1968). *M. azaisi* has more accessory ridges than *M*. aff. *pauli*, increasing up to five to eight in the subspecies *M. azaisi multicristata*; the proximal columnals are circular in both cases, but the flanges of *M. azaisi* bear fine irregular granules or spines encircling them. Only isolated thecal plates are known from *M*.? *durandi*, which are characterized by numerous accessory ridges not necessarily radially arranged. *M.*

Figure 7.4.5. *Oryctoconus.*

Figures 1, 2, 4-11, 13-19 of latex cast whitened with ammonium chloride sublimate. Figures 3, 12 of natural internal and external moulds. Scale bar represents 1 mm in figures 3-6, 8-10, 12, 13, 16-19; 2 mm in 1, 2, 11; and 3 mm in 7, 14, 15.

O. josopaiti n. sp.

1-2, Holotype (MPZ2007/750) in lateral view showing the three slender appendices and the proximal elevation.

3. Natural external mould of an specimen MPZ2007/761. 4, 6, 7. Several specimens in lateral view. MPZ2007/761-752-755. 5. Oblique view of a holdfast? with an internodal columnal attached. MPZ2007/757. 8. Partial stalk with some articulated internodal columnals of different length. MPZ2007/745. 9. Distal part of a nodal columnal with the central perforation. MPZ2007/761. 10. Isolated internodal columnal showing the central lumen. MPZ2007/748

12. Internal and external natural mould showing the axial canal infilled with sediment. MPZ2007/749. 13. Oblique view a shield (nodal columnal or holdfast) showing the facet of articulation. MPZ2007/754. 19. A possible thecal fragment of *Oryctoconus* with polygonal and very thin plates. MPZ2007/746.

O. lobatus Colchen and Ubaghs, 1969 Iberian morphotype.

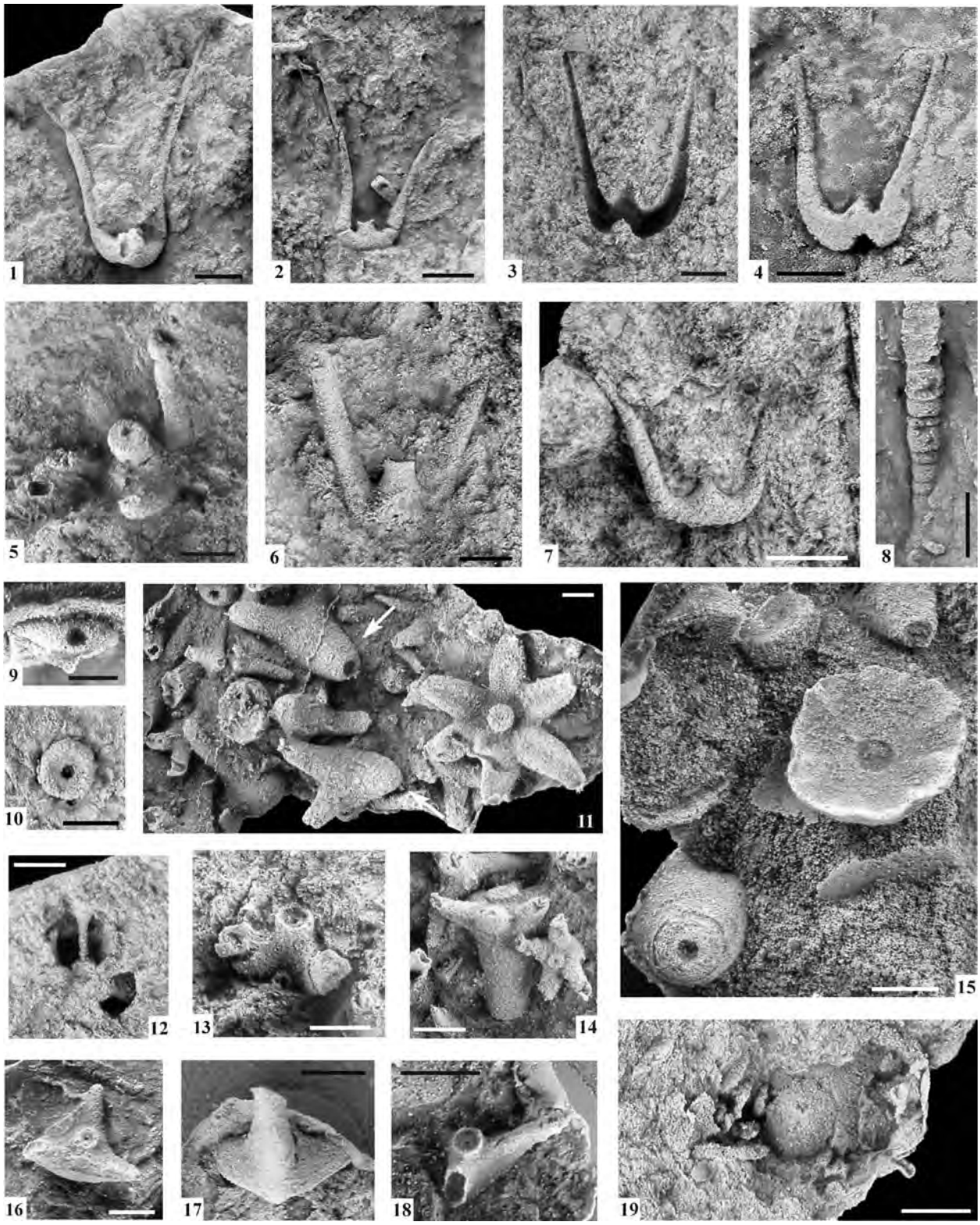
11. Several specimens of holdfast (lower arrow) and nodal columnals (upper arrow) in the same slab showing the typical anchor shape of these ossicles, proximal and distal parts and distribution of appendages. Specimen MPZ2007/670.

14. Specimen with the central proximal elevation slightly developed. MPZ17150.

15. *O. lobatus* Colchen and Ubaghs, 1969, Demanda morphotype. Holotype (MPZ17143)

O. cf. *josopaiti* n. sp.

16-18. Several specimens in proximal, oblique distal and oblique proximal view respectively. All specimens are probably holdfast as they are never pierced in the distal face.


1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19

bavarica differs from *M*. aff. *pauli* in having proximal columnals with polygonal outlines (in transverse view), and numerous auxiliary ridges (up to seven pairs). *M. greilingi* shows 4-9 pointed angles in proximal columnals (in transverse view), and the thecal plates have narrow notches and primary ridges radiating from a central boss toward the plate margins ; the German material also has more abundant accessory ridges (between 3 and 7 pairs).

Class and Family Indeterminate
Genus *Oryctoconus* Colchen and Ubaghs, 1969.

Type species: Oryctoconus lobatus Colchen and Ubaghs, 1969 from the lower Tremadocian uppermost part of the Najerilla Formation, Demanda Sierra, Spain.

Emended diagnosis: Bowl- to amphora-like shield, proximally pierced (holdfast) to longitudinally perforated (nodal columnal) by a straight axial canal (circular in cross-section), prolonged into a lobate to stellate crown of proximal appendages, unbranched, unsegmented, irregular in number (3-10), rather regularly spaced, and displaying radial symmetry. Heteromorphic stem composing of both cylindrical internodal columnals and amphora-shaped nodal columnals. .

Remarks: As previously stated by Álvaro and Colchen (2002), the systematic description of *Oryctoconus* is done with the risk of developing a parataxonomic inflation among the pelmatozoans because these holdfasts are not distinctly associated with thecas and, as a result, cannot yet been assigned to formal species with certainty. The shields anteriorly pierced of the type species (*Oryctoconus lobatus*) have been interpreted as pelmatozoan holdfasts (Álvaro and Colchen, 2002; Seilacher and Macclintock, 2005), and must be considered as parataxonomic terms that need the description of joined thecas to become formal species. In addition, the shields mimicking the shape and size of holdfasts, but longitudinally perforated by a straight canal (bearing a distinct lumen at the distal end of the shield), had not been previously described, and are here interpreted as nodal columnals forming part of a heteromorphic stem.
The shape of holdfasts and nodal columnals is similar, although the former are pierced in the proximal facet, and the latter in both proximal and distal facets. When the distal part of these ossicles is not visible, their distinction is impossible, and the term shield refers to both holdfast and nodal columnal.

Two different species of *Oryctoconus* displaying amphora-like ossicles are known: *O. dorecki* (Sdzuy, 1955) from the Tremadocian Leimitz Shales of Frankenwald, and *O. lobatus* Colchen and Ubaghs, 1969 from the lower Tremadocian uppermost part of the Najerilla Formation in the Demanda Sierra (Colchen and Ubaghs, 1969), the Valconchán Formation of the Iberian Chains (Álvaro and Colchen, 2002), the Cabitza Formation of SW Sardinia (Loi *et al*., 1995), and probably Finmark (described by Erdtmann *et al*., 1984, but designated by Berg-Madsen, 1986). According to Álvaro and Colchen (2002), their main differences are the number of appendages (5-10 *vs* 3-6, respectively) and, which is more important, the proximal face

of the shield, which is convex (trapezoidal in cross-section) and bearing a central funnel-like depression in the former and flat in the latter. Álvaro and Colchen (2002) distinguished two end-member morphotypes of *O. lobatus* that can co-occur in a single coquina displaying gradual morphological transitions: (i) the Demanda morphotype (Fig. 5.15), in which the anterior appendages are lobate and short, and its height/anterior diameter ratio is 0.4-0.6; and (ii) the Iberian morphotype (Fig. 5.11, 14), with long spinose anterior appendages and a ratio of 0.4-2.

***Oryctoconus josopaiti* n. sp.**
Fig. 7.4. 5.1-10, 12, 13, 19

non v 1970 "*Calyx*" *dorecki*.- Josopait, p. 127-128
non v 1972 "*Calyx*" *dorecki*.- Hammann, in Josopait, p. 54

Name: After Volker Josopait, the palaeontologist of the Münster University who found the fossil ossicles in the 1960s.

Holotype: MPZ2007/750. (figs. 7.4. 5.1-2)

Paratypes: MPZ2007/751, 752, 754, 755, 757, 761. (figs. 5. 3-7, 13)

Type locality: NW corner of the Tranquera dam, in the eastern side of the Carenas-Nuévalos road.

Type stratum: Tuffitic bed reported as collecting site Fp33 by Josopait (1972), Santed Formation, Tremadocian-Floian transition.

Material: Thirteen shields (holdfasts plus nodal columnals) (MPZ2007/749-761), two isolated internodal columnals (MPZ2007/747-748), in one case displaying up to ten joined plates (MPZ2007/745), and several partly articulated plates that probably represent a poorly preserved theca (MPZ2007/746), all of them preserved as natural external and internal moulds.

Diagnosis: A species of *Oryctoconus* with bowl-shaped shield; anterior faces of shield convex anteriorly, subtrapezoidal in cross-section and bearing a central funnel-like depression. Three anterior spinose appendages, slender and up to seven times longer than the basal shield.

Description: Three kind of ossicles can be distinguished: holdfast, nodal and internodal columnals. Bowl-shaped shield, up to 8 mm long, reduced to the junction of the anterior appendages, anteriorly prolonged into three slender and spiniform appendages, up to 7 mm long (Fig. 7.4. 5.1-4, 6, 7). The internodal columnal plate, directly joined anteriorly, has an inflated base with a central perforation (lumen); at the anterior face/columnal contact, the latter shows a prolongation with a distinct depression (interpreted as the articulation of the stem, probably occupied with ligaments; Fig. 7.4. 5.13). The articulation facet is raised on a truncated cone-shaped shaft with a central lumen (about 1/5 of the facet diameter) surrounded by a large concavity (areola) and narrow, smooth, peripheral, articulation surface (articulum). One specimen (Fig. 7.4. 5.5) shows the shield articulated with an internodal columnal, which has a relatively

small, circular central lumen (*ca*. 100 μm in diameter) surrounded by a depression (*ca*. 600 μm in diameter) and a peripheral raised articulum. The internodal columnals are cylindrical (Fig. 7.4. 5.5, 7.4. 5.10), up to 1 mm in diameter in isolated specimens and 600 μm in the specimen that is articulated with the shield (Fig. 7.4. 5.5). The surface of articulation with other internodal columnals is smooth and concave. The stem that has preserved ten joined columnals (Fig. 7.4. 5.8) is narrow; the height of their columnals is variable, alternating higher and lower columnals. Stem is heteromorphic alternating cylindrical internodal columnals with shield-shape nodals.

Some probable plates of the theca show polygonal outlines with smooth surfaces (Fig. 7.4. 5.19). No apertures in these plates were observed.

Comparisons: O. josopaiti n. sp. differs from the other species of the genus in the bowl-shaped aspect of the shield (both holdfast and nodal columnal), the number and shape of the spinose and long anterior appendages (up to five times longer than the basal shield), and the concavity of its anterior face.

As stated above, we do not know the morphology of their respective thecas, and the species of *Oryctoconus* are proposed as parataxonomic species. An example of intra-specific variability exclusively affecting the holdfasts was documented by Le Menn (1985): *Ancyrocrinus armoricanus* Morzadec, 1967, from the Devonian of the Armorican Massif, France, comprises two holdfast end-members grading from bowl- to amphora-like shields that mimic the external morphologies of *O. lobatus* (Iberian morphotype), *O. dorecki* and *O. josopaiti* n. sp. (Fig. 7.4. 7.A, B). The holdfasts of *Ancyrocrinus* (a Devonian crinoid) differ from those of *Oryctoconus*, among other characters, in the greater size of *Ancyrocrinus* and in the shape and symmetry of the anterior perforation, which is star-shaped in the former and circular in the latter.

Oryctoconus* cf. *josopaiti

Fig. 7.4. 5. 16-18

Locality: NW corner of the Tranquera dam, in the eastern side of the Carenas-Nuévalos road; Josopait's (1972) collecting site Fp32 in the Santed Formation, Tremadocian-Floian transition.

Material: Twenty-five specimens (MPZ2007/762-775, 943-953) preserved as natural external and internal moulds.

Description: Bowl-shaped shields (all of them are probably holdfast) with a very small size (*ca*. 2 to 3 mm). The proximal face is slightly raised in the middle of a triangular proximal face of the shield. On this morphotype, the proximal appendages are joined forming a triangular proximal face in upper view, in the middle of which the articular facet is slightly raised. The proximal face of the shield is slightly convex and perforated, where a small circular depression marks the point of articulation with the stem. The diameter of the circular depression (facet) is up to 0.5 mm. The distal part of the shield is concave and not pierced in any specimen.

Discussion: Oryctoconus cf. *josopait* differs from *O. josopaiti* in the relative length of the anterior appendages much more developed in the later. The proximal appendages of *Oryctoconus* cf. *josopait* are joined forming a triangular proximal face in plan view, in the middle of which the articular facet is slightly raised. By contrast, in *O. josopaiti* the three appendages are more differentiated or isolated and raised from the bottom of a truncated cone-shaped basal shield, displaying the typical convexity of the distal face.

Despite the co-occurrence of *Oryctoconus* cf. *josopait* and *Macrocystella* aff. *pauli*, the former can not be considered as the holdfast of the latter because all the species known from *Macrocystella* are free living.

Columnal type A

Fig. 7.4. 6.1-8

v 1972 Pelmatozoen-Reste (Typ A).- Josopait, p. 62-65, Fig. 10.

Locality: These ossicles were found by Josopait (1972) in a partly limonitized dolostone nodule, up to 15 cm thick, embedded in the offshore shales of the Furongian Valtorres Formation that crop out along the Encomienda

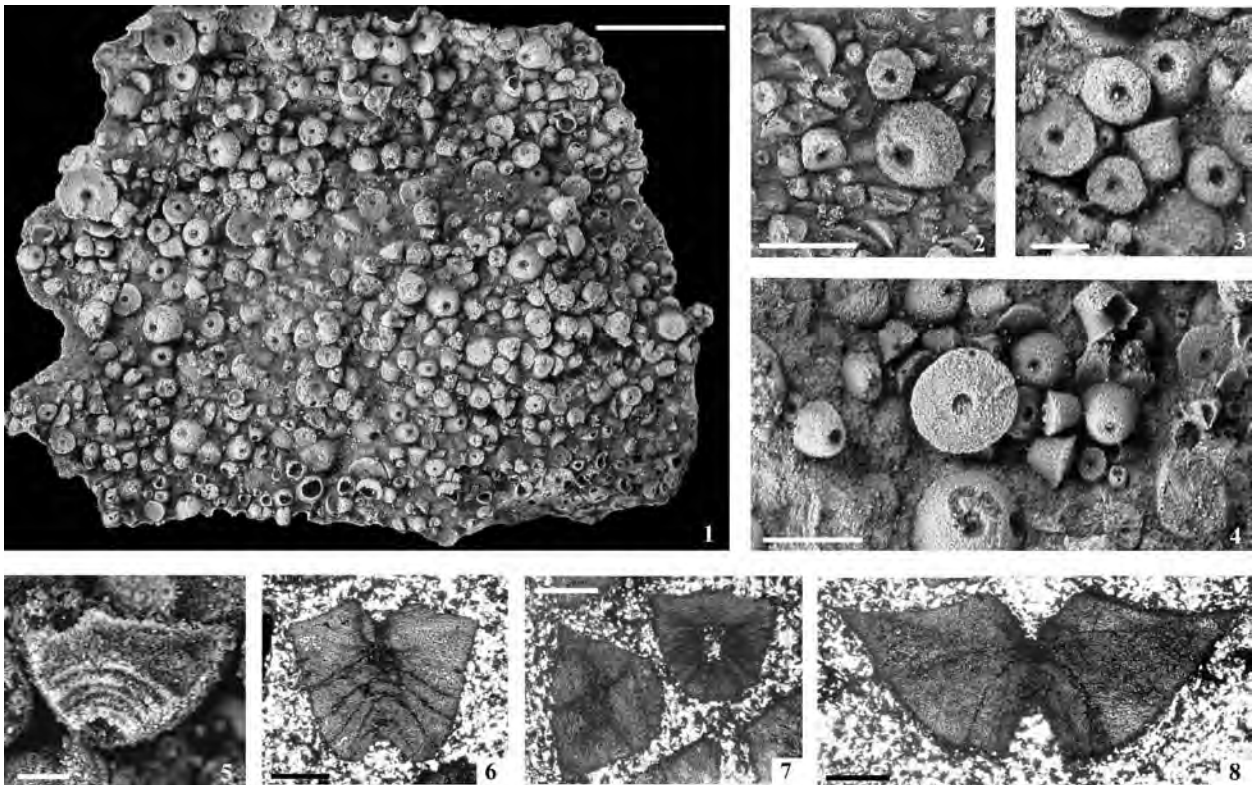


Figure 7.4.6. Pelmatozoan columnals type A.
All figures are latex cast whitened with ammonium chloride sublimate. Scale bar represents 1 cm in figures 1; 4 mm in figures 2, 3; 3 mm in figure 4, 500 µm in figures 5-8. 1. General view of a concretion with thousands of columnals. 2, 3, 4. Details of different ossicles. 5. Latex cast of a columnal with the outer wall dissolved that shows growth stages.6-8. Different specimens in thin sections preserved as iron-rich dolomite

valley, Iberian Chains (Josopait's colleting site Fp24 and stratigraphic section At_{22} of Álvaro and Vennin, 1996; Fig. 1).

Material: More than one hundred specimens (Fig. 7.4. 6.1) preserved as natural moulds in a dolomitic nodule. Material from Josopait´s collection (Münster University, Germany) as repository number L51/16/4a.

Description: Smooth, bell- to amphora-like columnal with convex and perforated base (Fig. 7.4. 6.2,4), circular transverse section, up to 2 mm long and 3.5 mm of diameter, and length/diameter ratio ranging between 0.5 and 1.5. The stereom microstructure was not observed, either in latex cast or in thin-section (Fig. 7.4. 6.5,6). Flat to slightly vaulted anterior face, lacking any anterior appendage, but bearing a concentric expansion of its lateral margin in some specimens, and displaying a central axial canal, up to 1 mm in diameter. The axial canal is straight, simple, circular in cross-section, unbranched, and crosses the columnal longitudinally. The lumen is sometimes surrounded by a thin rim.

Comparisons: These ossicles differ from *Oryctoconus* nodal columnals in the lack of anterior appendages. Their only difference with the Demanda morphotype of *O. lobatus* is the smooth outline of their anterior face. The Iberian columnals differs from the eocrinoid? spiny columnals described by Sumrall *et al*. (1997), from the Furongian of the western United States, in the lack of lateral spines. Rozhnov (2001, p. 242) and Kruse and Zhuravlev (2008) illustrated some eocrinoid ossicles from a hardground slab sampled in the upper middle Cambrian Mila Formation, Elburz Mountains, Iran, which are apparently identical, both in size and morphology, to the Iberian material. Rozhnov (2001) interpreted them as eocrinoid holdfasts but, as they are pierced in both faces, they are better considered as columnals.

Taphonomic and ontogenetic features: The distinction between original skeletal walls and secondary artefacts produced by taphonomic alteration is key for the reconstruction of any skeleton microstructure. The columnals type A preserved in a carbonate nodule show a strong difference in preservation when comparing with the specimens of *Oryctoconus* preserved as moulds in shales and sandstones: dolostone-hosted specimens retained details of the skeleton microstructure and ontogeny. Despite the entire replacement of the original calcite composition by iron-rich dolomite, the skeletons have hardly suffered from additional recrystallization. Sparry mosaics are rare and easily recognisable by the asymmetric patterns of their dolomite crystals. By contrast, the symmetric arrangement of dolomite crystals exhibited by their transverse and longitudinal sections reflects the original superposition of growth stages (Fig. 7.4. 6.5-8). Latex casts of some laterally flattened skeletons, with their outer walls broken, also allow identification of growth stages (Fig. 7.4. 6. 5). The inner cavity of the columnal type A is not empty but occupied by up to 5 transverse laminae, up to 100 µm thick, anteriorly convex, which subdivide the posterior three fourths of the shield. An axial canal passes through the centre of the laminae and commonly penetrates the distal apex of the columnal. This framework

points to a complex skeletal growth, not simply achieved by accretion of carbonate, but also by precipitation of successive proximal surfaces.

7.4.4. Implications and concluding remarks

Both the Valtorres and Santed formations are thick shale-dominated formations that have yielded scattered fossil assemblages. This can be result from either original development of impoverished shelled communities or to the onset of early diagenetic processes that destroyed their mineralized carcasses. However, two event shell concentrations have yielded a rich and diversified fossiliferous fauna, composed of disarticulated and partly fragmented trilobites, calcite- and phosphate-walled brachiopods, and echinoderm debris: event beds are tempestitic (Fp24) and tuffitic (Fp32), shelled accumulations. The tuffite reported as Fp32 by Josopait (1972) indicates the onset of an active neighbouring volcanism that provided a locus for coquina deposition, as other rare Early Ordovician echinoderm and linguliformean brachiopods have also been exclusively found in fine-grained volcaniclastic strata of NW Gondwana (e.g., Emig and Gutiérrez-Marco, 1997; Sdzuy *et al*., 2001). In both event types, a broad parautochthonous/allochthonous ratio can be estimated based on the variations in the degree of articulation of the multi-element fossils (such as echinoderms and trilobites). This feature is directly related to the fluctuations in the energy of benthic currents and the distance of transport. There, the debris of *Macrocystella* and *Oryctoconus* are disarticulated to partly articulated, indicating a short transport from their substrate. As a result, it is possible to interpret a clay-rich soft substrate for both of them. In the case of *Macrocystella*, it does not represent a sessile mud-sticker echinoderm, as it may have rested with the distal stem lying on the seafloor, the flexible proximal stem bent to allow the theca to be held upright and the brachioles extended to feed (Paul, 1968).

All the reported holdfasts and nodal columnals of *Oryctoconus* were found densely crowed both in sandstone and shale substrates. The shields are considered to have been displaced short distances by wave or current scouring, because most of them are disarticulated but not broken, and do not show any preferred orientation: some are lying with the convex apex facing down and others with them up or laterally. Local abundance suggests that they were gregarious pelmatozoans that possessed a high-reproductive potential.

Holdfast attachment structures were responsible for stabilizing and supporting the stalk and theca above the substrate and for anchoring the organism against lateral movement across the seafloor. On clay-rich soft substrates, the *Oryctoconus* pelmatozoan was faced with a problem common to sessile 'mud-sticker' organisms: how to maintain a suitable life position on or within soft bottoms submitted to accidental disturbances, such as bottom current stress, substrate consistency, and high patterns of sedimentary rate. Grapnel-like holdfasts (*sensu* Brett, 1981), such as *Ancyrocrinus* and *Oryctoconus* (Fig. 7.4. 7), are characterized by a distinct intra-specific diversity that is probably associated with morphological adaptations to specific substrate conditions. A common modification exhibited

with pelmatozoan holdfasts is the production and modification of appendages (or radices) depending on the firmness of the substrate (Brett, 1981; Álvaro and Colchen, 2002). In the case of *Ancyrocrinus armoricanus* Morzazec, 1967, a certain degree of variation on a basic holdfast morphotype was interpreted as a result of intra-specific variability (Le Menn, 1983). The author described both massive amphora-like holdfasts with short and robust appendages (pl. 18, Fig. 25, and pl. 20, Figs. 9-12) and bowl-like holdfasts with slender and long appendages (pl. 20, Fig. 8) mimicking the geometries of *O. lobatus* (Iberian morphotype *sensu* Álvaro and Colchen, 2002) and *O. josopaiti* n. sp., respectively.

Two end-member morphologies are also recognisable in *O. lobatus*, the so-called Iberian and Demanda morphotypes (Álvaro and Colchen, 2002). The Iberian morphotype of *O. lobatus* occurs both in the Cantabrian Mountains and the Iberian Chains as lag deposits on sandstone bedding and foreset planes (Álvaro and Colchen, 2002; Seilacher and Macclintock, 2005), rarely associated with disarticulated stem internodal columnals. By contrast, the Demanda morphotype of *O. lobatus*, characterized by lobate appendages, dominantly occurs in silty substrates, commonly associated with stem internodal columnals, and can show gradual variations into the Iberian morphotype.

The Iberian morphotype of *O. lobatus* approaches to the functional paradigm represented by the *Ancyrocrynus* grapnel.
Both skeletons were interpreted by Seilacher and Macclintock (2005) as a partly buried weighted anchor that would function as a ballast in high-energy substrates. High-energy environments and sandy substrates would therefore have favoured the production of robust and centimeter-sized holdfasts to afford increased anchorage. In this case, internodal columnals were commonly washed away during transport in sandy substrates. In contrast, *O. dorecki* and *O. josopaiti* n. sp. occur in tuffitic beds as partly disarticulated stem columnals and holdfasts, reworked short distances from clayey substrates. In this case, the contact with soft clayey substrates may have induced production of numerous longer appendages and miniaturization (millimetre-sized) of the holdfasts (Fig. 7.4. 7A). Development of slender and spiniform appendages (e.g., in *O. dorecki*, *O. josopaiti* n. sp., and *O.* cf. *josopaiti*), in which a large resting surface is acquired by increasing the number and length of appendages, would have increased the stability of pelmatozoans on soft clay-rich substrates (the so-called "snowshoe effect" *sensu* Savazzi 1982, 1999). The development of nodal columnals mimicking the shape and size of holdfasts in *Oryctoconus* may be useful for stabilizing the whole pelmatozoan in soft substrates (again the "snowshoe effect") under high sedimentation rates. Under these conditions, once the holdfast and distal part of the attached stem is buried, the development of a bowl-shaped nodal columnal may contribute to the stability of the echinoderm..

As a result, the reported pelmatozoans possessed both size- and shape-parameters sensitive to the degree of turbulence characteristic of their respective quiet- and rough-water environments. The phenotypic

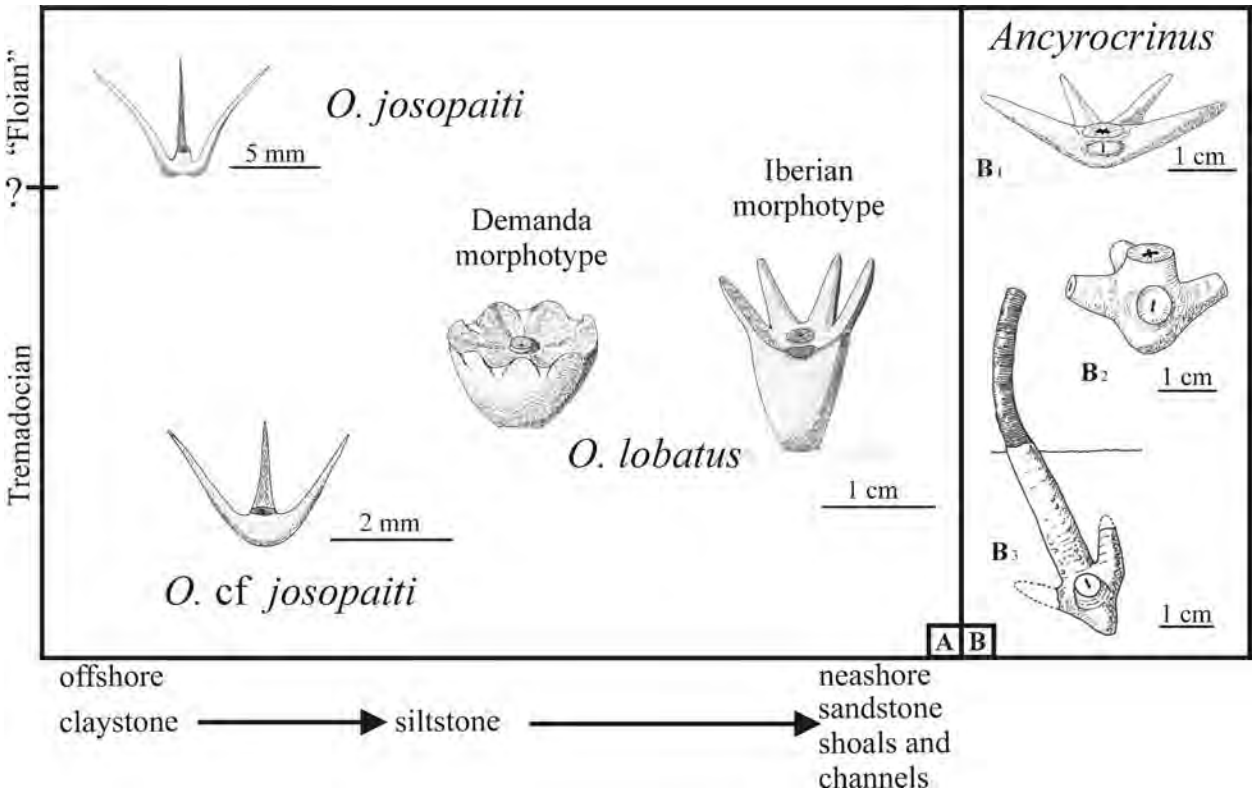


Figure 7.4.7. A. Reconstruction of different grapnel-like *Oryctoconus* holdfasts related to their occurrences, environments and inferred type substrata. B. Comparison between *Ancyrocrinus* and *Oryctoconus*. B_1. Reconstruction of *Ancyrocrinus armoricanus* based on Le Menn, 1985 (pl. 20, figs. 8-12). B_2. Sections of the proximal part and appendages of *Ancyrocrinus* (after Seilacher and Macclintock, 2005). B_3. Supposed mode of life of *Ancyrocrinus* where the grapnel stuck deep in the sediment, after Seilacher and Macclintock (2005).

gradient illustrated in figure 7.4. 7 appears to fit well with factors suggestive of quiet and turbulent conditions. Correlation between holdfast (and bowl-shaped nodal communal) form and size and grain size does provide real possibilities for employing shell morphology as an index of current strength; it must be kept in mind that grain size correlates with depth as well as with current velocity.

Another question is related to the taxonomic affinity of *Oryctoconus*. The origin of true stems with columnals on primitive pelmatozoams is an enigmatic question. According to Sprinkle (1973: p. 39), early members of both the blastozoan eocrinoids and crinozoan crinoids apparently made a similar but independent transition from a primitive and perhaps ancestral holdfast attachment appendage (now termed a stalk; see Sprinkle and Guensburg, 2001, p. 61) to a true and very similar columnal-bearing stem. The eocrinoids apparently made this transition in the middle Cambrian to Early Ordovician. Two middle Cambrian representatives, *Eustypocystis* Sprinkle, 1973 from the Secret Canyon Formation of Nevada and *Ubaghsicystis* Gil Cid and Domínguez Alonso, 2002 from the Genestosa Member of the Cantabrian Mountains, Spain, share the holomeric character of their cylindrical stem columnals. In contrast, the oldest crinoids (Tremadocian

in age), named protocrinoids by Guensburg and Sprinkle (2003: p. 7), are characterized by a pentameric stem and a large lumen. These traits are considered by the same authors as representing a pleisomorphic (primitive) crinoid character, and a key to separating the protocrinoids from other stemmed echinoderms. Subsequently, two other scenarios concerning the origin of columnals in pelmatozoans have been envisaged: (i) the crinoids may have evolved from rhombiferans either with retention of or change to a pentameric column (Ausich, 1998); in this case, pentamerism would be an apomorphic character; and (ii) pentamerism can be considered as a crinoid-derived character and holomeric columnals are plesiomorphic and inherited from blastozoans (this hypothesis is based on the observations of well-preserved pelmatozoan columnals from the basal middle Cambrian of Morocco; Clausen and Smith, 2008).

The fact that the stem internodal columnals articulated with *Oryctoconus* holdfasts (or nodal columnals) are cylindrical with small circular lumens may suggest an assignation of *Oryctoconus* to the blastozoans, likely to eocrinoids. This is based on the lack of reported crinoids bearing holomeric stems predating the Tremadocian-Floian transition (Sprinkle, 1973; Sprinkle and Guensburg, 2001), and the widespread distribution of blastozoans with holomeric stems since the middle Cambrian.

Acknowledgments

The authors are indebted to Wolfgang Hammann: he is at the origin of this paper based on our discussions on successive fieldtrips to the Lower Palaeozoic of the Iberian Chains. Emma Hammann, Enrique Villas and Franz Fürsich are thanked for facilitating the recovery of a collection from Wasserlosen (Germany); Markus Bertling for the loan of key specimens from Josopait´s collection (Münster University, Germany); and Patricio Domínguez and Sébastien Clausen for complementary information. J. Sprinkle (Texas University) and R. Parsley (Tulane University) are warmly thanked by their constructive criticism. This paper is a contribution to French ANR project (JC07_194555) 'Paleogeographic, paleoecologic, and paleoenvironmental controls on the evolution of bottom -level communities during Cambrian times' financed by CNRS-USAR; and Spanish, CGL 2006-13533 and 12975/BTE projects from the Spanish Ministerio de Educación y Ciencia and FEDER-EU, and Grupo Consolidado E-17 from the Consejería de Ciencia, Tecnología y Universidad del Gobierno de Aragón. S.Z. benefited from a pre-doctoral research grant from Departamento de Ciencia, Tecnología y Universidad del Gobierno de Aragón.

7.5

Nuevos datos sobre el género *Sucocystis* (Cincta, Echinodermata) en el Cámbrico medio de España: Implicaciones biostratigráficas y filogenéticas

Año: 2008

Referencia: Revista Española de Paleontología 23 (2), 301-313.

Autores: **Samuel Zamora** e Imran A. Rahman

Resumen: Se describe nuevo material de carpoideos de la clase Cincta del Cámbrico medio de las Cadenas Ibéricas (España). El material se compone de un ejemplar identificado como perteneciente al género *Sucocystis*. La longitud de los surcos epitecales y las características del dintel hacen posible diferenciar a *Sucocystis* sp. A del resto de los Sucocystidae conocidos. El ejemplar procede de la localidad de Mesones de Isuela (Zaragoza) y fue recogido en el techo de la Formación Murero en niveles de la zona de *Solenopleuropsis thorali*, de edad Languedociense inferior lo que permite ampliar considerablemente el rango biostratigráfico de este género en nuestro país. La comparación con el material previamente descrito en otras regiones gondwanicas, indica que se trata de uno de los representantes más antiguos del género *Sucocystis*. Se analiza la importancia de *Sucocystis* sp. A en la evolución del grupo, ya que se trata del único representante de la Familia Sucocystidae cuyo surco epitecal izquierdo alcanza la placa M2l. Tras comparar la longitud de los surcos epitecales en las distintas especies del género (*sensu* Friedrich, 1993) se observa una variación importante en número y longitud de los mismos. Esta variación hace proponer a *Sucocystis* como un grupo parafilético.

New data on the genus *Sucocystis* (Cincta, Echinodermata) from the middle Cambrian of Spain: Biostratigraphic and phylogenetic implications

Samuel ZAMORA[a] e Imran A. RAHMAN[b]

[a]Área y Museo de Paleontología. Departamento de Ciencias de la Tierra. Universidad de Zaragoza. E-50009 Zaragoza. España. samuel@unizar.es

[b]Department of Earth Science and Engineering, Imperial College London, London SW7 2AZ, United Kingdom. i.rahman@imperial.ac.uk

Abstract. New material of the carpoid class Cincta is described from the middle Cambrian of the Iberian Chains (Spain). Material consists of the dorsal surface of a well preserved individual belonging to the genus *Sucocystis*; this specimen comprises a complete theca and a partial stele. The marginal ring (*cinctus*) is composed of twelve marginal plates (M6r-M5l). Two well-defined grooves run from the mouth around the outer face of the marginal ring: the right groove is short, terminating in M2r; the left one is longer, ending in the medial part of M2l. The lintel is composed of four suropercular plates, which are larger than other supracentral ossicles. The shape of the theca, length of the left marginal groove and structure of the lintel allow *Sucocystis* sp. A to be differentiated from other members of the Sucocystidae. The specimen was found in Mesones de Isuela (Zaragoza, Spain), in levels from the upper part of the Murero Formation (lower Languedocian), which correspond to the *Solenopleuropsis thorali* zone. It is one of the oldest representatives of the genus and expands the stratigraphic range of *Sucocystis* in the middle Cambrian of Spain. *Sucocystis* sp. A is unique among the Sucocystidae in the length of the left marginal groove, which reaches plate M2l. Comparisons with other species of *Sucocystis* (*sensu* Friedrich, 1993) demonstrate that there was considerable variation in the length and number of food grooves within the genus, suggesting that *Sucocystis* may be a paraphyletic group.

Keywords: Cincta, Echinodermata, *Sucocystis*, middle Cambrian, Spain, biostratigraphy, phylogeny.

7.5.1. Introducción

Los cincta son un grupo de equinodermos primitivos que aparecen únicamente en rocas del Cámbrico medio. Su esqueleto se compone de multitud de placas calcíticas ensambladas entre si y con una estructura tridime sional denominada estereoma que, entre los filos actuales, es exclusiva de los equinodermos (Bottjer *et al*., 2006). El cuerpo de los cincta se compone de dos partes principales, teca y estela. La teca está delimitada por una serie de grandes placas que forman un anillo rígido llamado *cinctus* o marginalia. Esta estructura se encuentra cubierta, dorsal y ventralmente, por dos tegumentos de pequeñas placas ensambladas entre si que encierran la cavidad corporal. La estela es un apéndice caudal en forma de daga. Los cincta son organismos asimétricos y presentan una boca en la parte anterior derecha a partir de la cual surge un sistema ambulacral,

también asimétrico, compuesto por uno o dos surcos epitecales. En la parte anterior aparece una gran placa denominada opérculo que es la principal característica diagnóstica cuya función ha suscitado importantes controversias (Jaekel, 1918; Ubaghs, 1968b; Jefferies, 1990; Friedrich, 1993; Zamora *et al*., 2007b; Zamora y Smith, 2008).

La extraña anatomía que presentan los cincta es la responsable de que su posición filogenética haya sido ampliamente discutida. Considerados primeramente como un grupo de equinodermos pedunculados (Barrande, 1887), actualmente se barajan tres hipótesis que los sitúan, bien como un grupo basal de hemicordados (Domínguez y Jefferies, 2005), como un grupo de equinodermos blastozoos que secundariamente han perdido la simetría radial (Parsley, 1999; David *et al*., 2000) o como un grupo basal de equinodermos (Bather, 1930; Ubaghs, 1971, 1975; Jefferies *et al*., 1996; Smith, 2005; Zamora y Smith, 2008; Rahman y Zamora, en prensa).

El género *Sucocystis* es extremadamente raro en nuestro país y se encuentra representado por unos pocos ejemplares de una sola especie, *Sucocystis melendezi* (Schroeder, 1973) proveniente del Cámbrico medio (Languedociense superior) de la región de Ateca (Cadenas Ibéricas, Zaragoza).

El objetivo de este trabajo es describir un nuevo ejemplar perteneciente al género *Sucocystis* proveniente de una nueva localidad de las Cadenas Ibéricas. El fósil ha sido encontrado en el techo de la formación Murero en materiales de edad Languedociense inferior (Cámbrico medio). Este nuevo hallazgo permite ampliar considerablemente el rango estratigráfico de este género en España. Un análisis comparativo de esta nueva forma permite diferenciarla del resto de los *Sucocystis* conocidos, aunque ante la escasez de material disponible se prefiere dejar de momento el taxón en nomenclatura abierta. Además se analiza la reducción en número y longitud de los surcos epitecales en las especies del género *Sucocystis*, y su significado en la historia evolutiva del grupo.

7.5.2. Situación geográfica y geológica

El material procede de la localidad de Mesones de Isuela situada a 75 kilómetros al OSO de Zaragoza (fig. 7.5.1a). Los materiales cámbricos que aparecen en esta región se sitúan geológicamente en la parte norte de las Cadenas Ibéricas y más concretamente en la Unidad de Mesones (Gozalo y Liñán, 1988). Esta Unidad, junto a la de Herrera y Badules, conforman la subdivisión del Paleozoico de las Cadenas Ibéricas (Lotze, 1929; Carls, 1983; Liñán, 1983; Gozalo y Liñán, 1988).

Aunque los materiales cámbricos de la Unidad de Mesones son conocidos desde finales del siglo XIX y principios del XX (Donayre, 1873; Palacios, 1893; Lotze, 1929), fue Lotze (1961), quien presentó el primer esquema estratigráfico. En él, se incluían unidades estratigráficas que abarcaban desde las Capas de Embid (Cámbrico inferior) hasta las Margas de Murero (Cámbrico medio). Lotze (1961) también incluye en su trabajo una lista de los fósiles recogidos en la Formación Huérmeda (Sdzuy, 1961). Aliaga (1968) en su

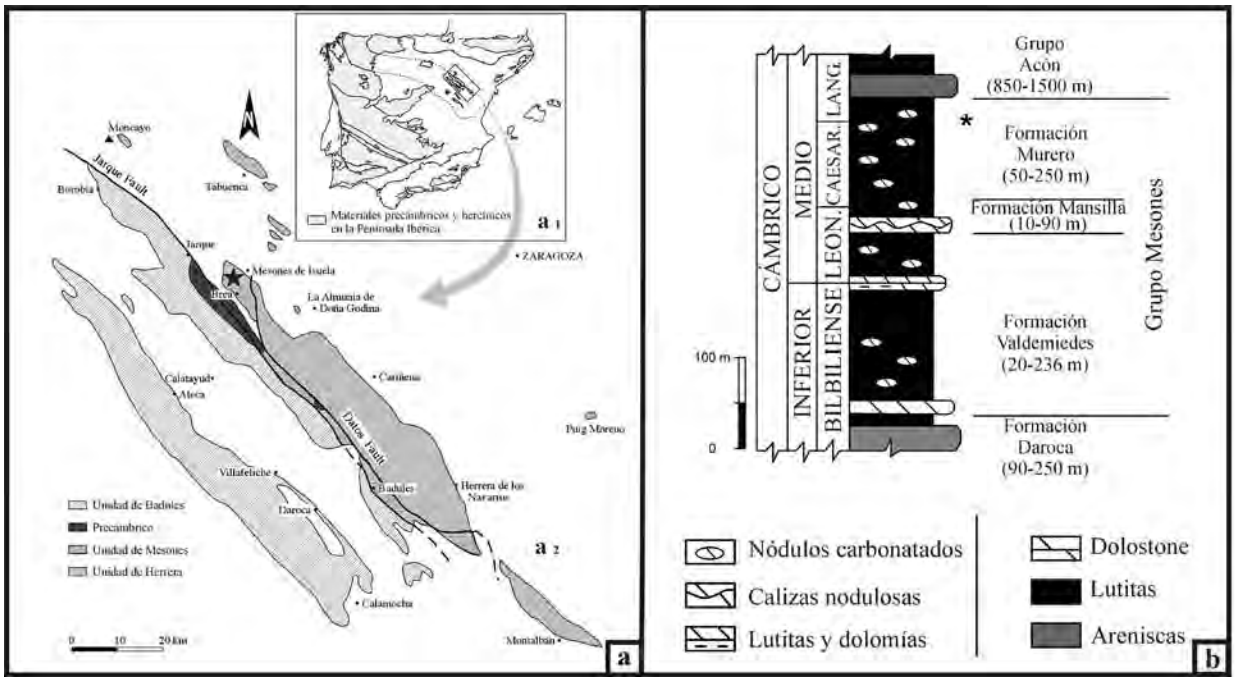


Figura 7.5.1. a: Situación geográfica y geológica de las Cadenas Ibéricas donde aparece situado el lugar exacto donde el material fue recogido, en las cercanías de Mesones de Isuela (Zaragoza). Tomado de Gozalo y Liñán (1988). b: Columna estratigráfica del Grupo Mesones donde aparece la posición estratigráfica del material estudiado en el techo de la Formación Murero. Según Liñán *et al*. (1996).

Figure 7.5.1. a. Geological and geographical setting of the locality where material was collected, near Mesones de Isuela (Zaragoza). After Gozalo y Liñán (1988). b. Stratigraphic section of the Mesones Group. The horizon where *Sucocystis* sp. A. was recovered is indicated by a * (Upper Murero Formation). After Liñán *et al*. (1996)

tesis doctoral incluye la Unidad de Mesones y amplía su conocimiento estratigráfico y paleontológico. Schmidt-Thomé (1973) y Olmo *et al*. (1981) también trabajaron algunos aspectos geológicos de esta unidad. Valenzuela *et al*. (1990) realizaron un trabajo centrado en la Unidad de Mesones entre las localidades de Brea de Aragón y Mesones de Isuela. Este trabajo incluye una cartografía detallada y dos series estratigráficas de detalle, una en el Cámbrico inferior y otra en el Cámbrico inferior-medio. Los trabajos posteriores sobre la región se han centrado básicamente en la Formación Valdemiedes, en los niveles entorno al límite Cámbrico inferior-medio (Gozalo *et al*., 1993; Clausen, 2004a,b; Dies Álvarez *et al*., 2004).

El ejemplar estudiado en este trabajo procede del techo de la Formación Murero (fig. 7.5. 1b) (Cámbrico medio) y su posición estratigráfica coincide con lo que Valenzuela *et al*. (1990) denominan tramo III de la Formación Murero. Se trata de un paquete constituido predominantemente por lutitas rojas aunque también aparecen algunos niveles intercalados de lutitas verdosas y algún nivel de areniscas. Valenzuela *et al*. (1990) identifican la presencia del trilobites *Eccaparadoxides* sp. Junto al carpoideo estudiado en este trabajo se recogieron además trilobites clasificados como *Solenopleuropsis thorali* Sdzuy, 1958, *Solenopleuropsis marginata* Sdzuy, 1958, *Bailiella* sp., *Conocoriphe sdzuyi* Courtessole, 1967, *Eccaparadoxides brachyrhachis*

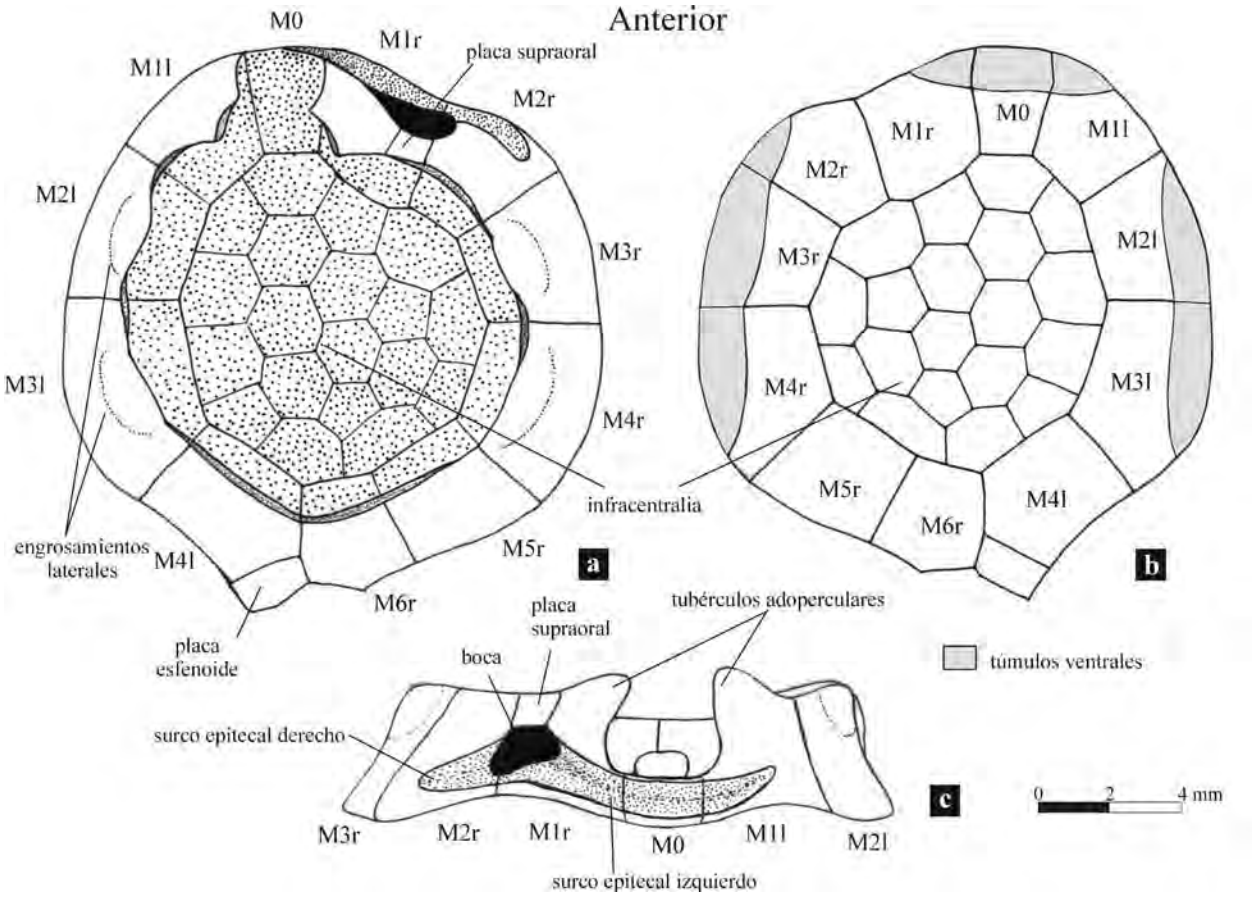


Figura 7.5.2. Reconstrucción de *Sucocystis undata* (modificada de Friedrich, 1993) donde aparecen las principales partes anatómicas que pueden reconocerse en el género *Sucocystis*. a: Dorsal, b: Ventral, c: Frontal. Abreviaturas: M. placa marginal, l. izquierda, r. derecha.

Figure 7.5.2. Reconstruction of *Sucocystis undata* (modified from Friedrich, 1993) to show the anatomical terminology and orientation of the genus *Sucocystis*. a. Dorsal view. b. Ventral view. c. Frontal view. Abbreviations: M. marginal plate, l. left, r. right.

(Linnarsson, 1883), que indican una edad de Languedociense inferior, y posiblemente Zona de *Solenopleuropsis thorali*.

Otros equinodermos descritos en los afloramientos de Mesones de Isuela incluyen placas aisladas de eocrinoideos clasificados como *Rhopalocystis*? *mesonesensis*, *Rhopalocystis*? cf. *mesonesensis* y gen. et sp. indet. (Clausen, 2004b) procedentes de la parte baja de la Formación Valdemiedes (Bilbiliense) y un edrioasteroideo clasificado como *Cambraster* cf. *tastudorum* (Zamora *et al*., 2007a) encontrado en la Formación Murero, en niveles de edad Caesaraugustiense Superior.

7.5.3. Antecedentes sobre el género *Sucocystis*

El género *Sucocystis* fue definido originariamente en Francia por Cabibel *et al*. (1959) quienes crearon la especie tipo *Sucocystis theronensis* a partir de tres ejemplares de la colección Miquel, en el Museo de Historia Natural de París. Trabajos posteriores consideraron a este género como sinónimo de *Gyrocystis* Jaekel, 1918 (ver Ubaghs, 1968b). *Sucocystis melendezi* (Schroeder, 1973) fue la primera especie de este género definida en España. Aunque, originariamente fue asignada con dudas al género *Gyrocystis* por Schroeder, posteriormente se incluyó en el género *Sucocystis* por Friedrich (1993). Los ejemplares provenían de materiales del Languedociense, Cámbrico medio de las Cadenas Ibéricas y habían sido recogido años antes por Schmitz (1971) y Josopait (1972) durante sus respectivos trabajos de tesis doctoral.

Casi de manera coetánea al trabajo de Schroeder (1973), Termier y Termier (1973) crearon en Francia el género y la especie *Trochocinctus pardailhanicus* (sinónimo subjetivo más reciente de *Sucocystis melendezi*). De acuerdo con Friedrich (1993), la prioridad de la definición de la especie corresponde al trabajo de Schroeder (1973) que fue publicado en el mes de Febrero, mientras que el trabajo de Termier y Termier (1973) se publicó en diciembre.

Friedrich (1993) enmendó el género y estableció los criterios diagnósticos que permiten identificarlo. También definió varias nuevas especies: *S. bretoni* Friedrich, 1993 y *S. acrofera* Friedrich, 1993 de Francia y *S. quadricornuta* Friedrich, 1993 y *S. undata* Friedrich, 1993 de Marruecos. Además, asignó *Cyclocinctus maroccanus* a *Sucocystis*? *maroccana* (Termier y Termier, 1973). En este mismo trabajo Friedrich creó la familia Sucocystidae. Una curiosidad de su trabajo es que realizó la reconstrucción de *Sucocystis melendezi* a partir de material proveniente del Norte de España encontrado por el Profesor Sdzuy. Este material nunca ha sido ilustrado, aunque Sdzuy (1993) en la introducción de su trabajo indica que existe un manuscrito en preparación sobre esta especie que jamás fue publicado. Tras revisar las colecciones del Instituto de Paleontología de Würzburg (Alemania) se ha concluido que el material permanece allí pero carece de localidad exacta. Recientemente se ha averiguado que procede de Ateca (Liñán, com. pers.).

Sdzuy (1993) discute la validez de la familia Sucocystidae Friedrich, 1993, y considera que los caracteres diagnósticos no son suficientes para diferenciarla de la familia Trochocystitidae, considerando a Sucocystidae como un sinónimo subjetivo más reciente de Trochocystitidae.

El último trabajo que trata el género *Sucocystis* se lo debemos también a Friedrich (1995). En él se cita por primera vez la presencia de este género en el Cámbrico medio de Cerdeña (Italia) y se discute sobre la validez de la familia Sucocystidae.

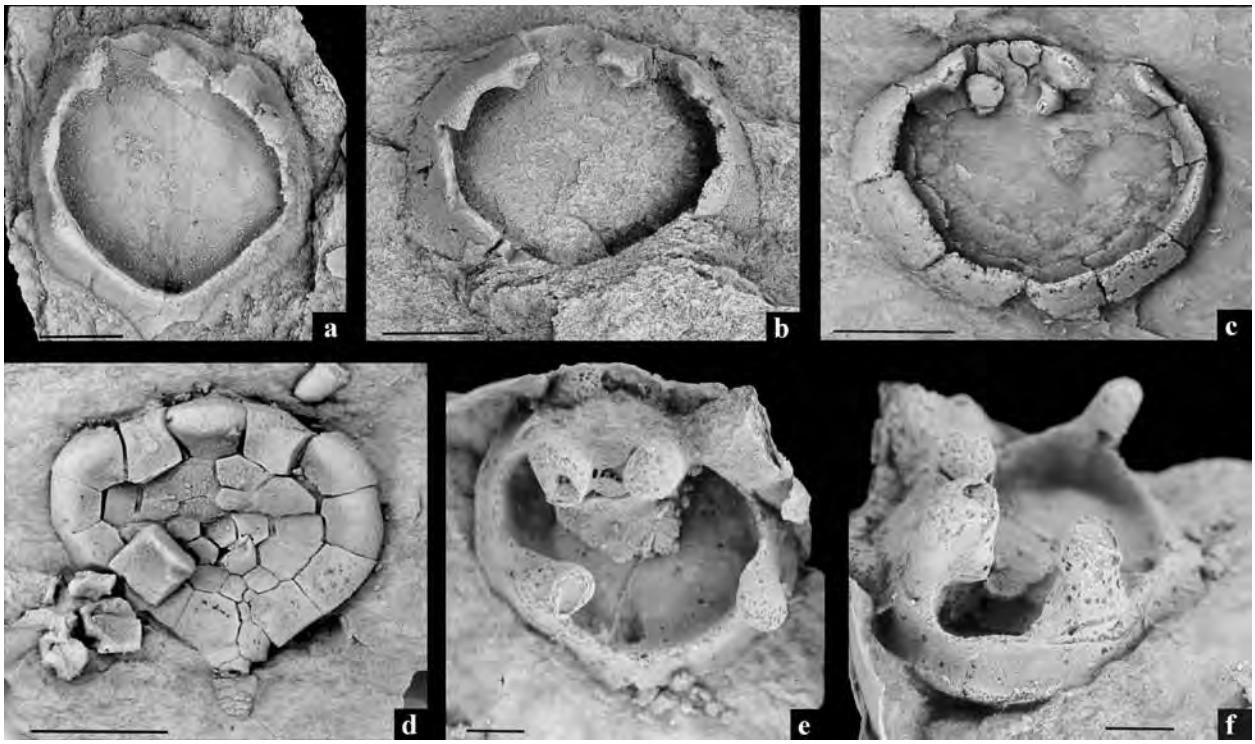


Figura 7.5.3. Fotografías de varias especies de *Sucocystis* donde se reconocen las principales características anatómicas del género. Todos los ejemplares han sido fotografiados a partir de moldes de látex teñidos con cloruro amónico. a: Cara dorsal de *Sucocystis undata* Friedrich, 1993, Holotipo IGUR 1033a. Cámbrico medio (Marruecos). Observar los engrosamientos laterales en las placas marginales típicos de esta especie. Barra: 5 mm. b: Cara dorsal de *Sucocystis melendezi* (Schroeder, 1973), Holotipo GPM L51/4/20. Cámbrico medio (Ateca, Zaragoza, Spaña). Barra: 5 mm. c: Cara dorsal de *Sucocystis acrofera* Friedrich, 1993, PIW 92V183. Cámbrico medio (Montagne Noire, Francia). Barra: 5 mm. d: Cara ventral de *Sucocystis theronensis* Cabibel, Termier y Termier, 1959, PIW 92V16II. Cámbrico medio (Montagne Noire, Francia). Barra: 5 mm. e, f: Cara dorsal y vista lateral de *Sucocystis quadricornuta* Friedrich, 1993, Holotipo PIW 92V51. Cámbrico medio (Marruecos). Observar las grandes protuberancias sobre el cinctus diagnósticos de la especie. Barra: 2 mm.

Figure 7.5.3. Different species of *Sucocystis* showing the characteristic features of the genus. All photographs are of latex casts taken from natural moulds, casts were whitened with ammonium chloride sublimate. a. Dorsal aspect of *Sucocystis undata* Friedrich, 1993, Holotype IGUR 1033a. middle Cambrian (Morocco). Note the bulky marginal plates. Scale bar: 5 mm. b. Dorsal aspect of *Sucocystis melendezi* (Schroeder, 1973), Holotype GPM L51/4/20. middle Cambrian (Ateca, Zaragoza, Spain). Scale bar: 5 mm. c. Dorsal aspect of *Sucocystis acrofera* Friedrich, 1993, PIW 92V183. middle Cambrian (Montagne Noire, France). Scale bar: 5 mm. d. Ventral aspect of *Sucocystis theronensis* Cabibel, Termier and Termier, 1959, 1959, PIW 92V16II. middle Cambrian (Montagne Noire, France). Scale bar: 5 mm. e, f. Dorsal and lateral aspects of *Sucocystis quadricornuta* Friedrich, 1993, Holotype PIW 92V51. middle Cambrian (Morocco). Note the large dorsal swellings. Scale bars: 2 mm.

7.5.4. Paleontología sistemática

El material está depositado en el Museo Paleontológico de la Universidad de Zaragoza con las sigla MPZ 2007/2479.

Material procedente de otras instituciones aparece siglado como:

NHM: Natural History Museum, London. UK.

PIW: Institut für Paläontologie der Julius Maximilians, Universität Würzburg.

Alemania.

GPM: Geologisch-Paläontologisches Institut und Museum der Westfälischen Wilhelms, Universität Münster. Alemania.

IGUR: Institut de Géologie, Université de Rennes. Francia.

Metodología y terminología empleada: Todas las fotografías y dibujos a cámara clara han sido realizados a partir de moldes de látex blanqueados con cloruro de amonio.

Los términos empleados en este trabajo para la descripción se han tomado de Ubaghs (1968), Friedrich (1993) y Sdzuy (1993). Una traducción al español de una parte de ellos puede verse en Gil Cid y Domínguez (1995) y Zamora *et al*. (2007b).

La nomenclatura de las placas marginales sigue la propuesta de Friedrich (1993) en la que la placa anterior que coincide con el plano axial se denomina M0. A partir de ella se numeran el resto según se encuentren a izquierda (M1l...Mnl) o derecha (M1r... Mnr) de ésta. Los términos anterior, posterior, lateral, izquierda, derecha, dorsal, ventral son utilizados de manera convencional según la posición de las principales aberturas (anterior) o de la posición de vida (cara inferior, ventral).

Clase CINCTA Jaekel, 1918
Familia **Sucocystidae** Friedrich, 1993

Discusión: Ubaghs (1968) en el tratado sobre paleontología de invertebrados considera la existencia de dos familias de cincta, Gyrocystidae Jaekel, 1918 y Trochocystitidae Jaekel, 1900. Friedrich (1993) creó la familia Sucocystidae donde incluye dos géneros *Sucocystis* y *Elliptocinctus* Termier y Termier, 1973. Propone con reservas que Gyrocystidae y Sucocystidae puedan ser grupos hermanos. Sin embargo Sdzuy (1993) considera que *Sucocystis* es un descendiente de *Trochocystites* Barrande, 1859 y por tanto la familia Sucocystidae es sinónima de Trochocystitidae. La principal razón que Sdzuy (1993) da para esto es que en el género *Sucocystis* presenta una teca ligeramente asimétrica, y que esta característica se observa también en *Trochocystites*.

Además considera que *Elliptocinctus* pertenece a los Gyrocystidae y que la presencia de dos ambulacros en *Elliptocinctus*, uno de ellos, el izquierdo, muy desarrollado es una característica primitiva de los Gyrocystidae. Friedrich (1995) defiende la validez de la familia Sucocystidae por poseer características distintivas suficientes.

En este trabajo se acepta la propuesta de Friedrich (1993, 1995). La familia Sucocystidae tiene características diagnosticas reconocibles y que los diferencia de las otras dos familias Gyrocystidae y Trochocystitidae. Las principales son la longitud de los surcos epitecales, la ausencia de plataforma frontal (*marginale Lippe*, *sensu* Friedrich, 1993) y la posición de los túmulos en la cara ventral.

Género *Sucocystis* Cabibel, Termier y Termier, 1959

Especie tipo: *Sucocystis theronensis* Cabibel, Termier y Termier, 1959

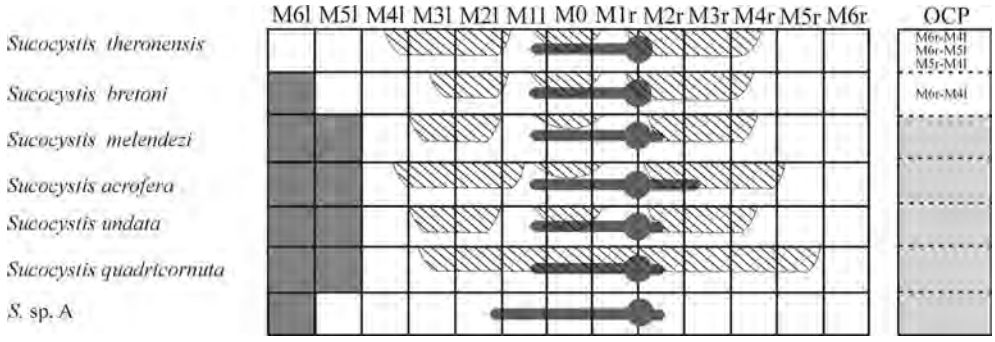


Figura 7.5.4. Disposición de los ambulacros, diagrama de placas marginales y posición de los túmulos ventrales en las especies del género *Sucocystis*. Superficie ventral en *S.* sp. A desconocida. En blanco = placas marginales presentes; círculo gris = posición de la boca; líneas gris oscuro = longitud de los surcos epitecales; rayas oblicuas = posición de los túmulos ventrales. OCP. Otras configuraciones posibles de placas marginales.

Figure 7.5.4. Schematic diagram showing the number of marginal plates comprising the cinctus, food groove distribution, and ventral swelling development on marginal plates for different species of *Sucocystis*. Ventral surface in *S.* sp. A unknown. Open boxes = marginal plate present; grey circle = position of mouth; thick grey lines = length of left or right food grooves; and oblique hatching = presence of ventral swellings on marginal plates. Abbreviations: OCP. Other possible plate arrangements, M1-M6. marginal plates, l. left, r. right.

Géneros sinónimos: *Trochocinctus* Termier y Termier (1973), *Cyclocinctus* Termier y Termier (1973).

Observaciones: Friedrich (1993) ofrece una descripción morfológica detallada de todas las especies de este género, por lo que aquí únicamente se indicarán algunas cuestiones generales sobre su morfología.

La teca de *Sucocystis* presenta un contorno de circular a piriforme aunque es algo asimétrica (figs. 7.5. 2, 3). El lado derecho siempre está más desarrollado que el izquierdo. Se compone de un numero variable de placas marginales que puede ser 11 o 12, o más raramente 10 o incluso hasta 13 (Friedrich, 1993). El número de placas marginales suele variar mucho en algunas especies (i.e. *Sucocystis theronensis*) (figs 7.5. 3, 4). Una de las principales características de este género es

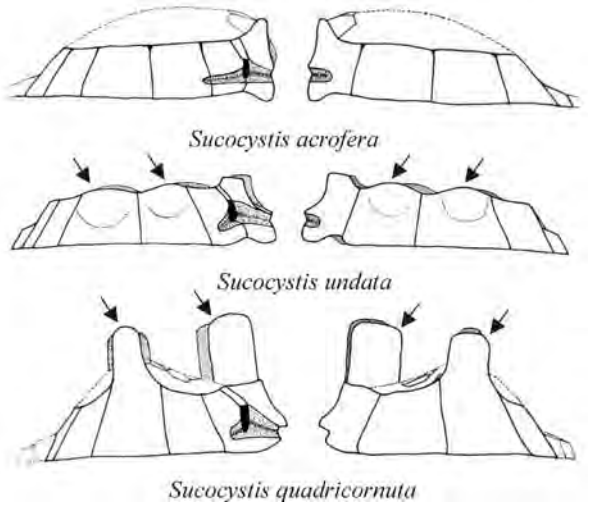


Figura 7.5.5. Reconstrucciones en vista lateral de tres especies de *Sucocystis* (modificado de Friedrich, 1993). a. *S. acrofera* Friedrich, 1993, b. *S. undata* Friedrich, 1993, c. *S. quadricornuta* Friedrich, 1993. Observar la presencia/ausencia y desarrollo de protuberancias dorsales o engrosamientos laterales en las placas marginales (ver flechas) que son la principal diferencia entre las especies.

Figure 7.5.5. Reconstructions of *Sucocystis acrofera*, *Sucocystis undata* and *Sucocystis quadricornuta* in lateral view (modified from Friedrich, 1993) to compare the development of dorsal protuberances on the marginals of different *Sucocystis* species (see arrows).

la ausencia de plataforma frontal (*marginale Lippe*, *sensu* Friedrich, 1993).

La boca se sitúa como en todos los cincta, entre las placas M1r y M2r. Todas las especies presentan un surco epitecal izquierdo que alcanza la placa M1l, excepto la aquí descrita cuyo surco izquierdo llega hasta la M2l. El surco derecho puede faltar, estar extremadamente reducido o ser ligeramente más largo y alcanzar la placa M3r (fig. 7.5. 4). Todas las especies presentan un dintel compuesto por tres (más raramente cuatro) placas postoperculares. Algunas especies desarrollan grandes protuberancias dorsales en estas placas (i.e. *Sucocystis theronensis* en la placa central o *S. quadricornuta* en las laterales). El opérculo se dispone de manera casi vertical en todas las especies.

Una característica notable de las placas marginales es que algunas desarrollan engrosamientos laterales o protuberancias dorsales. Este es el caso de las placas M2l, M3 y M4r en *S. undata* o, más notablemente, M3l y M4r en *S. quadricornuta* (figs 7.5. 3a, e, f, 5).

Las placas supracentrales suelen ser muy pequeñas y muy ornamentadas. Sin embargo las infracentrales son muy grandes, extremadamente planas y sin ornamentación (figs 7.5. 2, 3d).

Todas las especies presentan la cara inferior del cinctus ondulada como consecuencia del desarrollo de túmulos (*tumulus*, *sensu* Sdzuy, 1993) (figs. 7.5. 2, 3d). Generalmente, existe un túmulo desarrollado bajo la placa M0 que a veces se extiende lateralmente hacia las placas M1, otras veces puede faltar (i.e. *S. quadricornuta*) o estar muy reducido (i.e. *S. acrofera*). Además existen grandes plataformas ventrales (formadas por unión de varios túmulos) en las placas marginales.

La estela no está preservada en la mayoría de las especies aunque en ciertas especies es muy larga.

Especies reconocidas: *Sucocystis theronensis* y *Sucocystis bretoni* en la Formación Couloma en la Montaña Negra (Cámbrico medio, Francia), *Sucocystis melendezi* y *S. acrofera* de la misma región pero en la Formación La Gardie. *S. melendezi* se ha encontrado además en Ateca (Cadenas Ibéricas, España) en la Formación Borobia. *S. quadricornuta* procede Zona de *Bailiella* cf. *levyi* (Cámbrico medio) en el Lemdad-Synkline (Alto Atlas, Marruecos). *Sucocystis undata* procede de la Zona de *Bailiella* cf. *levyi* (Cámbrico medio), pero de la parte media del Alto Atlas, también en Marruecos. Existe un taxón asignado con dudas al género, *S.* ? *maroccana* de la Meseta Küsten en Marruecos. Además existen una serie de taxones en nomenclatura abierta como son *Sucocystis* sp. S del Cámbrico medio de Cerdeña, *S.* aff *theronensis* del Languedociense inferior en la Montaña Negra (Francia) y *S.* aff *quadricornuta* del Languedociense medio también en la Montaña Negra (Francia).

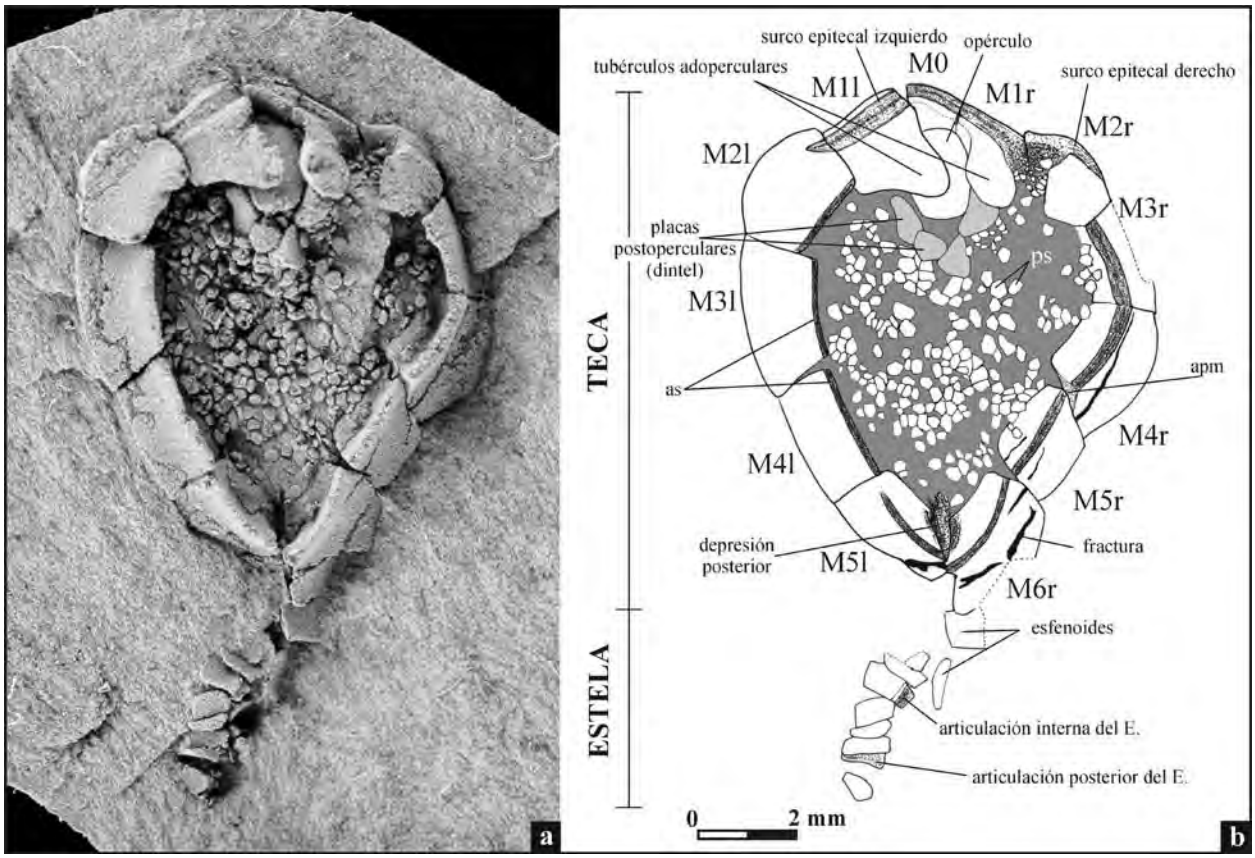


Figura 7.5.6. Fotografía y dibujo a cámara clara en vista dorsal de *Sucocystis* sp. A. MPZ2007/2479. Fotografía a partir de molde de látex teñido con cloruro amónico. Abreviaturas: M. placa marginal, l. izquierda, r. derecha, as. articulación con la supracentralia, apm. articulación entre placas marginales, E. estela.

Figure 7.5.6. a. Photograph and b. camera lucida drawing of *Sucocystis* sp. A. MPZ2007/2479 in dorsal view. Photograph of latex cast taken from a natural mould, cast whitened with ammonium chloride sublimate. Abbreviations: M. marginal plate, l. left, r. right, as. supracentral articulation facet, apm. articulation between marginal plates, E. stele.

Sucocystis sp. A
figs 7.5. 6, 7

Material y modo de conservación: Un sólo ejemplar bien conservado que representa la cara dorsal del animal. La teca se encuentra completa y articulada. Las placas supracentrales se han colapsado sobre la infracentralia. La estela se encuentra parcialmente desarticulada. El ejemplar está conservado como molde externo.

Descripción: Teca de contorno piriforme, algo asimétrica, muy ancha en la parte anterior y más estrecha en la posterior. Las medidas máximas son 10 x 8 mm. La teca se compone de doce placas marginales (M6r-M5l).

En la parte anterior derecha y entre las placas M1r y M2r se encuentra la boca que es bastante grande, de contorno ovalado y ligeramente deprimida. Las dimensiones son de 2 mm x 1 mm aproximadamente. De ella irradian dos surcos epitecales bastante profundos, uno izquierdo largo que llega a alcanzar el primer tercio de la placa M2l y otro derecho corto que ocupa casi todo el margen

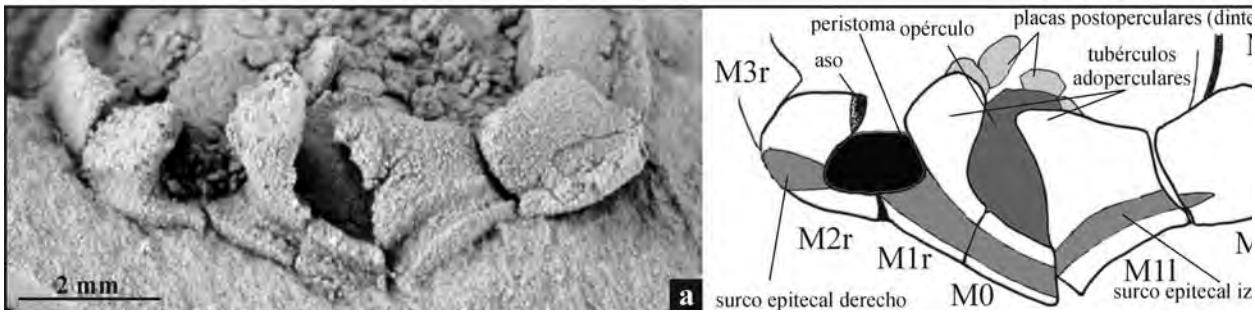


Figura 7.5.7. Fotografía y dibujo a cámara clara en vista frontal de *Sucocystis* sp. A. MPZ2007/2479. Fotografía a partir de molde de látex teñido con cloruro amónico. Abreviaturas: M. placa marginal, l. izquierda, r. derecha, aso. articulación con la placa supraoral.

Figure 7.5.7. a. Photograph and b. camera lucida drawing of *Sucocystis* sp. A. MPZ2007/2479 in frontal view. Photograph of latex cast taken from a natural mould, cast whitened with ammonium chloride sublimate. Abbreviations: M. marginal plate, l. left, r. right, aso. supraoral articualation facet.

de la placa M2r. No existe plataforma frontal.

El complejo porta-opercular se compone del opérculo, dintel, porta y dos tubérculos adoperculares. El opérculo se encuentra colapsado y es bastante grande. Su contorno es piriforme y se articula al dintel sólo por su cara posterior. Los tubérculos adoperculares son muy reducidos y se sitúan sobre las placas M1; en su cara interna presentan las facetas de anclaje con el dintel (facetas adoperculares) que son también muy reducidas. El dintel se compone de cuatro placas postoperculares bastante grandes (hasta cuatro veces más grandes que las placas supracentrales), que son claramente reconocibles.

La placa marginal M0 tiene un tamaño muy reducido y sólo se observa su parte anterior que está totalmente ocupada por parte del surco epitecal izquierdo. Las placas M1 contienen un tubérculo adopercular cada una y están también ocupadas en su parte frontal por el surco epitecal izquierdo. La placa M2r presenta su parte superior modificada para la articulación con la placa supraoral, que no se ha conservado. Su cara frontal aparece ocupada por el surco epitecal derecho. El resto de las placas marginales son bastante parecidas entre sí, presentan plataforma marginal externa e interna desarrolladas y en su parte superior la articulación con la supracentralia. La parte posterior de las placas M6r y M5l se encuentra modificada para su articulación con la estela.

Sólo se conserva parte del tegumento supracentral que está desarticulado y colapsado sobre la infracentralia. En la parte anterior se observan claramente las cuatro placas postoperculares que constituirían el dintel. El resto de las supracentrales son parecidas entre sí, de muy pequeño tamaño (menos de 500 μm) y ornamentadas.

La estela está incompleta y desarticulada. Sólo se observan placas esfenoides anchas y de gran tamaño; la primera esfenoide derecha aparece articulada con el cinctus.

Discusión y Comparación: La asignación

de este ejemplar al género *Sucocystis* viene justificada por el desarrollo de los surcos epitecales, uno derecho muy corto y otro izquierdo más largo y que alcanza la placa M2r. Otras características son el desarrollo de dintel, la teca de contorno ligeramente asimétrico, ausencia de plataforma frontal y la presencia de placas supracentrales pequeñas, numerosas y ornamentadas.

El contorno general de la teca es diferente a otros *Sucocystis*, asemejándose únicamente a algunos ejemplares de *S. theronensis* (Friedrich, 1993: lám. 7 fig. 3). En el resto de las especies, los contornos suelen ser casi circulares con relaciones longitud/anchura que rondan el 1.

Por el número de surcos epitecales, *Sucocystis* sp. A se asemeja a *S. melendezi*, *S. undata*, *S. quadricornuta* y *S. acrofera*, pero se diferencia de estas especies en que el surco epitecal izquierdo de *S.* sp. A es ligeramente más largo y alcanza la placa M2r.

El cinctus carece de engrosamientos laterales o protuberancias dorsales lo que diferencia a *S.* sp. A de especies como *S. undata* o *S. quadricornuta*. La estela en casi todas las especies es desconocida aunque en *Sucocystis* sp. A las esfenoides se asemejan bastante a las de *S. bretoni*.

Sucocystis sp. A presenta algunas características exclusivas como la longitud del surco epitecal izquierdo que es más largo que en otras especies, el contorno de la teca o el numero de placas que componen el dintel, aunque ante la falta de más material se prefiere mantener el taxón en nomenclatura abierta de momento.

Localidad y edad: Mesones de Isuela (Zaragoza), Formación Murero, Cámbrico medio, Languedociense, Zona de *Solenopleuropsis thorali*.

7.5.5. Implicaciones biostratigráficas

De todas las especies de *Sucocystis* conocidas únicamente se conoce con exactitud la posición estratigráfica del material procedente de la Montagne Noire (Francia) y de las Cadenas Ibéricas (España). La posición estratigráfica del material de Marruecos se conoce sólo a grandes rasgos mientras que el nivel concreto del material procedente de Italia se desconoce.

En las Cadenas Ibéricas se han encontrado dos especies. *Sucocystis melendezi*, proviene de la parte alta del Grupo Acón, de niveles con trilobites (descritos por Shergold y Sdzuy, 1991) equivalentes al Languedociense superior (Álvaro *et al*., 2001). *Sucocystis* sp. A. se ha encontrado en el techo de la Formación Murero, en la zona de *Solenopleuropsis thorali* y por tanto es de edad Languedociense inferior según la definición original del piso (Álvaro y Vizcaïno, 1998).

Las especies de Francia proceden todas de la Montagne Noire en diferentes estratos. Según Vizcaïno y Lefebvre (1999) y Álvaro *et al*. (2001), *Sucocystis theronensis* Cabibel, Termier y Termier, 1959 procede de la Zona de *Solenopleuropsis* (*Solenopleuropsis*) y de la parte baja de la Zona de *Jincella*? cf.

prantli de edades Languedociense inferior y medio respectivamente. *Sucocystis bretoni* Friedrich, 1993 proviene de la base de la Zona de *Jincella*? cf. *prantli* de edad Languedociense medio. Ambas especies han sido encontradas en la Formación Coulouma. *S. acrofera* Friedrich, 1993 proviene de la parte alta del Languedociense medio (Zona de *Bailiella souchoni*) y *S. melendezi* (Schroeder, 1973) de la parte alta del Languedociense medio y el superior (Zonas de *B. souchoni* y de *Eccparadoxides macrocercus*). Ambas especies han sido encontradas en la Formación La Gardie.

Todos los ejemplares de *Sucocystis quadricornuta* Friedrich, 1993 proceden de la zona de *Bailiella* cf. *levyi* (*sensu* Geyer, 1990) en el Sinclinal de Lemdad (extremo oriental del Alto Atlas, Marruecos). *Sucocystis undata* Friedrich, 1993 procede de la misma zona biostratigráfica, pero en la región central del Alto Atlas (Marruecos). La zona de *Bailiella* cf. *levyi*, equivale en la Península Ibérica y Francia a los últimos niveles con *Solenopleuropsis* de edad Languedociense inferior (Álvaro *et al*., 2003).

El material procedente de Cerdeña de *Sucocystis* sp. S, fue recogido por el Profesor Hammann en la Formación Cabitza, en Iglesias-Gonnesa. Friedrich (1995) no indica el nivel concreto de procedencia, así que nos tenemos que guiar por la edad de esta formación, que en esta área incluye todo el Caesaraugustiense y el Languedociense (Loi *et al*., 1995; Álvaro *et al*., 1999).

Una vez vista la distribución de todas las especies de *Sucocystis* se concluye que una de las especie más antiguas es *S.* sp. A del Languedociense inferior de España. De edad similar son las especies de Marruecos, *Sucocystis undata* y *S. quadricornuta*. *S. theronensis* también aparece en el Languedociense inferior aunque su distribución se extiende hasta el medio en la Montaña Negra. *Sucocystis bretoni* y *S. acrofera* caracterizan el Languedociense medio en Francia. *Sucocystis melendezi* caracteriza bien la parte alta del Languedociense medio y el Languedociense superior en Francia por lo que su presencia en el Grupo Acón en las Cadenas Ibéricas junto a trilobites del Languedociense superior es coherente con su distribución en Francia (Shergold y Sdzuy, 1991; Álvaro *et al*., 2001). Finalmente, el taxón en nomenclatura abierta de Cerdeña permanece sin ubicación estratigráfica precisa.

7.5.6. Implicaciones filogenéticas

Uno de los principales problemas en el estudio de los cincta es el establecer criterios diagnósticos exclusivos para las diferentes familias. Friedrich (1993) fue el primero en evidenciar este problema indicando que, comparados con otros equinodermos, los cincta son una clase con unas autapomorfías claras, pero a su vez falta de caracteres diagnósticos claros con los que diferenciar distintos grupos o familias. De hecho, una de las principales discusiones existentes en la taxonomía de los cincta trata sobre la existencia de dos o tres familias (ver discusión en Friedrich, 1993, 1995; Sdzuy, 1993).

La principal característica

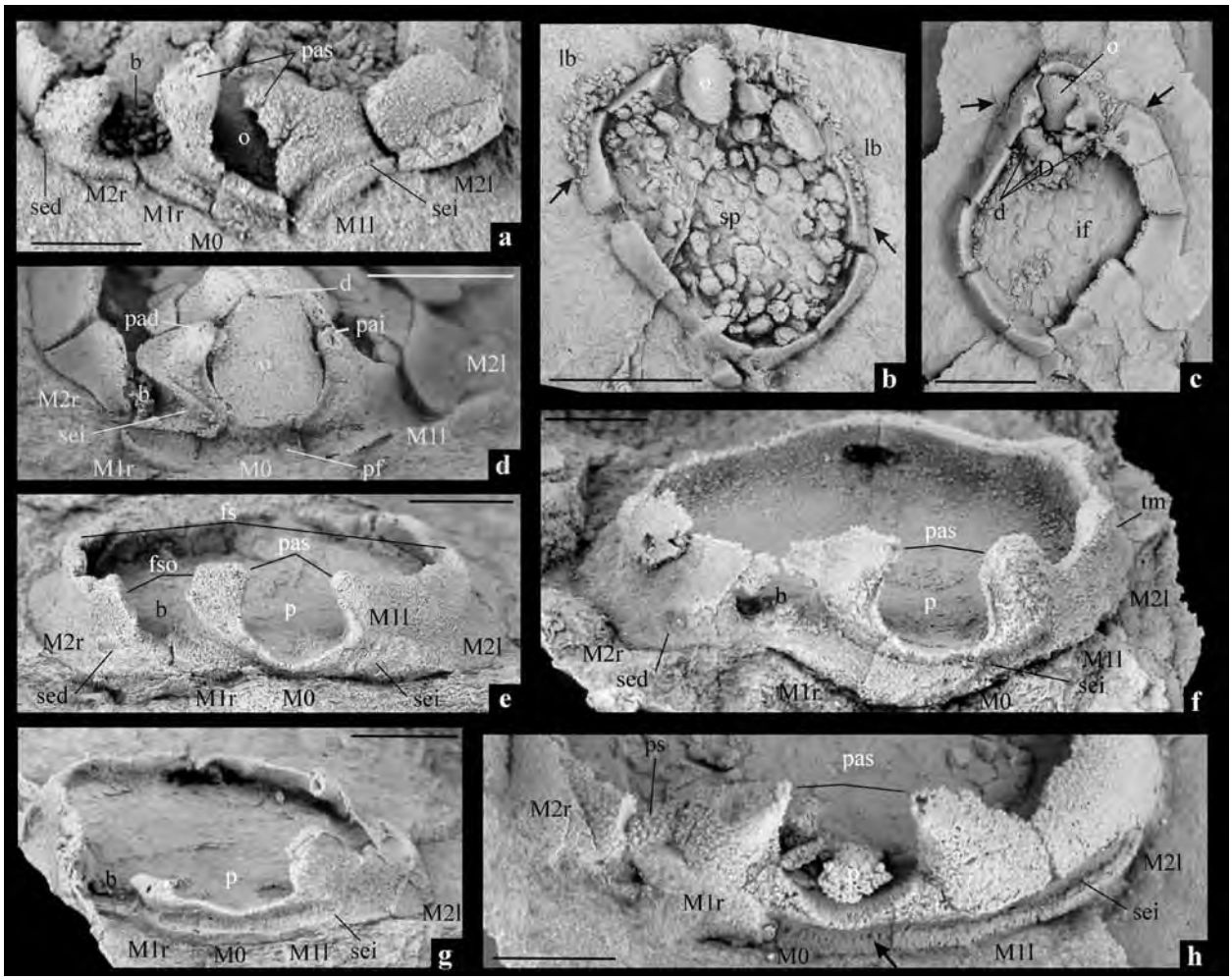


Figura 7.5.8. Diferentes configuraciones de los surcos epitecales en distintos cincta. Todos los ejemplares han sido fotografiados a partir de moldes en látex teñidos con cloruro amónico. a. *Sucocystis* sp. A. MPZ2007/2479. Barra: 2 mm. b. *Sotocinctus ubaghsi* Sdzuy, 1993. MPZ2008/3. Barra: 5 mm. c. *Elliptocinctus barrandei* (Munier-Chalmas and Bergeron, 1889). NHM E 7696. Barra: 5 mm. d. *Gyrocystis testudiformis* Friedrich, 1993 MPZ2008/4. Barra: 3 mm. e. *Sucocystis melendezi* (Schroeder, 1973), Holotipo GPM L51/4/20. Barra: 3 mm. f. *Sucocystis undata* Friedrich, 1993, Holotipo IGUR 1033a. Barra: 3 mm. g. *Sucocystis acrofera* Friedrich, 1993, Holotipo PIW 92V43a. Barra: 3 mm. h. *Trochocystites bohemicus* Barrande, 1887 PIW 92V1. Barra: 3 mm. Abreviaturas: b. boca, d. dintel., fs. faceta con la supracentralia, if. infracentralia, l. izquierda, lab. labro, M. placa marginal, o. opérculo, pas. procesos adoperculares, pai. proceso adopercular izquierdo, pad. proceso adopercular derecho, pf. plataforma frontal, p. porta, ps. placa supraoral, r. derecha, sei. surco epitecal izquierdo, sed. surco epitecal derecho, sp. supracentralia.

Figure 7.5.8. Length of marginal grooves in different species of cinctans. All photographs are of latex casts taken from natural moulds, casts were whitened with ammonium chloride sublimate. a. *Sucocystis* sp. A. MPZ2007/2479. Scale bar: 2 mm. b. *Sotocinctus ubaghsi* Sdzuy, 1993. MPZ2008/3. Arrows indicate end of marginal grooves, Scale bar: 5 mm. c. *Elliptocinctus barrandei* (Munier-Chalmas and Bergeron, 1889). NHM E 7696. Scale bar: 5 mm. Arrows indicate end of marginal grooves. d. *Gyrocystis testudiformis* Friedrich, 1993 MPZ2008/4. Scale bar: 3 mm. e. *Sucocystis melendezi* (Schroeder, 1973), Holotype GPM L51/4/20. Scale bar: 3 mm. f. *Sucocystis undata* Friedrich, 1993, Holotype IGUR 1033a. Scale bar: 3 mm. g. *Sucocystis acrofera* Friedrich, 1993, Holotype PIW 92V43a. Scale bar: 3 mm. h. *Trochocystites bohemicus* Barrande, 1887 PIW 92V1. Scale bar: 3 mm. Abbreviations: M. marginal plate, l. left, r. right, o. operculum, pas. adopercular processes, pai. left adopercular process, pad. right adopercular process, b. mouth, sei. left food groove, sed. right food groove, lab. labrum, sp. supracentralia, d. lintel., if. infracentralia, fs. supracentral articulation facet, pf. broad anterior shelf, p. porta, ps. supraoral plate.

diferenciadora entre ellas es el número y longitud de los surcos epitecales (Ubaghs, 1968; Friedrich, 1993). Los cincta pueden presentar uno o dos surcos epitecales. Estos surcos surgen de la boca y, en vida, estuvieron cubiertos por multitud de pequeñas placas que conformaron una estructura llamada labro. La familia Trochocystitidae se caracteriza por la presencia de dos surcos epitecales largos que sobrepasan la mitad del contorno de la teca, la Sucocystidae por un surco epitecal izquierdo medio y uno derecho ausente o muy reducido y la Gyrocystidae por un único surco izquierdo muy reducido. Ya que todos los cincta más antiguos conocidos (i.e. *Sotocinctus ubaghsi* Sdzuy, 1993 fig. 7.5. 8b, *Asturicystis jaekeli* Sdzuy, 1993 o *Trochocystoides planus* Sdzuy, 1993) presentan dos surcos epitecales largos, Sdzuy (1993), planteó la hipótesis de que la condición ancestral fuera esta. El criterio estratigráfico no es *a priori* el mejor para conocer si una estructura es primitiva o derivada. De hecho el cincta más antiguo conocido hasta la fecha presenta un único surco epitecal izquierdo Rahman y Zamora (en prensa).

La ontogenia de los cincta tampoco ofrece por el momento ninguna solución para conocer cual fue la condición primitiva de los surcos epitecales en los cincta. Al menos en las colecciones existentes de cincta, no se ha observado ninguna variación en la longitud y número de los surcos entre individuos de distinto tamaño.

Para tratar de esclarecer la condición primitiva de los surcos epitecales en los cincta hay que estudiar la misma característica en otros grupos de equinodermos. De todos los equinodermos primitivos conocidos los ctenocystoideos son el grupo que más se parecen superficialmente a los cincta (Friedrich, 1993; Jefferies *et al*., 1996; Domínguez-Alonso, 1999; David *et al*., 2000). En ambos, un anillo de placas marginales se encuentra cubierto por dos membranas de placas. La boca en ambos se abre lateralmente a través de dicho anillo. Mientras que los cincta presentan surcos alimenticios que se dirigen a la boca, en los ctenocystoideos, a partir de la boca, irradia hacia izquierda y derecha el ctenidio (series de pequeñas placas que cubren la parte anterior, protegiendo la gran cavidad anterior). Estas estructuras han sido interpretadas como surcos alimenticios protegidos por placas coberteras y que se dirigen hacia la boca (Robison y Sprinkle, 1969; Domínguez-Alonso, 1999). Las placas del labro de los cincta y las placas ctenidiales de los ctenocystoideos son estructuras homólogas (Domínguez-Alonso, 1999). La disposición del ctenidio es simétrica mientras que el labro que cubre los surcos epitecales es asimétrico. La condición ancestral en los cincta fue seguramente la de dos surcos epitecales ya que esta es la condición existente en los ctenocystoideos, y por tanto es seguramente la que también tuvo el ancestro común de ambos.

A lo largo de la evolución de los cincta se observa una reducción de los surcos epitecales en longitud y número. Esta reducción se produce seguramente de manera independiente en las diferente familias de cincta. En la familia Gyrocystidae, por ejemplo, este proceso conlleva la reducción total del surco epitecal derecho y el acortamiento del

izquierdo (i.e. *Gyrocystis testudiformis*, fig. 7.5. 8d). .

De las siete especies reconocidas en el género *Sucocystis* cinco presentan dos surcos epitecales. Esta condición se observa también en otros géneros como *Trochocystites* o *Sotocinctus* (fig. 7.5. 8b), aunque en estos los surcos son mucho más largos. De todas ellas *S. acrofera* (fig. 8g) presenta un surco derecho más largo que otras especies alcanzando la placa marginal M3r y *S.* sp. A (fig. 7.5. 8a) uno izquierdo más desarrollado que alcanza la placa M2l. Especies como *S. quadricornuta*, *S. undata* (fig. 7.5. 8f) o *S. melendezi* (fig. 8e) experimentan una reducción de ambos surcos de manera que el izquierdo alcanza sólo la placa M1l y el derecho es muy reducido alcanzando la primera parte de la placa M2r. Por último *S. theronensis* y *S. bretoni* ya no presentan surco epitecal derecho. Esta gran variación en longitud y número de los surcos epitecales parece indicar que *Sucocystis* (*sensu* Friedrich, 1993) es probablemente un grupo parafilético.

Agradecimientos

En primer lugar queremos expresar nuestro agradecimiento a Jorge Colás (Universidad de Zaragoza) por encontrar el ejemplar estudiado en este trabajo. A los Drs. Gerd Geyer (Instituto Paleontológico de Würzburg, Alemania), Bertrand Lefebvre (Universidad Claude Bernard, Lyon, Francia), Markus Bertling (Universidad de Münster, Alemania), Andrew B. Smith y Richard Jefferies (ambos del Natural History Museum, Londres), se les agradece enormemente el acceso al material previamente estudiado por otros investigadores y depositado en sus respectivas instituciones. El excelente trabajo de los revisores, Dra. Monica Martí Mus (Universidad de Extremadura) y Dr. Patricio Domínguez (Universidad Complutense, Madrid) ha mejorado el manuscrito. También agradecemos la labor del editor, Dr. Rodolfo Gozalo.

El programa Europa de la CAI ha subvencionado las visitas del primer firmante a los centros de Alemania y Londres para revisar colecciones. Este trabajo es una contribución al Proyecto Consolíder CGL2006-12975/ BTE («MURERO») del Ministerio de Educación y Ciencia de España, y al Grupo Consolidado E-17 («Patrimonio y Museo Paleontológico») de la Consejería de Ciencia, Tecnología y Universidad del Gobierno de Aragón. El primer autor (S. Z.) goza de una beca predoctoral financiada por el Departamento de Ciencia, Tecnología y Universidad del Gobierno de Aragón. IR agradece al National Environmental Research Council (NER/S/A/2005/13593) por el soporte financiero. Por último, agradecer a Isabel Pérez Urresti, por sus fotografías del material.

7.6

El carpoideo cincta más antiguo (*stem-group* Echinodermata) y la evolución del sistema vascular acuífero

Título original: The oldest cinctan carpoid (stem-group Echinodermata) and the evolution of the water vascular system

Año: en prensa

Referencia: Zoological Journal of the Linnean Society

Autores: Imran A. Rahman y **Samuel Zamora**

Resumen: Se describe mediante microtomografía de rayos X y modelos tridimensionales computerizados un nuevo cincta (*Protocinctus mansillaensis* gen. et sp. nov.), procedente del Cambrico Medio basal de las Cadenas Ibéricas (Noroeste de España). Trabajar con este método es posible gracias a la inusual preservación de los fósiles, que están recristalizados en calcita. *Protocinctus* posee una teca ovalada con un único surco alimenticio izquierdo largo y el cinctus está abierto en su cara ventral posterior. Esta combinación de características es única entre los cincta conocidos. A través del estudio de los ejemplares originales y los fósiles virtuales ha sido posible reconstruir la paleobiología de *Protocinctus*. Los cincta se interpretan como filtradores faríngeos con un estómago en forma de U. El apéndice posterior (estela) se utiliza para estabilizar el animal sobre el sustrato. Los cincta son críticos para entender la historia evolutiva del *stem-group* de los equinodermos ya que ilustran la transición de un sistema vascular acuífero par (primitivo) hacia uno construido sólo por el hidrocele izquierdo (derivado). La primera condición se observa también en otro grupo basal de equinodermos, los ctenocystoideos, y fue seguramente la condición ancestral de equinodermos y hemicordados.

The oldest cinctan carpoid (stem-group Echinodermata) and the evolution of the water vascular system

Imran A. RAHMAN[a], Samuel ZAMORA[b]

[a]Department of Earth Science and Engineering, Imperial College London, London SW7 2AZ, United Kingdom. i.rahman@imperial.ac.uk

[b]Área y Museo de Paleontología. Departamento de Ciencias de la Tierra. Universidad de Zaragoza. E-50009 Zaragoza. España. samuel@unizar.es

Abstract: A new cinctan (*Protocinctus mansillaensis* gen. et sp. nov.) from the early Middle Cambrian of the Iberian Chains (northeast Spain) is described with the aid of X-ray microtomography and three-dimensional computer models. Investigation in this manner was possible due to the unusual condition of fossils, which are preserved as recrystallized calcite. *Protocinctus* possesses an elongate body with a single left anterior feeding groove and an open posterior marginal frame (in ventral view); this combination of characters is unique amongst cinctans. Through the study of original specimens and 'virtual fossils' it was possible to reconstruct the palaeobiology of *Protocinctus*; cinctans are interpreted as pharyngeal basket feeders with a U-shaped gut, using their posterior appendage to aid stability on the sediment surface. Cinctans are critical to understanding the evolutionary history of the echinoderm stem-group as they illustrate the transition from a paired water vascular system (basal) to one constructed from just the left hydrocoel (derived). The former condition is also observed in another group of stem-group echinoderms, the ctenocystoids, and was the situation in the latest common ancestor of echinoderms and hemichordates.

Key words. Cambrian – carpoids – Cincta – echinoderm – phylogeny – Spain – virtual palaeontology – water vascular system.

7.6.1. Introduction

Cinctans are an enigmatic group of exclusively Middle Cambrian echinoderms. Together with ctenocystoids, stylophorans and solutes they comprise the carpoids, a wholly extinct group of deuterostomes whose biological affinities are extremely contentious due to their unusual character combination. Carpoids possess a skeleton composed of calcite plates with a characteristic three-dimensional microstructure (stereom), a character restricted to the echinoderms amongst extant deuterostomes (Bottjer *et al*., 2006). However, all living echinoderms exhibit pentamery (five-fold radial symmetry), whereas carpoids are asymmetrical or bilaterally symmetrical. In addition, some carpoids may have possessed gill slits (Domínguez, Jacobson and Jefferies, 2002; Smith, 2005, 2008), which do not occur in modern echinoderms, and the existence of an echinoderm-type water vascular system is debated (Smith, 2005). As a result, there are a variety of palaeobiological and phylogenetic hypotheses for carpoids, with cinctans interpreted as (i) derived blastozoans (Parsley, 1999; David *et al*., 2000), (ii) stem-group hemichordates (Domínguez and Jefferies, 2005) or (iii) basal stem-group echinoderms (Jefferies, 1990; Smith, 2005).

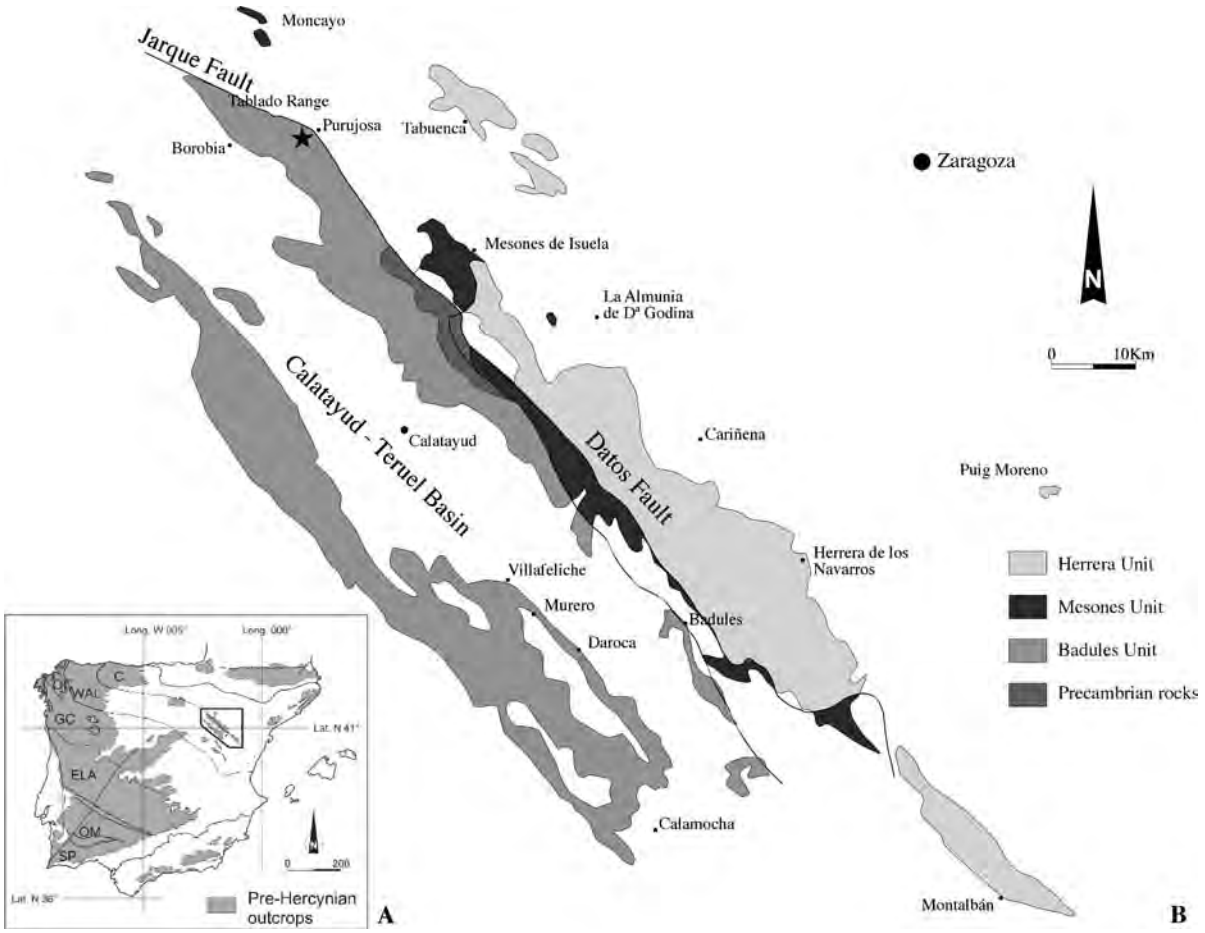


Figure 7.6.1. A, B, Geographic and geological setting of the Iberian Chains (northeast Spain) showing the type locality (indicated by the star) and surrounding areas. Modified from Gozalo and Liñán (1988).

Trochocystites bohemicus Barrande, 1887 was the first cinctan to be described, from the Skryje Shales of Bohemia (Czech Republic). Cinctans were subsequently reported from parts of western Gondwana and Siberia (Jaekel, 1918; Ubaghs, 1968b; Schröeder, 1973; Friedrich, 1993, 1995; Sdzuy, 1993; Fatka and Kordule, 2001; Rozhnov, 2006; Zamora and Smith, 2008). The oldest cinctan to date is a poorly preserved specimen of *Asturicystis* sp. (*sensu* Sdzuy, 1993), from the early Middle Cambrian (Lower Caesaraugustian, *Badulesia tenera* Zone) of Presa del Porma, north Spain (Sdzuy, 1993). *Asturicystis havliceki* Fatka and Kordule, 2001 from the Jince Formation of the Czech Republic may be older or equal in age; however, the stratigraphic correlation of Bohemian and Mediterranean faunas is problematic (Sdzuy, 1993; Álvaro and Vizcaïno, 1998; Fatka, 2006), and the morphology of this species is incompletely known. The next youngest finds are well preserved specimens of *Asturicystis jaekeli* Sdzuy, 1993, *Sotocinctus ubaghsi* Sdzuy, 1993 and *Trochocystites planus* Sdzuy, 1993, from a nearby locality in north Spain (Soto de Caso), Lower Caesaraugustian, *Badulesia juliverti* Zone. This material comprises the so-called "early Cincta" fauna, defined by Sdzuy (1993: 191).

A new cinctan, *Protocinctus*

mansillaensis gen. et sp. nov., is here reported from the early Middle Cambrian of Spain. This material represents the oldest recorded occurrence of the group, increasing the stratigraphic range of the Cincta. Cinctans are typically preserved as moulds; however, the specimens studied herein are preserved in three-dimensions as recrystallized calcite. As a result, they were suitable for study using a combination of conventional techniques and computed tomography. The anatomy of *Protocinctus* is described below, with morphofunctional information used to draw conclusions regarding cinctan palaeobiology. These findings improve our knowledge of this intriguing group, forming the basis for a discussion of the phylogenetic position and evolutionary history of cinctans.

7.6.2. Geological setting and stratigraphy

The material described herein was collected from Cambrian rocks in the northern part of the Iberian Chains, northeast Spain (Fig. 7.6. 1). There are two large Palaeozoic outcrops in this area, trending NW-SE and separated by the Tertiary-aged Calatayud-Teruel basin (Lotze, 1929; Carls, 1983). Palaeozoic rocks are structured into three tectonostratigraphic units, the Mesones, Herrera and Badules units (Gozalo and Liñán, 1988), with Cambrian outcrops common in all three. Fossils were found in Cambrian rocks from the southwest part of Purujosa village, these deposits are located in the Badules Unit. Purujosa is part of the Tablado Range, 75 km west of Zaragoza, the major city in the area.

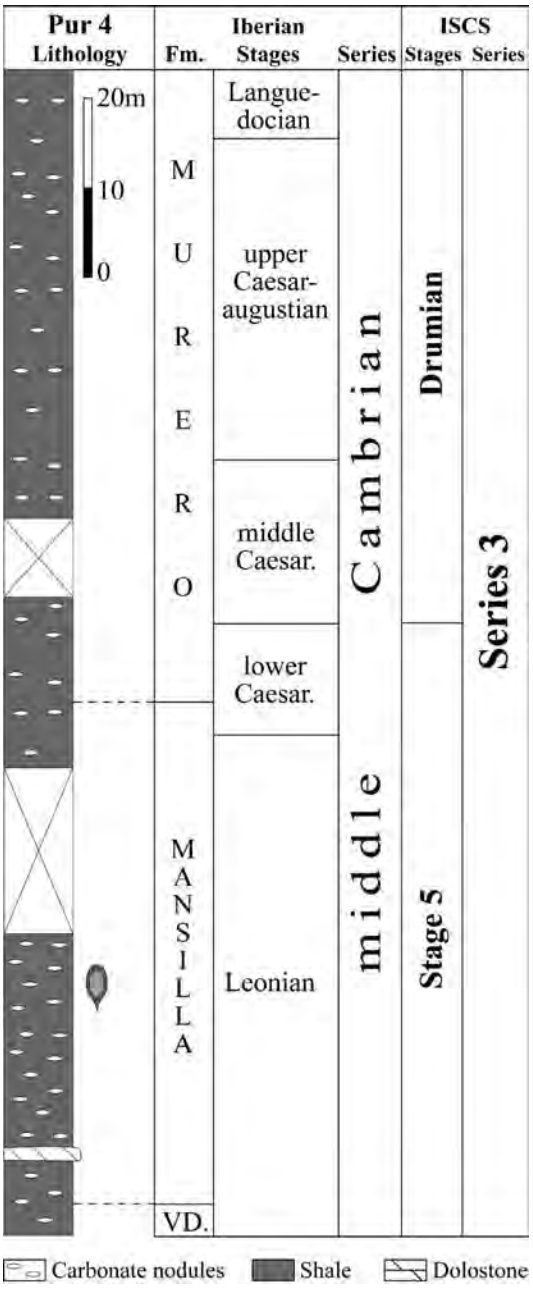


Figure 7.6.2. Stratigraphic section of the Mesones Group in Purujosa village (type horizon marked by a schematic diagram of *Protocinctus mansillaensis*). Abbreviations: Caesar, Caesaraugustian; VD., Valdemiedes Formation.

A well developed section in Borraca Creek best displays the Middle Cambrian Mesones Group (Liñán *et al*., 1992), which is divided into: Valdemiedes (50 metres, pars); Mansilla (60 metres); and Murero formations (70 metres). The Mesones Group is

sandwiched between the Daroca and Borobia formations; both are composed mainly of sandstones and are exposed in the same section. All three formations (Valdemiedes, Mansilla and Murero) are composed of shales with interbedded carbonate nodules, deposited mainly in sublittoral environments (Liñán *et al*., 1992; Sdzuy and Liñán, 1993; Gozalo *et al*., 2004). *Protocinctus* is from the upper part of the Mansilla Formation (Fig. 7.6. 2); this part of the section is composed of purple to reddish nodular limestones and shales, probably deposited in shoreface to offshore conditions (facies D of Álvaro and Vennin, 1997).

The Middle Cambrian of the Iberian Peninsula and France is subdivided into three stages, Leonian, Caesaraugustian and Languedocian (Liñán *et al*., 1992, 2002, 2004; Álvaro and Vizcaïno, 1998). Trilobites associated with *Protocinctus* include *Eccaparadoxides asturianus*, *Eccaparadoxides sulcatus*, *Conocoryphe* (*Parabailiella*) sp., *Asturiaspis inopinatus* and *Parasolenopleura ouangondiana*. Thus, this level belongs to the *Eccaparadoxides asturianus* Zone, which is considered Upper Leonian (early Middle Cambrian) in age (Sdzuy, Liñán and Gozalo, 1999). A complete correlation of this interval with different regional stages is synthesized in Sdzuy *et al*. (1999) and Gozalo *et al*. (2007). In the 2008 version of the ICS international stratigraphic chart (http://www.stratigraphy.org/cheu.pdf) the *Eccaparadoxides asturianus* Zone belongs to Stage 5 of Cambrian Series 3.

7.6.3. Material and Methods

Six specimens are described in this paper, all of which were preserved three-dimensionally in red siltstones as recrystallized calcite. Two specimens (MPZ2007/2477 and MPZ2007/2478) were dissolved in hydrochloric acid (10%) to produce moulds that were studied using latex casts. Three specimens (MPZ2004/170, MPZ2004/171 and MPZ2004/172) were visualised using a combination of X-ray microtomography (XMT) and custom computer software (SPIERS). XMT is an ideal technique for imaging the interior of solid opaque samples such as fossils, as high-resolution images can be rapidly obtained without damaging specimens (Sutton, 2008). Before scanning, specimens were trimmed using a rock saw so that only thin (1–7 mm) matrix borders surrounded fossils. XMT was performed on a Phoenix v|tome|x ‘s’ system, this generated datasets of several hundred two-dimensional section images (tomograms), with voxel sizes ranging from 20–30 μm (depending on sample size). Each tomographic dataset was reconstructed using the custom SPIERS software suite to produce a three-dimensional ‘virtual fossil’, following the methodology of Sutton *et al.* (2001, 2002). This process involved manual ‘editing’ of datasets to remove objects in the matrix irrelevant to the fossil and to accurately resolve plate boundaries. Reconstructions were studied on computer using stereo-capable viewing software, with virtual dissections performed to examine individual plate morphologies.

7.6.4. Systematic palaeontology

Phylum Echinodermata Bruguière, 1791 (ex Klein, 1734)

Class Cincta Jaekel, 1918

Family Sucocystidae ? Friedrich, 1993

Genus *Protocinctus* gen. nov.

Derivation of name: Greek, *protos* (first) + cinctus.

Diagnosis: Relatively elongate oval-shaped theca composed of ten marginal plates (M5r-M4l). Single and long left marginal groove, extending from M1r to M1l. Lintel composed of three suropercular plates. Supraoral plate boot-shaped. Anterior right embayment formed by M0, M1r and M2r. Weakly developed ventral swellings on the lower surfaces of M0, M1r and M2r. Marginal frame open in posterior ventral aspect, with an intercalated plate between M4l and M5r.

***Protocinctus mansillaensis* sp. nov.**

(Figs 7.6. 3, 4)

Derivation of name: After the Mansilla Formation, where material was collected.

Diagnosis: As for the genus (monotypic).

Holotype: MPZ2004/170 (Fig. 7.6. 4A–G, J), a fully articulated specimen preserved as recrystallized calcite in a siltstone matrix.

Other material: MPZ2004/171, MPZ2004/172 (Fig. 7.6. 4H), MPZ2007/2476, MPZ2007/2477 (Fig. 7.6. 4I) and MPZ2007/2478, nearly complete articulated specimens. Specimens are housed in the Área y Museo de Paleontología, Universidad de Zaragoza (MPZ). Virtual datasets are available on request.

Type locality: Borraca Creek, three kilometres southeast of Purujosa village, in the northern part of the Iberian Chains.

Type horizon: Early Middle Cambrian (Cambrian Series 3, Stage 5), Upper Leonian, Mansilla Formation, *Eccaparadoxides asturianus* Zone.

Description

In the following description orientation and plate notation follow Friedrich (1993), with marginal plates abbreviated as M (Fig. 7.6. 3). The anterior medial marginal plate is termed M0, other marginal plates are numbered sequentially around the margin (anterior to posterior) as M1l, M1r, M2l, M2r etc., with l and r indicating their location to the left or right of M0 in dorsal aspect (Fig. 7.6. 4B).

Protocinctus is composed of an anterior theca (body) and a posterior stele (appendage). The theca is flat (width at least four times thickness), with a frame of ten marginal plates (the cinctus) enclosing dorsal and ventral plated surfaces (supracentral and infracentral integuments) (Figs 7.6. 3, 4). The oval-shaped theca is longer than it is wide. In the holotype (MPZ2004/170) it is approximately 17 mm in length with a maximum width of 10 mm (Fig. 7.6. 4A, B). Other specimens range from approximately 12–14 mm in length and 7.5–8.5 mm in width, the mean length to width ratio for specimens is 1.6:1.

Orifices: Two openings are preserved in

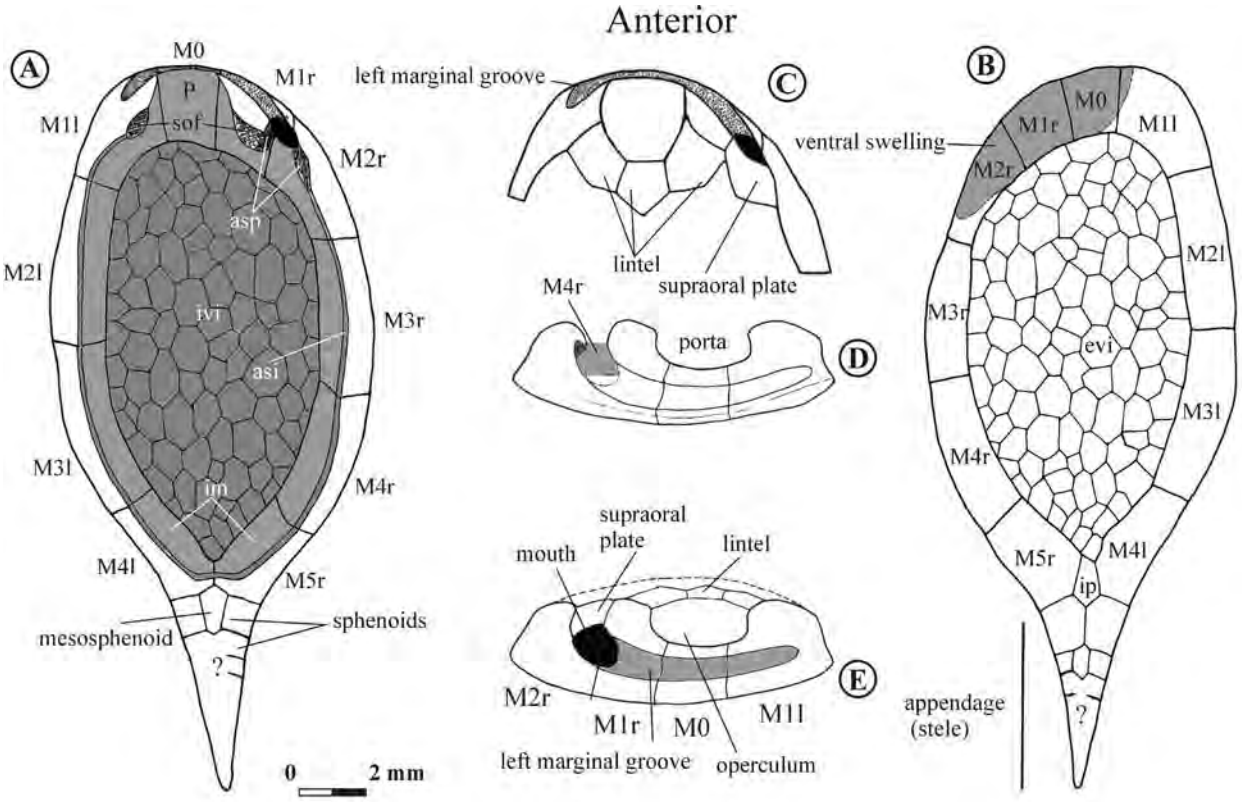


Figure 7.6.3. *Protocinctus mansillaensis*. Reconstruction in A, C, dorsal; B, ventral; and D, E, frontal views. Abbreviations for Figs 3 and 4: am, abnormal marginal plate; asi, articulation with supracentral integument; asp, articulation with supraoral plate; divi, depression in the interior ventral integument; evi, exterior of ventral integument; ip, intercalated plate; ivi, interior of ventral integument; L1–3, lintel plates 1–3; La, labrum; Li, lintel (undifferentiated), M0–5, marginal plates 0–5 (l, left and r, right); Mg, marginal groove; Mo, mouth; Op, operculum; P, porta; Sp, sphenoids; sof, suropercular facets; ss, sediment surface; St, stele; Su, supraoral plate.

Protocinctus. The first is a small circular aperture in the anterior right corner of the cinctus (best preserved in MPZ2004/170, approximately 1.2 mm in diameter) that occurs between M1r and M2r (Figs 7.6. 3E, 4D). It is bounded dorsally by the boot-shaped supraoral plate (approximately 1 mm in length and 2 mm in width, MPZ2007/2477), which articulates with the inner dorsal surfaces of M1r and M2r (Figs 7.6. 3E, 4A, D, I). A single left marginal groove covered by multiple sets of small plates (the labrum, Sdzuy, 1993) leads into this opening (Figs 7.6. 3E, 4C, D, I).

The second opening is also anterior, but much larger (Figs 7.6. 3A, D, 4C, D), approximately 3.8 mm in diameter in MPZ2004/170; it is termed the porta (Sdzuy, 1993). The porta penetrates the marginal frame coincident with the midline, it is covered dorsally by a large rounded plate (the operculum; Figs 7.6. 3C, E, 7.6. 4A, C, D, G–I) and is bounded ventrally and laterally by M0, M1l and M1r, which give the opening a concave lower border (Figs 7.6. 3D, E, 4C, D). The upper posterior margin of the opening is delimited by three large polygonal plates from the supracentral integument (the lintel; Figs 7.6. 3C, E, 4H, I). In MPZ2004/170 the operculum measures approximately 2.7 mm in

length and 2.1 mm in maximum anterior width, filling the anterior of the porta. It is bowl-shaped, with a flat to concave dorsal surface and a convex ventral one. At its posterior margin the operculum articulates with all three lintel plates (Figs 7.6. 3C, 4I).

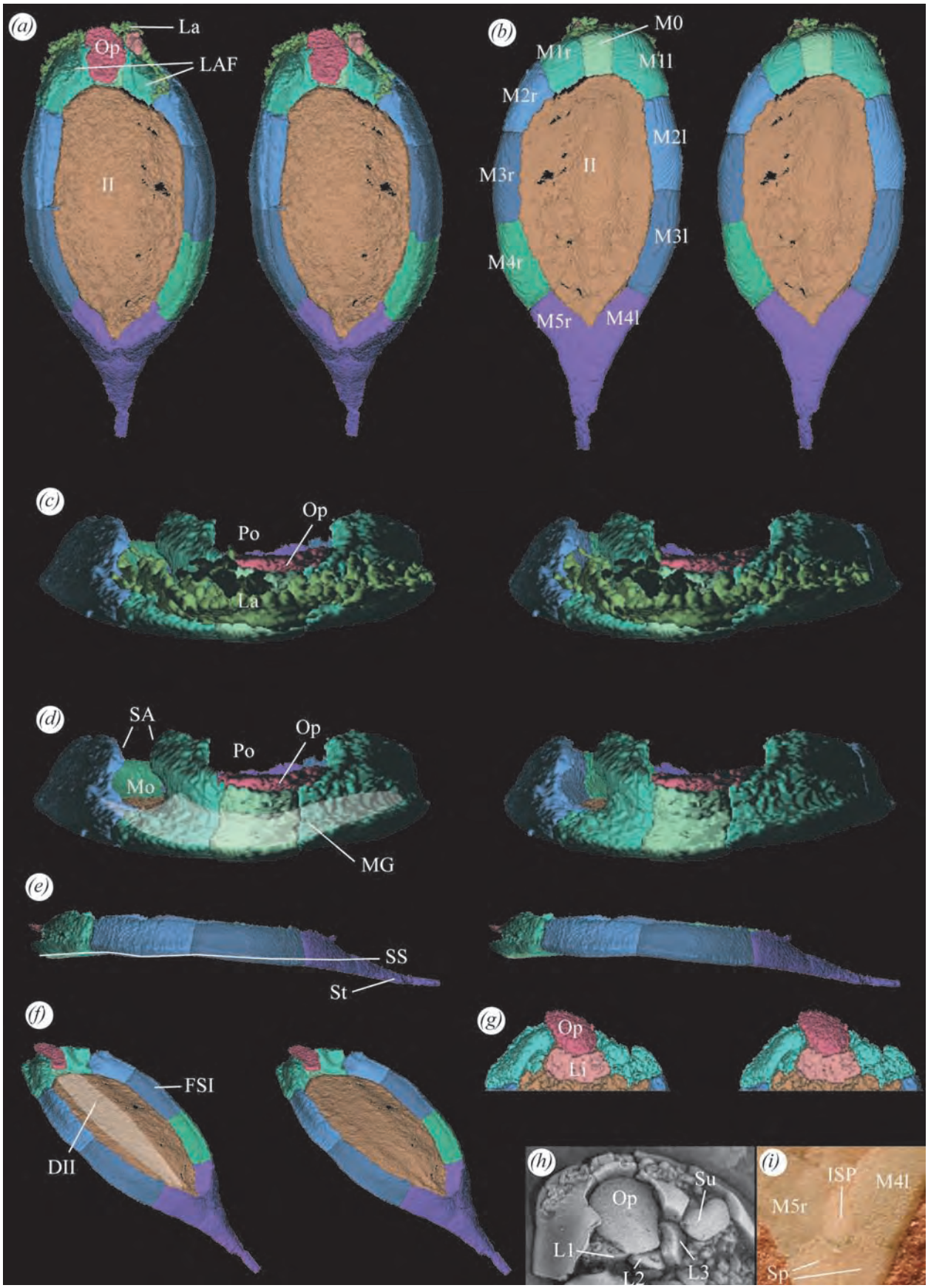
Cinctus: The cinctus or marginal frame is composed of: M0; M1l; M2l; M3l; M4l; M1r; M2r; M3r; M4r and M5r (Fig. 7.6. 3A, B). These plates confer a rigid structure to the animal. Marginal plates are sub-triangular in cross section; the lower surface of the frame is wide and flat or slightly convex (Fig. 7.6. 4E, F), while the upper surface is thin and strongly convex (Fig. 7.6. 4A, G). On their inner faces plates are strongly concave, their outer faces are gently curved (Fig. 7.6. 4G). Ventral swellings in marginal plates are greatly reduced compared to those seen in other cinctans. *Protocinctus* has only one indistinct swelling, located in the ventral surfaces of M0, M1r and M2r (Figs 7.6. 3B, 4B); this is most obvious in larger individuals. Dorsal and ventral furrows run continuously along the inside of the cinctus, close to the upper and lower borders of the frame (Figs 7.6. 3A, 4A, G). Furrows presumably acted as insertions for supracentral and infracentral integuments. The inner junctions between marginal plates were apparently flat.

At the anterior of the cinctus, M0 (Figs 7.6. 3A, B, E, 4B, D) articulates with M1l and M1r, forming the floor of the porta. It is sub-rectangular in outline and longer than it is wide, with a length to width ratio of approximately 1.5:1. A distinct groove is present in the anterior margin of M0, occupying almost one half of the anterior plate height; this is part of the left marginal groove.

Both M1l and M1r possess dorsal articulation facets and portions of the marginal groove. M1l is curved in shape (Figs 7.6. 3A, B, 4A, B) and articulates rigidly with M0 and M2l, but more flexibly with the infracentral integument and the lintel. The length of the plate is approximately twice the width, with width decreasing in the posterior of the plate. The marginal groove occurs on the anterior margin of the plate, but weakens and then disappears completely as the plate curves laterally (Figs 7.6. 3D, E, 4D). On the dorsal inner surface of M1l the articulation facet occurs at almost one half of the distance from the anterior margin of the plate; this was likely an articulation surface with lintel plate 1 (Figs 7.6. 3A, C, 4A, I).

M1r is similar to M0 in ventral aspect (Figs 7.6. 3B, 4B), approximately equal in width, but greater in length (length of M0

Figure 7.6.4. *Protocinctus mansillaensis*. A–G, J, Holotype, MPZ2004/170; G, MPZ2004/172; H, MPZ2007/2477. A–H, 'Virtual' reconstructions; I, latex cast from an artificial mould of MPZ2007/2477, cast whitened with ammonium chloride sublimate; J, holotype specimen in matrix. A, B, Dorsal and ventral stereo-pairs, ×3.6. C, D, Anterior stereo-pairs, without ?supraoral plate, with and without labrum, ×7.2. E, F, Left and right lateral views ×3.3. G, Posterolateral stereo-pair, ×3.4. H, Anterior region, dorsal stereo-pair, ×5.0. I, Anterior region, dorsal view ×4.6. J, Posterior region of cinctus, ventral view ×9.0.


(a)
La
Op
LAF
II
(b)
M0
M1r
M1l
M2r
M2l
M3r
II
M3l
M4r
M5r
M4l
(c)
Op
Po
La
(d)
SA
Po
Op
Mo
MG
(e)
SS
St
(f)
FSI
DII
(g)
Op
L1
(h)
Op
Su
L1
L2
L3
(i)
ISP
M4l
M5r
Sp

approximately 0.8 times the length of M1r). It articulates with M2r, M0, the supraoral plate, infracentral plates and the lintel (as in M1l, articulations are rigid with plates from the cinctus and loose with other plates). The lateral margin of M1r is strongly concave where the marginal groove (Figs 7.6. 3E, 4D) leads into the right circular aperture (located just below the right articulation facet). The articulation facet on M1r was for lintel plate 3 (Figs 7.6. 3A, C, 4A, I); it occurs in the same plane as the facet on M1l and is similar in size.

The anterior right corner of the cinctus (M0, M1r and M2r) curves at a greater angle than the left corner (approximately 60 degrees on the right, 40 degrees on the left), forming the diagnostic anterior right embayment (Figs 7.6. 3A, 4A). The inner anterior margin of M2r is strongly incised where the circular aperture occurs, giving the plate a concave shape similar to the lateral margin of M1r. In other respects it is similar to M2l, M3l, M3r and M4r, which have a near identical elongate shape. Plates on the left of the frame are longer than those on the right (length to posterior width ratio approximately 3:1 on the left and 2.5:1 on the right; Figs 7.6. 3A, 4A).

M4l and M5r comprise the posterior of the cinctus (Figs 7.6. 3A, B, 4A, B, G, J). They possess the same general shape, being less elongate than other cinctus plates. Posterior portions of both plates decrease in width (to approximately two thirds the width of anterior parts), giving a relatively narrow posterior margin. The cinctus is open in ventral aspect with a single intercalated plate inserted between plates M4l and M5r (Figs 7.6. 3B, 4J). This plate is polygonal, with a pentagonal outline (1.3 mm in length and 1 mm in width, MPZ2004/170).

Integuments: The dorsal (supracentral) and ventral (infracentral) integuments (Figs 7.6. 3A, B, 4A, B, G) are made up of numerous polygonal plates which conform a tessellate structure to the theca. Integuments inserted into furrows close to the upper and lower borders of the cinctus during life (Figs 7.6. 3A, 4G). Integument plates lack external ornamentation and are typically pentagonal-shaped in marginal areas and hexagonal in the centre. The infracentral integument is composed of approximately 75–100 plates, a much lower number than the supracentral integument (plate number uncertain). Plates are quite homogeneous in size, with infracentral plates approximately two or three times the size of supracentral plates. A cone-shaped depression, which narrows posteriorly, occurs in the central interior portion of the infracentral integument (Fig. 7.6. 4G); this measures approximately 12 mm in length and 2.8 mm in maximum width (MPZ2004/170).

Marginal grooves: *Protocinctus* possesses a single left marginal groove (Figs 7.6. 3D, E, 4D). It is horizontally oriented, running from the anterior right opening along the exterior of the cinctus, terminating around halfway along the length of M1l. The groove is at its maximum size where it enters the anterior right opening (approximately 0.9 mm in height, MPZ2004/170). It decreases in size left of this and maintains a relatively constant height of approximately 0.75 mm (MPZ2004/170) across M0 and the anterior of M1l before it

ends abruptly. The total length of the groove is approximately 5 mm. As briefly mentioned above, the groove is covered by numerous small plates that collectively form a structure termed the labrum (Fig. 7.6. 4A, C, I). The plates that comprise the labrum are small (approximately 0.4–0.6 mm, MPZ2004/170) and polygonal. The organisation of individual plates comprising this structure is uncertain.

Appendage (stele): The stele is most completely known in the holotype (MPZ2004/170), where it measures approximately 6.5 mm in length and forms an angle of approximately 145 degrees with M4l and M5r (Figs 7.6. 3A, B, 4A, B). The ratio of stele length to theca length is approximately 1:2.5. The stele is composed of pairs of polygonal-shaped sphenoids laterally (Figs 7.6. 3A, B, 4J) and diamond-shaped mesosphenoids, which are inserted centrally in alternate pairs of sphenoids. The size of stele plates decreases posteriorly. On the ventral surface, the cinctus articulates with two large, elongate sphenoids and a single intercalated plate (Figs 7.6. 3B, 4J). The preservation of the dorsal stele is incomplete (Figs 7.6. 3A, 4A, G) and it cannot be described in detail, the dorsal articulation between the cinctus and the stele was probably with two mesosphenoids (Fig. 7.6. 3A). In cross-section the stele is triangular, with a flat ventral surface; this shape is constant along the length of the stele. The ventral part of the stele is oriented so that it projects below the ventral cinctus (Fig. 7.6. 4E, F).

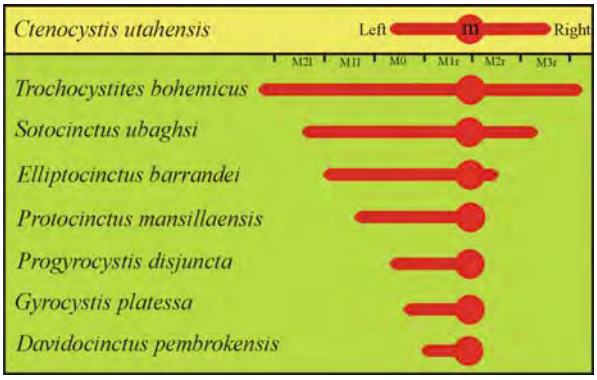


Figure 7.6.5. Schematic diagram comparing the number/symmetry of anterior food grooves in cinctans and a ctenocystoid. M and m indicate the positions of marginal plates and the mouth respectively.

Remarks

The characters displayed by *Protocinctus* are all known from other cinctans, but the character combination is unique; consequently, assigning *Protocinctus* to an existing cinctan family is problematic. The presence of a single left marginal groove that reaches M1l is a trait shared with some species of *Sucocystis* Cabibel, Termier and Termier, 1959; however, *Protocinctus* differs from these forms in other respects (e.g. shape and height of theca, number of marginal plates and development of ventral swellings). The elongate thecal shape of *Protocinctus* is similar to that of *Gyrocystis* Jaekel, 1918, *Progyrocystis* Friedrich, 1993 or *Elliptocinctus* Termier and Termier, 1973. The arrangement of three plates in the lintel is similar to *Gyrocystis*, *Sucocystis* and *Elliptocinctus*, and the absence of prominent ventral swellings is a feature shared with *Trochocystoides parvus* Jaekel, 1918, *Trochocystoides planus*, *Sotocinctus ubaghsi*, *Asturicystis jaekeli* and *Gyrocystis platessa* Jaekel, 1918. We questionably assign *Protocinctus* to the family Sucocystidae based on the presence of a single long, left marginal

groove and the anterior continuity of ventral swellings. *Protocinctus* is probably basal within the family, because it possesses an elongate theca and relatively reduced ventral swellings. This assignment is preliminary and will be tested in a cladistic analysis to be published by the second author.

In one specimen (MPZ2007/2477) a small marginal plate is inserted between M1r and M2r (Fig. 4I). The number of marginal plates can vary within a single species of cinctan (Friedrich, 1993), but in no known specimen does an additional plate occur in the anterior frame. While it is uncertain how cinctans added plates during growth, it is doubtful addition could have occurred in the anterior of the frame; here distinctive processes occur on M1l and M1r that are never transposed to other plates. Instead, due to the similarity of marginal and proximal sphenoid plates, it is more likely that cinctans added new plates to the cinctus from the stele. As the presence of a small plate between M1r and M2r is not seen in any other cinctans, it probably resulted from abnormal plate growth. Similar abnormalities occur in stylophoran carpoids (Ware & Lefebvre, 2007).

7.6.5. Discussion

Palaeobiology

Three major openings into the body cavity have been described in cinctans (Smith, 2005); however, in *Protocinctus* only two are preserved. The aperture located in the anterior right side of the cinctus is widely agreed to be the mouth, with the associated marginal groove(s) involved in feeding (Ubaghs, 1968b; Jefferies, 1990, 1991, 1997; Friedrich, 1993; Sdzuy, 1993; Jefferies, Brown and Daley, 1996; Domínguez, 1999; Parsley, 1999; David *et al*., 2000; Smith, 2005; Zamora and Smith, 2008).

A small cone of tooth-shaped plates is preserved in the anterior left of the supracentral integument in some genera (e.g. *Gyrocystis*, *Lignanicytis* Zamora and Smith, 2008, *Sotocinctus* Sdzuy, 1993, *Trochocystites* Barrande, 1859); this is interpreted as an anal opening (Jefferies, 1991, 1997; Friedrich, 1993; Sdzuy, 1993; Jefferies *et al*., 1996; Domínguez, 1999; Smith, 2005; Zamora and Smith, 2008) or a gonopore (Parsley, 1999). Although gonopores sometimes occur enclosed by small pyramids (e.g. in the caryocystitid rhombiferan *Echinosphaerites* Wahlenberg, 1818), these structures normally occur along the sutures between adjacent thecal plates (Kesling, 1967); in contrast, the cinctan pyramid is embedded in a flexible plated integument, similar to the anal pyramids of pleurocystitid rhombiferans (Kesling, 1967). Furthermore, the narrow zone of small plates surrounding the cinctan pyramid is very similar in shape and size to the periprocts of cheirocrinid and pleurocystitid rhombiferans (Parsley, 1970; Sprinkle, 1974; Paul, 1984). The cinctan cone-shaped structure is best interpreted as the anus, perhaps combined with other accessory orifices (i.e. gonopore and/or hydropore). The apparent absence of this opening in *Protocinctus* and other cinctans is almost certainly a taphonomic artefact, relating to poor preservation of the supracentral integument. Thus, the cinctan gut can be inferred to have passed from anterior

right mouth to anterior left anus in a U-shaped path (Domínguez, 1999).

The function of the porta is also controversial; it was covered by a large plate (the operculum) and has been interpreted as an anus (Ubaghs, 1968b; Parsley, 1999) or an atrial opening (Bonik, Gutman & Haude, 1978; Friedrich, 1993; Smith, 2005; Zamora and Smith, 2008). In life, the operculum articulated loosely at its posterior with the lintel. As a result, it was capable of considerable vertical rotation; movement of the operculum upwards created an external opening into the porta. While large movable plates may have controlled the anal openings of some solutes and stylophorans (Caster, 1968; Lefebvre, 2003), the operculum is more specialised than these simple valve-like structures. Moreover, assuming that the operculum could move sufficiently to expose the majority of the porta, the associated opening would be considerably larger than the mouth (up to three times the size in *Protocinctus*); the cone-shaped aperture represents a better candidate for the cinctan anus (see above).

Several features of the porta suggest that it was involved in expelling large volumes of water (Zamora *et al*., 2007b); it is here considered to be an atrial opening, with the operculum acting as an outlet valve (moving outwards under internal pressure from atrial outflow). If this is correct, then cinctans may be interpreted as pharyngeal basket feeders with internal gill slits piercing a pharynx, similar to extant tunicates (Bonik *et al*., 1978; Sdzuy, 1985; Domínguez, 1999; Smith, 2005; Zamora and Smith, 2008). Marginal groves may have directed water into the mouth, with food particles filtered and captured via an internal pharyngeal basket (Smith, 2005; Zamora and Smith, 2008). Following this, compression of the flexible supracentral integument served to compact the pharynx, forcibly expelling water through the atrial opening (Zamora *et al*., 2007b). The large depression in the central part of the interior infracentral integument of *Protocinctus* (Fig. 4G), which was previously poorly known, was most probably associated with the position of internal soft tissues. Assuming cinctans were analogous to tunicates in their internal anatomy, the depression may relate to the position of the pharynx.

Previous workers have argued that cinctans were oriented with the stele facing into water currents and the flat surface of the theca resting on the sea floor (Ubaghs, 1968b; Friedrich, 1993; Jefferies *et al*., 1996). The posterior appendage was therefore used to increase stability in the soft substratum (Ubaghs, 1968b). Cinctans used the stele to improve their stability in two different ways. Genera like *Elliptocinctus*, with long and straight steles, inserted only the distal tip of the stele into the sediment. This is evident from specimens where only the distal part of the stele is bent. A similar situation occurs in some solute carpoids, for example *Dendrocystites* Barrande, 1887 or *Dendrocystoides* Jaekel, 1918 (Caster, 1968; Jefferies, 1990), which converge with cinctans in this mode of anchoring. Our computer reconstructions clearly show that the stele of *Protocinctus* is preserved in an oblique orientation (Fig. 7.6. 4E, F). It is highly unlikely this position is a taphonomic effect; proximal stele plates

are tightly sutured to the posterior cinctus, suggesting that the orientation of the stele was not greatly affected by the post-mortem decay of inner soft tissues. During life, the animal sat on the sediment surface, with the stele occupying a position under the cinctus (Fig. 7.6. 4E, F). Consequently, the majority of the stele inserted into the sediment, where it acted as an anchor. This alternative strategy for stability may be because *Protocinctus* lacks the strong ventral swellings seen in forms such as *Elliptocinctus*.

Phylogenetic position

Recent molecular studies of extant animals have produced a robust phylogeny for the interrelationships of chordates, echinoderms and hemichordates (Bourlat *et al*., 2006; Delsuc *et al*., 2006). By correctly placing fossils within this cladogram, it may be possible to determine the relative order that characters were acquired in deuterostome evolution; however, the phylogenetic position of the cinctans within the Deuterostomia is controversial.

Domínguez and Jefferies (2005) suggested that cinctans were stem-group hemichordates, stemward of ctenocystoid carpoids. While ctenocystoids and cinctans show some similarities (see below), there are no characters that unite cinctans and hemichordates to the exclusion of other deuterostome groups. Indeed, the presence of a stereomic calcite skeleton is almost certainly a synapomorphy of echinoderms (Bottjer *et al*., 2006). The lack of hemichordate characters in cinctans (and ctenocystoids) makes their interpretation as stem-group hemichordates unconvincing; we treat them as echinoderms in accordance with other workers (Ubaghs, 1968b; Jefferies, 1990, 1991, 1997; Friedrich, 1993; Sdzuy, 1993; Jefferies *et al*., 1996; David *et al*., 2000; Smith, 2005).

Parsley (1999) and David *et al*. (2000) interpreted cinctans as flattened blastozoans displaying a pair of recumbent brachioles. Under the David *et al*. (2000) model (extraxial-axial theory, EAT), brachioles accommodated elements of the water vascular system; cinctan marginal grooves housed radial water vessels, with the overlying labrum plates interpreted as biserial cover plates. However, in basal cinctans the plates covering marginal grooves were organised into three or more rows (Sdzuy, 1993), or were irregularly arranged (Smith, 2005). Only a few (probably derived) species of cinctans developed a biserial arrangement of labrum plates (Friedrich, 1993). Flooring plates were almost certainly absent, as they were not observed in our computer reconstructions and have never previously been reported. Thus, basal cinctan food grooves incised directly into thecal plates and were covered by multiple sets of small plates; this precise arrangement is not seen in any other echinoderm. The ambulacra of some eocrinoids (e.g. *Ascocystites* Barrande, 1887) approach this organisation; however, in these forms grooves typically follow the sutures between specialised plates, and are not born by 'ordinary' thecal plates (Ubaghs, 1968a). Furthermore, while the food grooves of a few diploporites (e.g. *Glyptosphaerites* Müller, 1854) radiate freely over thecal plates, they were apparently roofed by a single series of cover plates (Kesling, 1967).

As the arrangement of the skeletal elements associated with cinctan food grooves differs from that of other blastozoan ambulacral systems, it seems unlikely these structures are strictly homologous, suggesting that cinctans did not possess brachioles.

Flattened thecas, similar to those observed in cinctans, evolved independently in some eocrinoids and rhombiferans (Sumrall, Sprinkle and Guensburg, 2001). These forms share several plesiomorphies with their radial ancestor, for instance, cardiocystitids and a few rhipidocystids display pentamery in the construction of their ambulacra (Sumrall *et al*., 2001). Moreover, all flattened blastozoans retain some traces of radiality in their body plan; however, there is no evidence of radial (let alone pentaradial) symmetry in any part of the cinctan skeleton. The probable lack of brachioles and complete absence of radial symmetry cast significant doubts on the interpretation of cinctans as blastozoans. If we are correct in our interpretation of cinctans as pharyngeal basket feeders, this represents another difference between cinctans and blastozoans, as no blastozoans are thought to have possessed an internal pharynx. For these reasons, the affiliation of cinctans with blastozoans is herein rejected.

Having contested close phylogenetic relationships with hemichordates and blastozoans, we conclude that cinctans were stem-group echinoderms primitively lacking radiality, in agreement with Jefferies (1990, 1991, 1997), Jefferies *et al*. (1996), Domínguez (1999), Smith (2005) and Zamora and Smith (2008). As basal stem-group echinoderms, cinctans may share some plesiomorphies with the latest common ancestor of echinoderms and hemichordates (Ambulacraria). Ancestral characters predicted by the phylogeny for extant deuterostomes include pharyngeal gill slits, a paired water vascular system (constructed from left and right hydrocoels) and an adult body plan with fundamental bilateral symmetry (Smith, 2005, 2008; Swalla and Smith, 2008). A filter-feeding pharynx may also be a symplesiomorphy of all deuterostomes (Cameron, 2002, 2005; Sato, Rickards and Holland, 2008).

Based on their functional morphology and anatomical comparisons with living tunicates, cinctans are herein interpreted as pharyngeal basket feeders, possessing a pharynx perforated by gill slits. As suggested by Ubaghs (1968b) and Smith (2005), anterior marginal grooves were probably associated with tentacular extensions of a water vascular system that aided feeding. Ubaghs (1968b) proposed that tentacles were partially exothecal in some taxa; however, it is extremely speculative to infer the presence of free tentacular extensions without evidence of a supporting skeleton or attachment facets. It is more plausible to interpret tentacles as wholly recumbent structures (confined to marginal grooves).

The body plan of cinctans varies from asymmetrical to nearly bilaterally symmetrical; symmetry is expressed in the shape of the theca and the size/number of anterior feeding grooves (Fig. 7.6. 5). The degree of asymmetry in cinctans may relate to the degree of torsion experienced during

their metamorphosis from larva to adult. Where paired marginal grooves are present torsion was presumably less extensive, with cinctans developing both left and right paired hydrocoels, but to differing extents. As the right marginal groove is always shorter than the left one, the right hydrocoel must have been partly suppressed during ontogeny. Cinctans such as *Protocinctus* that lack a right marginal groove may have undergone more marked torsion and consequently completely lost the right hydrocoel in their development (like living echinoderms). Two feeding grooves housing a functional hydrovascular system constructed from left and right hydrocoels was almost certainly the plesiomorphic state for cinctans, as it is most similar to the inferred condition for the latest common ancestor of the ambulacrarians. So, while *Protocinctus* is the oldest known cinctan, the organisation of its feeding grooves suggests it is relatively derived within the class.

Cinctans share several traits with another group of probable stem-group echinoderms, the ctenocystoids. These resemblances include anterior feeding grooves, dorsal and ventral integuments bounded by a marginal frame, and an anterior chamber accommodating pharyngeal gill slits (I. A. Rahman & S. Clausen, unpubl. data). As ctenocystoids always possess a pair of bilaterally symmetrical anterior feeding grooves (Fig. 7.6. 5), they more closely approximate the hypothetical ambulacrarian ancestor of Smith (2005) and were probably stemward of cinctans in the echinoderm stem-group. Ctenocystoids possess an anterior mouth and a posterior anus, so their intestinal tract was presumably uncoiled, as hypothesised for the latest common ancestor of the Ambulacraria by Holland (1988). The transition from ctenocystoids to cinctans involved increased torsion during development and thecal flattening in an anterior posterior direction. This caused the anus to migrate into an anterior position and the gut to coil into a U-shape in cinctans.

Acknowledgements

IR is grateful to the National Environmental Research Council (NER/S/A/2005/13593) and SZ to Gobierno de Aragón and CAI (European Program) for financial support. We thank Devashish Fuloria and Richard Hamilton for XMT work, and Mark Sutton, Andrew Smith, Eladio Liñán and three anonymous referees for constructive comments. Thanks also to Isabel Pérez for help drafting Figs 1 and 2, and Rodolfo Gozalo, who assisted in the identification of trilobites and made several useful suggestions regarding Spanish geology. This work is a contribution to the Project Consolíder MURERO number CGL2006-12975/BTE from MEC of Spain-FEDER-EU and Grupo Consolidado E-17 from Gobierno de Aragón.

7.7

Enraizando filogenias de taxones fósiles problemáticos: Un ejemplo estudiando los cincta (*stem-group* de equinodermos)

Título original: Rooting phylogenies of problematic fossil taxa; a case study using cinctans (stem-group echinoderms)

Año: en prensa

Referencia: Palaeontology

Autores: Andrew B. Smith y **Samuel Zamora**

Resumen: Los clados extintos cuyas relaciones filogenéticas son problemáticas o discutidas son un problema particular en los análisis filogenéticos porque es muy difícil enraizarlos de manera convincente. Los cincta son un grupo de equinodermos primitivo preradial, cuya morfología es muy distinta a la de otros grupos. A pesar de ello es posible reconocer algunas homologías con otros grupos. En este trabajo usamos dos fases de aproximación para tratar de enraizar el cladograma de la Clase Cincta. Primero construimos un cladograma sin enraizar con todos los caracteres informativos disponibles obtenidos a partir de las homologías reconocidas en las distintas placas que componen el esqueleto de los cincta. Después determinamos donde enraizar el cladograma con un pequeño número de caracteres que podemos polarizar con el criterio de grupo externo o con el criterio ontogenético. Además, cuando se utiliza el criterio estratigráfico para enraizar el árbol, se obtienen los dos mismos clados derivados que con los otros dos métodos. Aunque hay que indicar que las relaciones entre grupos basales son algo diferentes. Se considera que la confluencia del mismo resultado utilizando los diferentes métodos proporciona la seguridad de que hemos enraizado bien el cladograma. Además, presentamos una revisión completa de toda la Clase Cincta.

Rooting phylogenies of problematic fossil taxa; a case study using cinctans (stem-group echinoderms)

Andrew B. Smith[a] & Samuel Zamora[b]

[a]Department of Palaeontology, The Natural History Museum, Cromwell Road, London SW7 5BD, UK; email: a.smith@nhm.ac.uk

[b]Área y Museo de Paleontología, Departamento de Ciencias de la Tierra, Universidad de Zaragoza, E-50009 Zaragoza, Spain; email: samuel@unizar.es

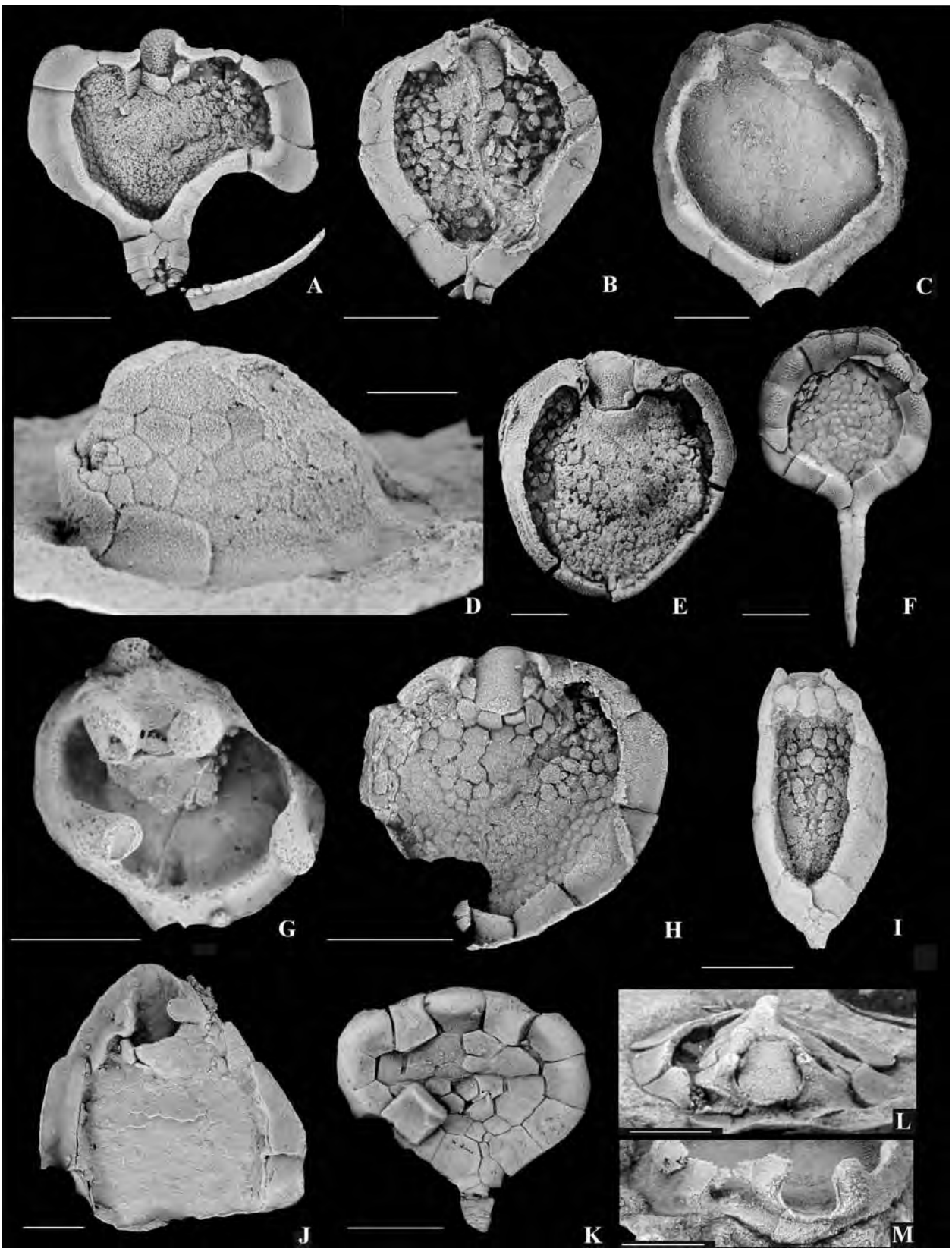
Abstract. Extinct clades whose higher-level relationships are problematic or disputed pose a particular problem for phylogenetic analysis because of the difficulty of establishing a convincing root. Cinctans are a problematic group of primitive pre-radiate echinoderms whose morphology is so distinct that few characters can be usefully homologized with any other group. Here we use a two stage approach, first constructing an unrooted network using the totality of phylogenetically informative characters in which individual plates are homologized, and then determining the root position with a much smaller set of recast characters that can be polarized by outgroup and/or ontogenetic criteria. Furthermore, when rooting is based on stratigraphic criteria the same two major derived clades are identified, although basal relationships are somewhat different. We contend that the congruence of results obtained using our various approaches provides confidence that we have correctly rooted the cladogram. A revised taxonomy for Cincta is presented.

Key words: Stem group, echinoderms, cladistics, rooting, phylogenetic analysis, Cambrian, new taxa

7.7.1. Introduction

Cladistic analysis is a powerful means of determining relationships amongst taxa. Parsimony programs such as PAUP* (Swofford, 2002) are very efficient at finding the shortest network connecting taxa on the basis of their observed traits, be they morphological or molecular. The most parsimonious network minimizes the number of character state changes across the entire topology and tells us about overall similarity of the taxa included. When character state changes are optimized over this network it is possible to differentiate homologous states from those that are homoplasious (i.e. those apparently identical states which arise in two or more parts of the network independently). However, networks are not very useful for biological sciences where we are often interested in the direction in which character state changes have occurred over time. To establish the polarity of traits and thus distinguish the primitive condition from the derived condition, the

Figure 7.7.1. A selection of different cinctan taxa. A, *Lignanicystis barriosensis* Zamora and Smith, 2008; dorsal view of the holotype MPZ 2007/776. B, *Asturicystis jaekeli* Sdzuy 1993; dorsal view of the holotype PIW 93IX3/4. C, *Sucocystis undata* Friedrich, 1993; dorsal view of the holotype IGUR 1033a. D, *Gyrocystis testudiformis* Friedrich, 1993; lateral view of the holotype PIW 92V67. E, *Trochocystites bohemicus* Barrande, 1887, dorsal view. F, *Trochocystites bohemicus* Barrande, 1887, ventral view. G, *Sucocystis quadricornuta* Friedrich, 1993; dorsal view of the holotype PIW 92V51.



H. *Sotocinctus ubaghsi* Sdzuy, 1993; dorsal view of the holotype PIW 93IX1/1. I. *Gyrocystis badulesiensis* Friedrich, 1993; dorsal view of the holotype PIW 92V6I. J. *Progyrocystis disjuncta* Friedrich, 1993; dorsal view of the holotype PIW 92V56I. K. *Sucocystis theronensis* (Cabibel, Termier and Termier, 1959); ventral view of the specimen PIW 92V16I. L. *Gyrocystis testudiformis* Friedrich, 1993; frontal view of an adult specimen MPZ2008/4a. M. *Sucocystis undata* Friedrich, 1993; frontal view of the holotype IGUR 1033a.
Scale bars all = 5 mm except D = 2 mm; L = 3 mm.

root of the cladogram needs to be identified. Furthermore, rooting a cladogram is the only way to distinguish between monophyletic and paraphyletic groups and thus establish the necessary framework for classification.

There are two widely accepted methods of rooting plus two additional *ad hoc* rules of thumb (Weston, 1994). The most widely used method is outgroup polarization (e.g. Maddison *et al.,* 1984; Nixon and Carpenter, 1993), whereby one or more closely related taxa that lie outside the group of interest are used to establish which character state is more general in its distribution and which more restricted. The assumption here is that character states shown by just some ingroup taxa, but not found within the wider ensemble, are derived. The more ingroup characters that can be polarized the more likely it is that the root position will be estimated accurately. Consequently, the outgroup method works best where a closely related taxon to the ingroup can be identified, as closely related taxa share the greatest number of characters that can be homologized unambiguously. Lundberg rooting, which uses an all zero outgroup, is another possibility but is difficult to implement where many characters are more complicated than simple presence/absence. For such characters the assignment of 0 and 1 to character states then becomes arbitrary.

A second method used for establishing character polarity, and thus root position, is through observing ontogenetic change (Wheeler, 1990; Pinna, 1994; Patterson, 1994). If, during development, a character can be observed to change from one state to another, the assumption is that the earlier state is the more primitive and the later state represents an evolutionary elaboration. Again this method is useful in extant groups where the complete development can be documented, but is rarely applied to fossil groups, where ontogenetic series are either incomplete or lacking altogether. A further difficulty arises where development has been truncated by paedomorphosis during evolution as paedomorphic forms will tend to be pulled down towards the root irrespective of their true position.

Thirdly the root position may be established by recourse to stratigraphic arguments and placed on the oldest known member of the ingroup (e.g. Fortey and Chatterton, 1988). Here the assumption is made that the fossil record is relatively complete and preserves the representatives of the ingroup more or less in their correct order of evolutionary appearance.

Finally the root can be placed at midpoint in the network so as to minimize the average length between root and each terminal taxon, or, more simply, midlength between the two most divergent taxa (Hess and de Moraes Russo, 2007). This turns out to be largely consistent with rooting methods based on outgroup definition, but only when there is a strong phylogenetic signal. Where outgroup rooting generates an ambiguous or weakly supported root for the ingroup, midpoint rooting is less reliable (Hess and de Moraes Russo, 2007). Furthermore, if the analysis is of fossil taxa rather than extant taxa and those taxa are distributed at different distances in

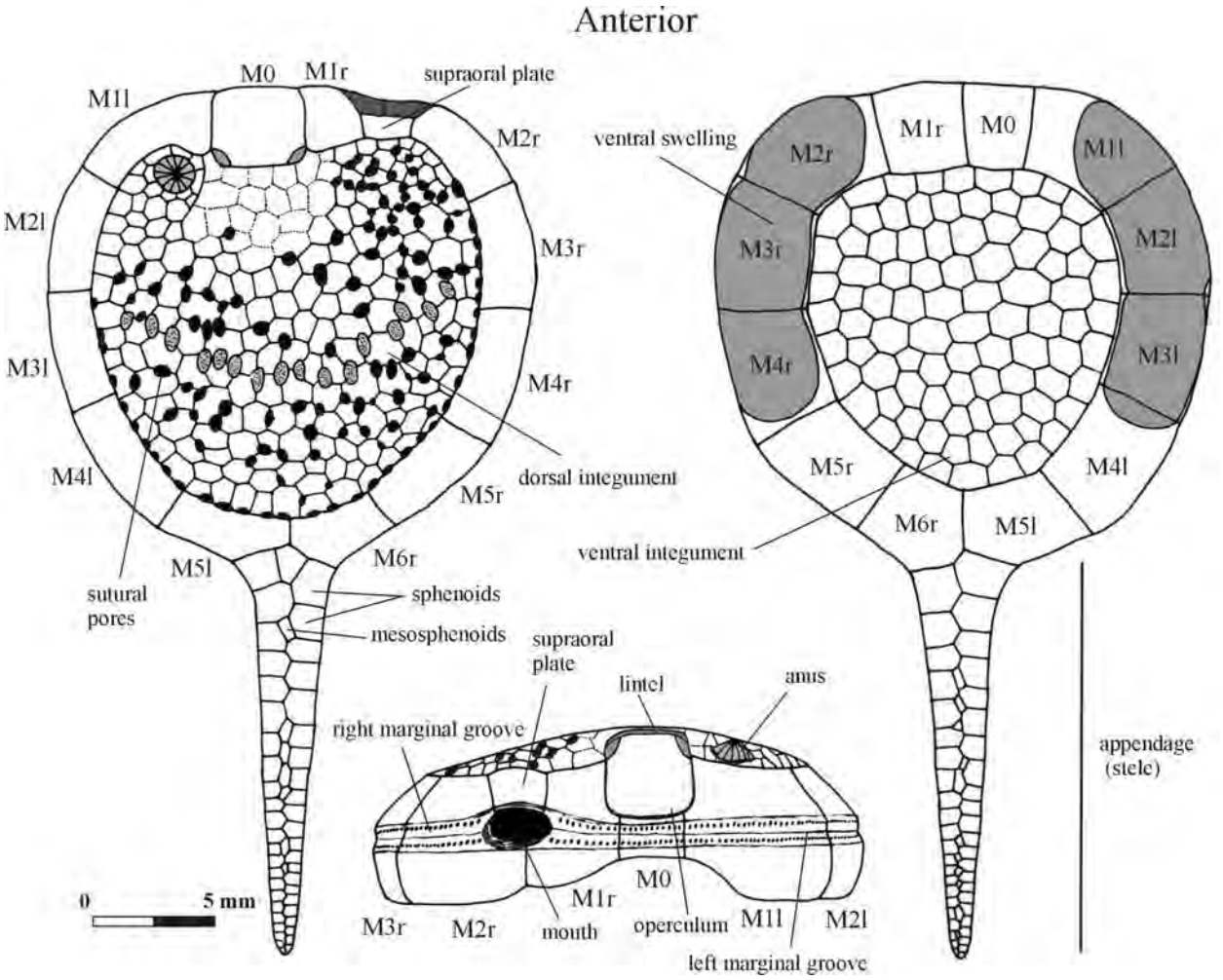


Figure 7.7.2. General drawing of a cinctan (*Trochocystites*) in A, dorsal; B, ventral; and C, anterior views, with major anatomical features indicated and marginal plates numbered.

time from the basal node then midpoint rooting is even more likely to generate misleading results.

For many fossil groups the process of cladistic analysis is straightforward and the inclusion of a selection of closely related representatives from the sister taxon provides an appropriate means of rooting. In such cases the majority of characters that are informative for ingroup relationships can be observed in the outgroup(s) and thus polarized. However, problems arise where the fossil group in question is so morphologically derived compared to other taxa that selecting an outgroup is problematic. In such cases the vast majority of phylogenetically informative characters within the ingroup may simply have no obvious matching homologous structure in any outgroup. The extreme case is found when rooting the entire Tree of Life, where no outgroup exists. Here root placement has been, and remains, highly controversial (Cavalier-Smith, 2006; Lake *et al.,* 2007), though analysis of the distribution of sequence gaps (indels) and other clearly derived sequence traits does allow certain groups to be recognized as non-basal. In less extreme cases there may be an obvious, though morphologically highly differentiated, outgroup to use, as in the case of

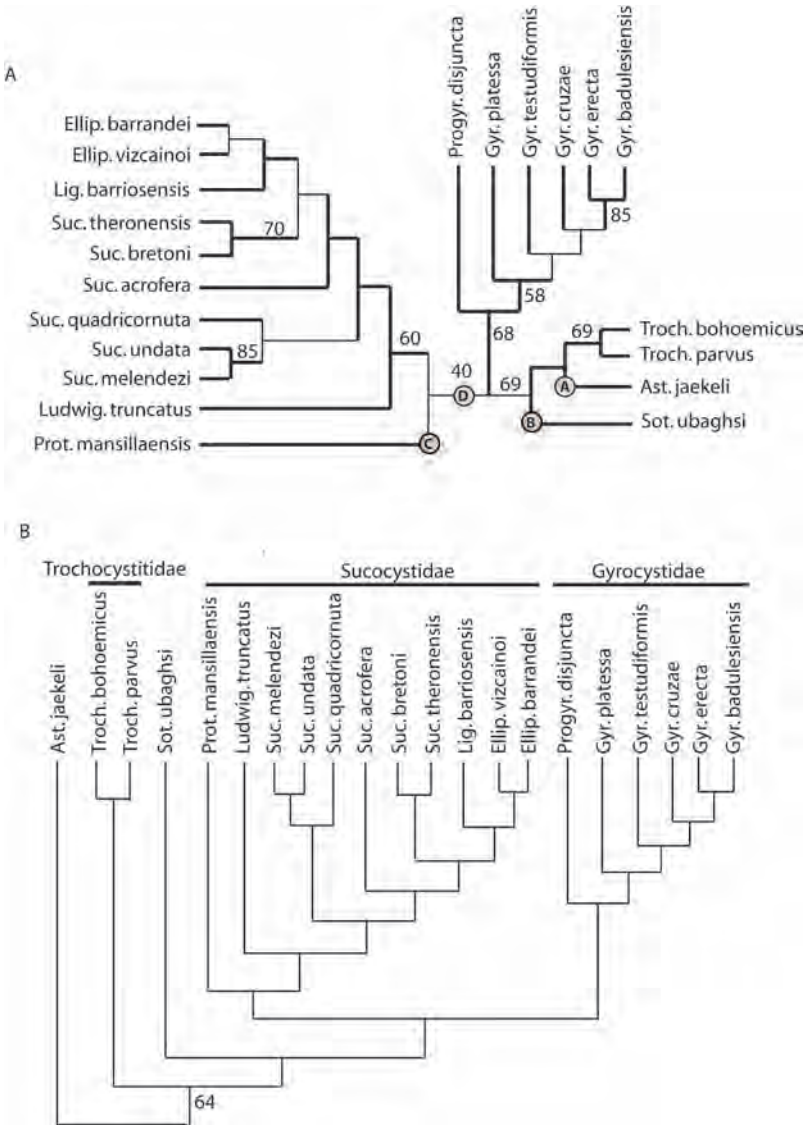


Figure 7.7.3. Results of cladistic analysis. (A), unrooted majority rule consensus of 120 equally most parsimonious trees using full data matrix, ingroup taxa only. Bootstrap values over 50% are shown at nodes. Filled circles = possible root positions. Heavy lines indicate branches and nodes that are present in the strict consensus of all 120 trees. Four possible root positions are indicated by grey circles as follows: outgroup rooting = A; ontogenetic rooting = A or B; stratigraphic rooting = C; mid-point rooting = D. (B), semistrict consensus of the three cladograms found after reweighting characters by their rescaled consistency index. The root position is based on outgroup analysis. Bootstrap value for basal node based on reduced data matrix with Ctenocystis as outgroup.

anomalocystitid mitrates (Ruta, 1999b), where other mitrate groups provide an unambiguous outgroup for character polarization. With many highly problematic taxa, however, no obvious or agreed outgroup exists, and analysis of their phylogenetic relationships becomes highly problematic. This is exactly the case we have with the Cincta.

Cinctans are an extinct group of benthic, calcite-plated echinoderms lacking radial symmetry. They are racquet-shaped with a near bilaterally symmetrical to strongly asymmetrical body or theca, and a posterior appendage or stele (Fig. 7.7.1). Their theca is framed by stout ossicles forming a rigid marginal ring (the cinctus). Within the cinctus dorsal and ventral plated integuments

Classification Friedrich (1993)	**Classification Sdzuy (1993)**
Family Trochocystitidae Jaekel, 1900	Family Trochocystitidae, Jaekel 1900
Genus *Trochocystites* Barrande, 1859	Genus *Trochocystites*, Barrande 1859
Trochocystites bohemicus Barrande, 1887	*Trochocystites bohemicus*, Barrande 1887
Genus *Trochocystoides* Jaekel, 1918	Genus *Trochocystoides*, Jaekel 1918
Trochocystoides parvus Jaekel, 1918	*Trochocystoides parvus*, Jaekel 1918
	Trochocystoides planus, Sdzuy 1993
Family Sucocystidae Friedrich, 1993	Genus *Sucocystis*, Friedrich 1993
Genus *Elliptocinctus*, Termier & Termier 1973	*Sucocystis theronensis*, Cabibel, Termier & Termier 1959
Elliptocinctus barrandei (Munier-Chalmas & Bergeron 1889)	*Sucocystis bretoni*, Friedrich 1993
Genus *Sucocystis*, Friedrich 1993	*Sucocystis undata*, Friedrich 1993
Sucocystis theronensis, Cabibel, Termier & Termier 1959	*Sucocystis melendezi* (Schroeder 1973)
Sucocystis bretoni, Friedrich 1993	*Sucocystis acrofera*, Friedrich 1993
Sucocystis undata, Friedrich 1993	*Sucocystis quadricornuta*, Friedrich 1993
Sucocystis melendezi (Schröeder 1973)	*Sucocystis* ? *maroccana* (Termier & Termier 1973)
Sucocystis acrofera, Friedrich 1993	Genus *Sotocinctus*, Sdzuy 1993
Sucocystis quadricornuta, Friedrich 1993	*Sotocinctus ubaghsi*, Sdzuy 1993
Sucocystis ? *maroccana* (Termier & Termier 1973)	
	Family Gyrocystidae, Jaekel 1918
Family Gyrocystidae, Jaekel 1918	
	Genus *Progyrocystis*, Friedrich 1993
Genus *Progyrocystis*, Friedrich 1993	*Progyrocystis disjuncta*, Friedrich 1993
Progyrocystis disjuncta, Friedrich 1993	Genus *Gyrocystis*, Jaekel 1918
Genus *Gyrocystis*, Jaekel 1918	*Gyrocystis platessa*, Jaekel 1918
Gyrocystis platessa, Jaekel 1918	*Gyrocystis testudiformis*, Friedrich 1993
Gyrocystis testudiformis, Friedrich 1993	*Gyrocystis badulesiensis*, Friedrich 1993
Gyrocystis badulesiensis, Friedrich 1993	*Gyrocystis erecta*, Friedrich 1993
Gyrocystis erecta, Friedrich 1993	Genus *Elliptocinctus*, Termier & Termier 1973
	Elliptocinctus barrandei (Munier-Chalmas & Bergeron 1889)
Family Uncertain	Genus *Asturicystis*, Sdzuy 1993
	Asturicystis jaekeli, Sdzuy 1993
Genus *Davidocinctus*, Friedrich 1993	
Davidocinctus pembrokensis, Friedrich 1993	
Genus *Ludwigicinctus*, Friedrich 1993	
Ludwigicinctus truncatus, Friedrich 1993	

Table 1. The competing classifications proposed by Friedrich (1993) and Sdzuy (1993) for species of Cincta.

constructed of small tessellate plates enclose the body cavity. The cinctus is pierced by two openings at the anterior (Fig. 7.7.2). The larger opening is the more central and is covered by a large spoon-shaped plate called the operculum. The smaller lies to the right and, in almost all taxa, opens externally into left and right food grooves with their covering of small plates. These two grooves are usually unequally developed. At the posterior end is the stele, an appendage that is clearly bilaterally symmetrical and appears to arise as a direct continuation of the cinctus.

The first cinctan was described by Barrande (1887) from the Middle Cambrian of Bohemia. Because of their appendage and their calcite skeleton they were originally classified as pelmatozoan echinoderms. However, as they became better known, their unusual morphology and distinction from stemmed radiate echinoderms were recognized by both Jaekel (1900, 1918) and Bather (1913). A major advance in our knowledge of the group came when Ubaghs (1967) published his revision of cinctans in the *Treatise on Invertebrate Paleontology*. At that time only four species in four genera of cinctans were known (*Trochocystites, Trochocystoides, Gyrocystis* and *Decacytis,* the latter subsequently recognized as a junior

synonym of *Gyrocystis*) and they were placed in their own class, the Homostelea. Ubaghs' careful work again emphasised just how different cinctans were from other carpoids.
The next significant advance came with the monographs of Friedrich (1993) and Sdzuy (1993). Friedrich (1993) erected a large number of new species and genera, and provided high quality reconstructions and a wealth of anatomical data on the group. Using a hand-generated cladistic approach he presented a scheme of relationships within two speciose genera, *Gyrocystis* and *Sucocystis*. Sdzuy (1993) also established new taxa and considered phylogenetic relationships of the group, though without using any formal method. Ubaghs (1967), Friedrich (1993) and Sdzuy (1993) all recognized that a taxonomically important feature for the classification of cinctans related to the relative development of their food grooves. However, they did not agree as to how cinctans should be classified. Table 7.7.1. summarizes the competing classifications proposed by Friedrich (1993) and Sdzuy (1993) for the 17 and 20 species known respectively at that time. Since then a further seven additional taxa have been proposed (Gil Cid and Domínguez, 1995; Friedrich, 1995; Fatka and Kordule, 2001; Rozhnov, 2005; Zamora and Smith, 2008; Rahman and Zamora, in press).

Cinctans are confined to only a brief interval of time during the Middle Cambrian and were a component of benthic marine assemblages in Western Gondwana, Siberia and Avalonia (Barrande, 1887; Termier and Termier, 1973; Schröeder, 1973; Friedrich, 1993, 1995; Sdzuy, 1993; Fatka and Kordule, 2001; Rozhnov, 2006; Zamora and Smith, 2008). Isolated plates of cinctans are very common in Middle Cambrian rocks but complete skeletons are preserved only under special conditions in specific echinoderm Lagerstattë. For the most part cinctans are preserved as natural moulds covered with iron oxides and are best studied by making latex casts. A few species are preserved as recrystallized sparite calcite (Rozhnov, 2006; Rahman and Zamora, in press) and thus can be studied using modern imaging techniques (Rahman and Zamora, in press).

The strange and distinctive morphology of these animals has meant that cinctans have proved difficult to place phylogenetically. They have been interpreted as (i) a basal group of hemichordates (Domínguez-Alonso and Jefferies, 2005); (ii) a derived group of blastozoans that have lost their radial symmetry (Sumrall, 1997; David *et al*., 2000; Sumrall and Wray, 2006); or (iii) as primitive pre-radiate echinoderms (Ubaghs, 1975; Smith, 2005). This uncertainty over their position has arisen because surprisingly few of the anatomical features of cinctans can be homologized with structures in other crown group or stem group echinoderms. The primary aim of this paper is not to investigate these wider relationships, however, but to generate the first rigorous cladistic analysis of cinctans and thus provide a framework within which to interpret their evolution. Our first step is to construct an unrooted network, which is relatively straightforward. More difficult, however, is establishing how to root this network.

Species		Stages	Locality & Palaeocontinent	References
Trochocystites bohemicus Barrande, 1887	≅	Upper Leon.?-Lower Caes.	Bohemia, Gondwana	Barrande (1887), Ubaghs (1967), Friedrich (1993)
Trochocystoides parvus Jaekel, 1918	≅	Upper Leon.?-Lower Caes.	Bohemia, Gondwana	Jaekel (1918), Ubaghs (1967), Friedrich (1993)
Trochocystoides planus Sdzuy, 1993		Lower Caesaraugustan	Spain, Gondwana	Sdzuy (1993)
Stuocystis theronensis Cabibel, Termier & Termier, 1959		Lower-Middle Langued.	France, Gondwana	Cabibel et al. (1959), Friedrich (1993)
Stuocystis bretoni Friedrich, 1993		Middle Languedocian	France, Gondwana	Friedrich (1993)
Stuocystis undata Friedrich, 1993		Lower Languedocian	Morocco, Gondwana	Friedrich (1993)
Stuocystis melendezi (Schroeder, 1973)		Middle-Upper Langued.	Spain, France?, Gondwana	Schroeder (1973), Friedrich (1993)
Stuocystis acrofera Friedrich, 1993		Middle Langued.	France, Gondwana	Friedrich (1993)
Stuocystis quadricornuta Friedrich, 1993		Lower Langued.	Morocco, Gondwana	Friedrich (1993)
Stuocystis ? maraccana (Termier & Termier, 1973)		----------	Morocco, Gondwana	Termier & Termier (1973), Friedrich (1993)
Sotocinctus ubaghsi Sdzuy, 1993		Lower Caesaraugustan	Spain, Gondwana	Sdzuy (1993)
Progyrocystis disjuncta Friedrich, 1993		Upper Caesaraugustan	Spain, Gondwana	Friedrich (1993)
Gyrocystis platessa Jaekel, 1918		Mid-Upp Caes, Low. Langued.	France, Spain, Gondwana	Jekel (1918), Ubaghs (1967), Friedrich (1993)
Gyrocystis testudiformis Friedrich, 1993		Middle-Upper Caesaraugustan	Spain, Gondwana	Friedrich (1993)
Gyrocystis badulesiensis Friedrich, 1993		Upper Caesaraugustan	Spain, Gondwana	Friedrich (1993)
Gyrocystis erecta Friedrich, 1993		Upper Caesaraugustan	Spain, Gondwana	Friedrich (1993)
Gyrocystis cruzae Gil Cid & Dominguez, 1995		Upper Caesaraugustan	Spain, Gondwana	Gil Cid & Dominguez (1995), Friedrich (1995)
Elliptocinctus barrandei (Munier-Chalmas & Bergeron, 1889)		Lower-Middle Langued.	France, Gondwana	Munier-Chalmas & Bergeron (1889), Ubaghs (1967), Friedrich (1993)
Elliptocinctus vizcainoi Friedrich, 1995		----------	Wales, Avalonia	Friedrich (1995)
Davidocinctus pembrokensis Friedrich, 1993		Upper Caesaraugustan	Wales, Avalonia	Friedrich (1993)
Ludwigicinctus truncatus Friedrich, 1993		Lower Languedocian	Germany, Gondwana	Friedrich (1993)
Asturicystis jaekeli Sdzuy, 1993		Lower Caesaraugustan	Spain, Gondwana	Sdzuy (1993)
Asturicystis havlicekі Fatka & Kordule, 2001	≅	Upper Leon.-Lower Caes.	Bohemia, Gondwana	Fatka & Kordule (2001)
Nelegerocystis ivanzovi Rozhnov, 2006	≅	Lower-Middle Caes.	Russia, Siberia	Rozhnov (2006)
Rozanovicystis triangularis Rozhnov, 2006	≅	Lower-Middle Caes.	Russia, Siberia	Rozhnov (2006)
Ligunicystis barriosensis Zamora & Smith, 2008		Lower Languedocian	Spain, Gondwana	Zamora & Smith (2008)
Protocinctus nomsiltaensis Rahman & Zamora, in review		Upper Leonian	Spain, Gondwana	Rahman & Zamora, in review

Table 2. The species of cinctan that are currently known.

7.7.2. Materials and Methods

Taxa

Twenty-one species of cinctan were included in our cladistic analysis (Table 7.7.2). All species were studied first-hand from latex casts of original specimens drawn from collections housed in The Natural History Museum, London (NHM), Institut für Paläontologie der Julius-Maximilians-Universität Würzburg, Germany (PIW), Narodni Muzeum, Prague, Czech Republic (NMP), Geologisch-Paläontologisches Institut- Universität Münster, Germany (GPM), Fachrichtung Geowissenschaften der Ernst-Moritz-Arndt-Universität Greifswald, Germany (FGWG) Institut de Géologie, Université de Rennes, France (IGUR), Museo Paleontológico, Universidad de Zaragoza, Spain (MPZ) and Instituto Geológico y Minero de España, Museo Geominero, Spain (MGM). All 21 species are represented by at least one reasonably complete and partially articulated specimen allowing the majority of their features to be scored. Two taxa could be scored for all 57 characters and a further four had less than 5 % missing data. No taxon showed more than 37 % missing data and the average missing entries for the 21 taxa is 10.6 %. However, only a few are represented by large numbers of well-preserved specimens.

A further six species were initially scored but later rejected from the analysis as being too incompletely known. In all cases the quality of the material was poor, the illustrations and accompanying descriptions inadequate for our purposes, and original material was not available to us. These taxa are as follows:

Sucocystis? *maroccana* (Termier and Termier, 1973): Middle Cambrian of Morocco. This is based on only one poorly preserved specimen that is missing the supracentral integument, lintel and anterior part of the cinctus (see Friedrich, 1993: pl. 15 fig. 1).

Davidocinctus pembrokensis Friedrich, 1993: Middle Cambrian of Wales. A single partially disarticulated and distorted specimen showing disrupted cinctus plates and lacking integuments and stele.

Asturicystis havliceki Fatka and Kordule, 2001: Middle Cambrian of the Czech Republic. The original description is based on several apparently well-preserved specimens. Unfortunately the original descriptions and illustrations provide little detail and we have not been able to borrow any material or latexes for study.

Nelegerocystis ivantzovi Rozhnov, 2006: Middle Cambrian of Siberia. The illustrated material is very poorly preserved and the skeleton appears to be recrystallized, obscuring or obliterating many important features. No material was available to us for study. This together with the inadequate description makes taxonomic comparison very difficult. However, *N. ivantzovi* has food grooves very similar in length to those of *Asturicystis jaekeli*. The shape of the theca, number of marginals and the absence of ventral swellings are identical in both genera, raising the possibility that they are synonymous.

Rozanovicystis triangularis Rozhnov, 2006: Middle Cambrian of Siberia. This taxon is the sole member of the family Rosanovicystidae characterized (according to Rozhnov, 2006) by its triangular-shaped theca, eight marginals, and long food grooves encircling the entire theca. Unfortunately the material appears to be very poorly preserved, the description is inadequate, and it is impossible from the illustrations to confirm that there are eight marginal ossicles or even that food grooves are indeed present, let alone whether they run round the entire margin of the theca.

Trochocystoides planus Sdzuy, 1993: Middle Cambrian of northern Spain. This species was erected on the basis of a single specimen that comes from the same stratigraphic level and the same locality as *Sotocinctus ubaghsi* Sdzuy, 1993 (Sdzuy, 1993: 195). Both taxa were initially scored by us and proved to be identical in all morphological features save that there is one more marginal plate in the right side of the theca in *T. planus* than in *S. ubaghsi.* In other cinctans where we have access to numerous specimens from a single population (e. g. *Sucocystis theronensis*, *Elliptocinctus barrandei*, *Gyrocystis platessa*, *Trochocystites bohemicus*), we have observed that the number of marginals is not constant and can vary by one or rarely two plates on each side. Given that no other morphological differences exist, we here treat *T. planus* as a synonym of *S. ubaghsi*.

As outgroup we included the Middle Cambrian ctenocystoid *Ctenocystis*. However, only 12 of the original 57 characters could be scored in this taxon.

Plating nomeclature

For nomenclature of marginal plates we follow the system of Friedrich (1993). The anterior marginal plate that coincides with the axial plane and which underlies the operculum is M0 (Fig. 7.7.2). Marginal plates are then numbered successively around the margin towards the posterior appendage as M1r, M1l, M2r, M2l etc. with l and r indicating their position to the left or the right of the M0 plate in dorsal view. Important structures such as the adopercular processes and mouth are always found in the same position in different species and separated by an identical number of plates. This strongly suggests that individual plates forming the majority of the cintus can be homologized amongst taxa. However, at the posterior the boundary between cinctus plates and appendage plates is more variable, as is the total number of plates forming the right and left sides of the cinctus. Indeed the stele appears to be a direct continuation of the cinctus, as first pointed out by Jefferies (1990). Unfortunately Ubaghs (1967) used a system of numbering cinctan plates starting from the appendage and working towards the anterior. This fails to capture the homology of the anterior and lateral plates and is thus not recommended.

Characters

A total of fifty-seven skeletal characters have been scored (Appendix). These included all characters given taxonomic significance

in previous descriptions (primarily those of Ubaghs (1967), Friedrich (1993) and Sdzuy (1993). Where possible characters were couched as presence/absence features referenced to specific homologous plates. For example, the homology of individual marginal plates is clear around the anterior and lateral part of the cinctus amongst all cinctans (Fig. 7.7.2A: see below). We were therefore able to score whether food grooves are absent, present across part of, or present across the entire width of each individual marginal plate of the cintus. A similar approach was taken when scoring for dorsal and ventral protuberances on the cinctus. The resultant data matrix (Appendix) has a total of 33 binary characters, 22 multistate characters and 2 invariant characters, giving a total of 126 character states. In addition we originally included a number of quanitative characters based on thecal dimensions and plate-plate ratios or angles. However, these proved to be highly variable between specimens of the same species, and highly prone to error due to post-mortem distortion. Consequently, few were eventually included in the data matrix. We also excluded surface ornament characters, since these seemed to be highly dependent upon the nature of the enclosing sediment and reflected the quality of preservation rather than any original biological signal.

Almost half of all characters could be scored for all 21 taxa. Many of these relate to features of the cinctus, their food grooves, and the ventral plated integument. However, other anatomical features are preserved more rarely and remain unknown in a significant proportion of the taxa. Least well known are features of the stele, dorsal integument and the arrangement of food groove cover plates, all of which can be scored in less than 50% of the taxa. These show important taxonomic variation but, because they are so rarely preserved, it is currently impossible to determine at what level in the hierarchy these characters are informative.

For analyses that included an outgroup, we modified the matrix so as to avoid characters that required one-on-one homology between marginal frame plates and thus could not be applied to the outgroup. Characters 17-20 (presence or absence of dorsal nodes arising from specific marginal frame plate) were deleted and replaced by a simple presence/absence of dorsal nodes arising from the marginal ring. Characters 21-31 (presence/absence of ventral nodes on individual marginal plates) were similarly replaced by a single character; presence/absence of dorsal nodes arising from the marginal ring. Finally characters 46-53 (the presence of a food groove passing across individual plates of the marginal ring) were deleted and replaced by a single ordered character that captured the relative lengths of left and right food grooves. All three substituted characters could then be polarized by reference to our outgroup. This, however, reduced the data matrix to just 37 characters.

Analytical techniques

The data matrix was constructed using the computer program MacClade (Maddison and Maddison, 2000) and then analysed using PAUP* (Swofford, 2002). Thirteen characters

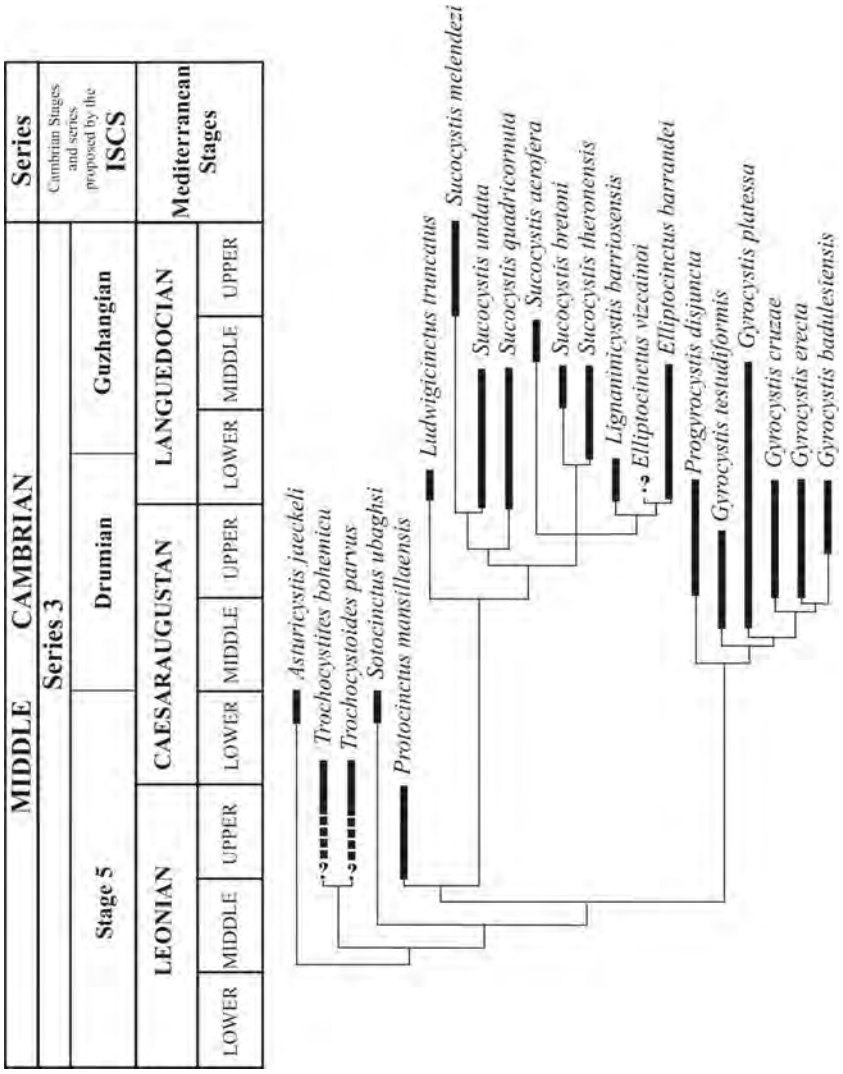


Figure 7.7.4. Cinctan evolutionary tree constructed by superimposing the cladogram of cinctan relationships against observed stratigraphical distribution (thick lines). One plesiomorphic metaspecies (*Sucocystis undata*) is treated as a potential ancestor to its derived sister taxon.

were treated as ordered, where there is a clear progression between three or more states (as for example in counts of the number of plates making up the left or right sides of the cinctus). All characters were initially treated as of equal weight. All analyses used the branch and bound search option, a method guaranteed to find the most parsimonious solutions. A first search was carried out on the full data matrix with just ingroup taxa. Tree robustness was tested using 1000 random addition bootstraps and by applying Bremer Decay. After the initial unweighted analysis a single reweighing of characters was carried out using the rescaled consistency index and a branch and bound search repeated. Tree stability was also explored by removing or including taxa with larger proportions of missing data. The entire process was repeated for the smaller data matrix with the outgroup included.

7.7.3. Results

A branch and bound search of the data matrix found 120 equally most parsimonious

trees of length 133 steps with a consistency index (CI) of 0.57, a retention index (RI) of 0.69 and a rescaled consistency (RC) index of 0.39. A majority rule consensus of these 120 trees is shown in Fig. 7.7.3A, which also indicates those branches that are absent in the strict consensus tree. The shortest tree in 10,000 randomised trees was, by contrat 186 steps long. After reweighing characters on their rescaled consistency index and rerunning the analysis we found just three trees, with a trichotomy joining (*Lignanicystis* + *Elliptocinctus*), (*Sucocystis theronensis* + *S. bretoni*) and *S. acrofera*. This was identical to the majority rule consensus of the unweighted trees. Support for most branches was, however, low (Fig. 7.7.3A).

Analysis of the modified data matrix of 37 characters with outgroup generated 21 trees length 88 steps, CI = 0.56, RI = 0.65, RC = 0.36, whose ingroup topology not surprisingly differed somewhat from that in the unrooted analysis. Bootstrap analysis supported a rooting between *Asturicystis* and other cinctans at 56 % and there was Bremer support of just 1.

An evolutionary tree for cinctans was generated by superimposing the cladogram against the observed stratigraphical distribution of species (Fig. 7.7.4). Four species (*Gyrocystis erecta*, *G. badulesiensis*, *Elliptocinctus barrandei*, *Sucocystis undata*) lacked autapomorphies under accelerated transformation character optimization and could thus be treated as potential ancestors when constructing this evolutionary tree. However, only in one case was a plesiomorphic species (*Sucocystis undata)* stratigraphically older than its derived sister taxon (*S. melendezi*) and thus potentially treated as two parts of a single anagenic lineage.

7.7.4. Discussion

Rooting strategy

Cinctans are a highly distinctive group of echinoderms, and thus instantly recognizable. However, this distinctiveness also causes problems. Very few of the anatomical features that provide taxonomically informative variation amongst cinctan taxa can be found in other groups. For example, their appendage (stele) arises as a direct extension of the already highly differentiated cinctus plating and is clearly not homologous with the stem of a crinoid, blastozoan or the stalk of a stylophoran, all of which form distinct morphological regions sharply differentiated from any framing body plates. The cinctan operculum also lacks apparent homologies. A few other echinoderms have a so-called opercular plate, the cornute *Juliaecarpus* (Ruta, 1999a), the crinoid *Acolocrinus* (Sprinkle, 1982) or the solute *Dendrocystoides* (Caster, 1967; Jefferies, 1990), but in all three cases these plates are totally different in construction and function and bear no close comparison with the articulated operculum of cinctans. Finally, cinctans are unique in the way their food grooves are constructed and arranged as a recumbent and asymmetric structure wrapped around the marginal framing plates. This is very different from the flexible, biserial flooring plates seen in crown-group echinoderms. Indeed Ubaghs (1967: S566)

lamented the fact that "The Homostelea have nothing in common with other "carpoids" except the depressed form of their asymmetric body girdled by a marginal framework and their complete lack of radial symmetry".

There are indeed very few undisputable homologies: the skeletal plates of cinctans are composed of calcite with a three-dimensional microstructure of stereom (Ubaghs, 1967). This form of skeletal microstructure and its genomic basis are unique to echinoderms among living phyla (Bottjer *et al*., 2006) and provides a clear synapomorphy linking cinctans to the Echinodermata (Smith, 2005). Cinctans also lack radial symmetry, one of the most prominent synapomorphies of crown group echinoderms, and so their sister group presumably lies amongst the other non-radiate stem group echinoderms or beyond.

An analysis that includes only cinctans provides an unrooted network resolving the degree of morphological similarity amongst species, but it does not identify a direction of evolutionary change. For outgroup rooting, the best choice of taxon is the immediate sister group to the clade in question, as this generally displays the greatest number of homologous characters that can be polarized. However, the immediate sister group to cinctans is problematic. Ubaghs (1967: S603) suggested that solutes were the sister taxon to cinctans, though without providing any justification for this statement. Friedrich (1993) believed closest comparison lay with the ctenocystoids. Jefferies *et al.* (1996) provided a cladistically justified argument that cinctans were the most primitive stem-group member of the

Figure 7.7.5. The ctenocystoid *Ctenocystis utahensis* Robison and Sprinkle, 1978, BMNH E63150, Middle Cambrian, Utah, USA. Scale bar = 1 mm.

Echinodermata, with ctenocystoids as the next branch off. This phylogenetic scenario was also supported by Domínguez-Alonso (1999). David *et al.* (2000) provided a radically different interpretation, placing ctenocystoids as sister group to cinctans, but with both lying within a paraphyletic 'eocrinoid' group within blastozoan echinoderms. Sumrall (1997) and Sumrall and Wray (2006) recognized a clade of asymmetric echinoderms (Homalozoa) nested within Blastozoa in which solutes are placed as the most primitive, and cinctans are grouped as sister group to the clade (ctenocystoids +stylophorans). Smith (2005) could not determine a resolved position for cinctans, placing them in polytomy with

stylophorans and solutes. However, he did not include ctenocystoids in his discussion. In summary, all agree that the immediate sister group to cinctans lies amongst the non-radiate echinoderms, and most workers place ctenocystoids in the immediate vicinity of cinctans, either in a slightly more or slightly less derived position.

Ctenocystoids have a superficial similarity to cinctans (Fig. 7.7.5). Both have a body plan consisting of a marginal frame of stout plates that enclose dorsal and ventral plated membranes, and in both the presumed mouth opens laterally through the marginal frame. Furthermore the mouth, although it lacks cinctan-type food grooves, is laterally extended to left and right forming the ctenoid organ (a series of small plates that overly and protect the large anterior opening). These have been tentatively homologized with food grooves (Sprinkle and Robison, 1978, p. T1000; David *et al.,* 2000).

However, when it comes down to a detailed comparison, it becomes much harder to recognize clearly homologous structures shared between ctenocystoids and cinctans, particularly those that are taxonomically important for cinctan phylogeny and classification. Ctenocystoids have no appendage, so all stele characters in cinctans remain unpolarized. The marginal frame in ctenocystoids is impossible to homologize in detail with that of cinctans. All ctenocystoids so far described in detail have a double ring of plates and the very different arrangement means that individual plates cannot be matched with those of cinctans. Whereas in cinctans the mouth opens between two plates (M1r and M2r) and there is a separate opening at the anterior covered by the operculum, in ctenocystoids there is only a single, wide opening that is framed by four marginal plates. As a consequence it is impossible to identify a single homologous plate in the marginal frame of ctenocystoids and cinctans. Dominguez-Alonso (1999: fig. 5) reported a ctenocytoid that has a single ring of marginals, but this is based on a single specimen that remains undescribed and individual plate homologies still cannot be made. The dorsal plated surface in ctenocystoids comprises a large number of small polygonal plates as in some cinctans, but the ventral surface plating is very different in both the shape of the plates and in their organisation.

Nevertheless it is still possible to polarize a few characters by reference to the general body plan of ctenocystoids:

• Overall symmetry (characters 1–3): ctenocystoids are more or less bilaterally symmetrical in outline whereas cinctans vary from almost bilaterally symmetric in outline to strongly asymmetric.

• In the marginal ring we can score whether the ring is complete and for the number of plates forming a ring (characters 9-11) even though we cannot be sure of their exact homology. We can also score for their overall shape, since ctenocystoid marginal plates, whether a single or double row, are always flanged.

• We can also score for the absence of projections from the marginal plates, both dorsal and ventral (characters 59, 60): absent in ctenocystoids, but present in some cinctans.

• The dorsal plated membrane can be scored for two general characters, the presence or absence of epispires and the relative size of the plates making up the integument.

• Finally we can score for overall ambulacral food groove asymmetry (character 58), even though we cannot score for the presence of food grooves on specific homologous plates as we have done for the main analysis. This ordered character measures the relative difference in length between left- and right-hand food grooves.

With these 15 characters polarized by reference to a ctenocystoid as outgroup, the ingroup topology is rooted between *Asturicystis* and the remaining cinctans. This, though small, is significantly more than can be obtained from selecting one of the other non-radiate echinoderm clades (stylophorans, solutes) as outgroup.

As a second, independent approach we turned to cinctan ontogeny to try to polarize the direction of evolution of certain character states. As all the taxa being compared are approximately similar in size and complexity paedomorphosis is not a complicating factor. This approach, however, is severely hampered by the dearth of information on cinctan development: few taxa are represented by abundant material and little study has been made of these. We were able to identify only two characters that could be polarized *a priori* using ontogenetic criteria: nodal development on the cinctus plates and marginal plate shape.

Swellings and projections on marginals are less well developed in juveniles of *G. testudiformis* (Friedrich, 1993) and so are probably primitively absent. In populations of *G. quadricornuta* the dorsal swellings on the marginals are considerably smaller and less well developed in small individuals and become more prominent in larger individuals. We therefore treat the absence of dorsal swellings as primitive and the extremely developed processes as the most derived. The second character that can be polarized using ontogenetic information is the cross-sectional shape of the marginals. In *Gyrocystis platessa* the largest individuals have an extremely pronounced flange developed on marginal ossicles around the anterior margin, whereas in small individuals the flange is at best weakly developed.

The ontogenetic polarization criterion thus suggests that an absence of dorsal and ventral swellings and marginal ossicles without an anterior flange are all primitive states in cinctans. We can use these features to help narrow down a potential basal cinctan. Cinctans which lack as adults both dorsal and ventral nodes or swellings comprise *Progyrocystis, Sotocinctus, Asturicystis* and *Gyrocystis platessa.* Of these *Gyrocystis* and *Progyrocystis* can be discounted as both have a well-developed anterior flange. Based on ontogenetic criteria therefore, we deduce that only *Sotocinctus* and *Asturicystis* remain viable candidates as the most primitive known cinctan.

Stratigraphy is an *ad hoc* criterion for rooting a tree, but could conceivably be useful in groups with a long history and good fossil

record. Unfortunately all cinctans come from a relatively short interval of time (the Middle Cambrian lasts only some 13 Ma: Gradstein *et al.,* 2004). However, there is a group of distinctly older taxa of late Leonian – early Caesaraugustan age and a later cluster of late Caesaraugustan – Languedocian taxa (Fig. 7.7.4). The stratigraphically oldest cinctans known are *Protocinctus mansillaensis,* from the early Middle Cambrian (Leonian) of Spain (Rahman and Zamora, in press), and '*Asturicystis' havliceki* from approximately the same horizon in Bohemia. *'A.' havliceki* remains poorly known, but is unlikely to be a true *Asturicystis* because its food groove pattern is very different, and it shows ventral swellings. It is probably a member of the Sucocystidae.

Also approximately contemporary are the two Bohemian taxa *Trochocystites* and *Trochocystoides,* while *Sotocinctus ubaghsi* and *Asturicystis jaekeli* appear just one zone higher in the early Middle Cambrian. This demonstrates that, even close to the start of the fossil record of cinctans, considerable morphological variation had already developed. Nevertheless, whether rooting is on *Protocinctus, Trochocystites*, *Trochocystoides, Asturicystis* or *Sotocinctus*, two advanced clades are consistently present: a gyrocystid clade, comprising (*Gyrocystis* + *Progyrocystis*) and a sucocystid clade comprising (*Ludwigicinctus* + *Sucocystis* + *Ellipticocinctus* + *Lignanicystis*). What remains unclear, however, is the relationship of trochocystitids to these two groups, whether sister group to the sucocystids alone or sister group to the (sucocystids+gyrocystids).

Finally the two morphologically most divergent taxa are *Trochocystites bohemicus* and *Gyrocystis platesa*, differing in 28 characters. When the midpoint of the ingroup network is used for rooting for ingroup taxa the root is placed between the clade comprising *Protocinctus, Protogyrocystis* and *Gyrocystis* and the remainder (Fig. 7.7.3). This lies within the group of stratigraphically older taxa and close to other estimates of the root position.

In summary, our limited ontogenetic data identify two taxa (*Asturicystis* and *Sotocinctus*) as more plesiomorphic than the remainder while outgroup rooting of our modified character–taxon matrix points to one of these (*Asturicystis*) as sister taxon to all other cinctans. Although this is slightly younger than the stratigraphically oldest fossil cinctan, it does belong to the stratigraphically earlier cluster of taxa. All four rooting strategies, however, support the existence of two derived clades, the sucocystids and gyrocystids. Given the close proximity in time of all cinctan species we are highly doubtful of the stratigraphic rooting criterion and take the congruence between outgroup and ontogenetic rooting as evidence for supporting *Asturicystis* as the most primitive known cinctan.

Taxonomic outcomes

The cladistic analysis presented here provides the first rigorous phylogenetic analysis of the class, and includes all species based on reasonably complete material. If our identification of root position is correct, cinctans comprise three clades plus two basal

taxa. There is strong support, irrespective of which rooting method is employed, for a clade Gyrocystidae that unites *Gyrocystis* and *Progyrocystis*. Five apomorphies support this group, though just two are unique, and the node has a bootstrap value of 67% and a Bremer Support of 1. Uncontested apomorphies for the clade relate to the development of the food grooves and the development of a broad flange on anterior marginal plates. In all Gyrocystidae the right food groove is missing and the left marginal groove extends only as far as plate M0. Grouping within the Gyrocystidae is exactly as suggested by Friedrich (1993), with *Progyrocystis* as sister group to a clade of *Gyrocystis* species, of which *G. platessa* is the most primitive. *G. platessa* differs from *G. testudiformis* and more derived forms in having (1) a more symmetrical shape and (2) dorsal and ventral plating more similar in development, and (3) in primitively lacking a ventral node on plate M0.

A second major clade comprises the taxa *Protocinctus*, *Ludwigicinctus*, *Sucocystis*, *Lignanicystis* and *Elliptocinctus*. This grouping is supported by eight apomorphies, of which two occur nowhere else and relate to the left food groove extending only as far as plate M11. Bootstrap support for this node is, however, only 37 % and the clade collapses in trees just one step longer. At the base of this clade lies *Protocinctus*, the oldest cinctan known. More derived members of this clade are characterized by a rather distinctive ventral pattern of nodes on their marginal plates, and in having six rather than five plates from M0 to posterior closure of ring on the right-hand side of the cinctus. Bootstrap support for this node is stronger at 61 % and there is a Bremer Support of 1.

Ludwigicinctus was not included in any family by Friedrich (1993) but in our cladistic analysis it is the next most primitive member of this clade. Friedrich (1993: text-fig. 21e) reconstructed it as having a very short food groove that does not even reach as far as plate M0. But his photograph of the holotype (Friedrich, 1993, plate 24 fig. 1c) clearly shows the left food groove extending as far as plate M11, exactly as in some *Sucocystis* species such as *S. theronensis*. Two character state changes separate *Ludwigicinctus* from *Sucocystis*, the development of a continuous ventral swelling rather than a single node-like swelling on plate M0 ventrally, the overall similarity in size of plates forming the ventral integument, In other features (e.g. number and size of infracentral plates, shape of the

Class Cincta Jaekel, 1918
- Genus *Asturicystis* Sduzy, 1993
- Genus *Sotocinctius* Sduzy, 1993

Family Trochocystitidae Jaekel, 1918
- Genus *Trochocystites* Barrande, 1859
- Genus *Trochocystoides* Jaekel, 1918

Family Sucocystidae Friedrich, 1993
- Genus *Protocinctus* Raman and Zamora, i
- Genus *Ludwigicinctus* Friedrich, 1993
- Genus *Undatacinctus* nov.
- Genus *Sucocystis* Cabibel, Termier and Te
- Genus *Ellipticocinctus* Termier and Termi
- Genus *Lignanicystis* Zamora and Smith, 2

Family Gyrocystidae Jaekel, 1918
- Genus *Progyrocystis* Friedrich, 1993
- Genus *Gyrocystis* Jaekel, 1918

Table 3. Recommended classification of Cincta following our cladistic analysis and the conventions of Wiley (1979).

theca, absence of suropercular processes, food groove development) *Ludwigicinctus* is very close to *Sucocystis*.

Sucocystis, in our analysis, forms a paraphyletic grade below a small clade comprising *Elliptocinctus* and *Lignanicystis*. All species are broadly similar, distinguished primarily by small differences in the relative length of the right-hand food groove and the distribution of ventral swellings on the marginal ring. There are two well-supported clades: one pairing *S. undata* and *S. melendezi* and the other uniting *S. theronensis* and *S. bretoni*. *S. undata* and *S. melendezi* differ only in the overall shape of the theca (wider than long in *S. melendezi,* approximately as wide as long in *S. undata)*. This pairing is supported by 85 % bootstrap and a Bremer decay index of 2. Whether this minor difference in shape justifies separation is doubtful. However, there are additional distinguishing features: *S. undata* has marginal plates that are thicker, and its cinctus is lower than in *S. melendezi* and so the two species are maintained. *S. quadricornuta* is sister group to these two taxa, all three species having dorsal swellings developed on the same four homologous marginal plates.

The other pairing which links *S. theronensis* and *S. bretoni,* is supported by a 71 % bootstrap value. These two taxa are more obviously differentiated, with *S. theronensis* having a prominent spine developed on the central plate of its lintel, which is missing from all other species. The type species of *Sucocystis* is *S. theronensis* Cabibel, Termier and Termier, 1959 and so, to have only monophyletic clades, we propose to separate *S. undata*, *S. melendezi*, and *S. quadricornuta* into a new genus, *Undatacintus*, type species *Sucocystis undata* Friedrich, 1993.

Elliptocinctus and *Lignanicystis* form a derived clade within the *Sucocystis sensu lato* clade based on the shared presence of two apomorphies: the marginal plates forming the lateral part of the cinctus have a well-developed lateral flange, and the dorsal projections developed on marginal M1l

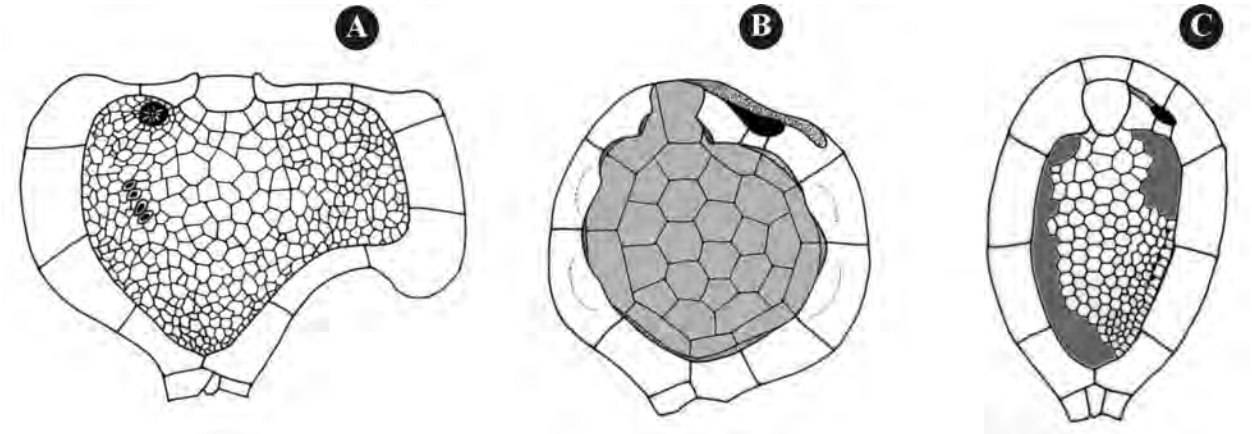


Figure 7.7.6. Dorsal views of: A, *Lignanicystis barriosensis* (after Zamora and Smith, 2008); B, *Sucocystis undata* (modified from Friedrich, 1993); C, *Gyrocystis platessa* (from Friedrich, 1993). Dark grey shading = missing areas; light grey shading = internal parts where supracentral integument is unknown. Ventral surface of G. erecta unknown.

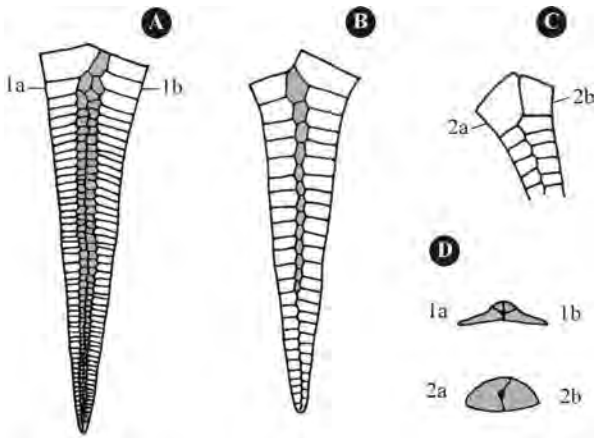


Figure 7.7.7. Dorsal views of steles with mesosphenoids shaded (A, B, C) and cross-sections of steles (D, E). A, *Lignanicystis barriosensis* (after Zamora and Smith, 2008); B, *Sucocystis theronensis* (from Friedrich, 1993); C, *Trochocystoides parvus* (from Friedrich, 1993).

and M1r are directed anteriorly rather than vertically (character 35). *Elliptocinctus* can be easily distinguished from *Sucocystis* by its well-developed suropercular processes, which project strongly (character 33: convergent with some *Gyrocystis*).

Lignanicystis was originally placed within Trochocystitidae (Zamora and Smith, 2008) as it shares one obvious synapomorphy with *Trochocystites*, namely a row of sutural pores piercing the dorsal membrane. However, this character can only be determined in exceptionally well-preserved specimens, and cannot be scored in the majority of cinctans, including all species of *Sucocystis*. Its distribution may be more general than current knowledge suggests. Against this, *Lignanicystis* shares an identical food groove arrangement and pattern of ventral nodes on the cinctus with both *Sucocystis* and *Elliptocinctus*. *Lignanicystis* is easily separated from both *Sucocystis* and *Elliptocinctus* by a suite of distinctive features, such as its hatchet-shaped M4 plates, its bridge-like M5r plate and its strongly asymmetric theca.

Trochocystites and *Trochocystoides* form a clade with 70 % bootstrap support and a Bremer decay index of 1. Eight apomorphies unite these two taxa, but only two are unique,

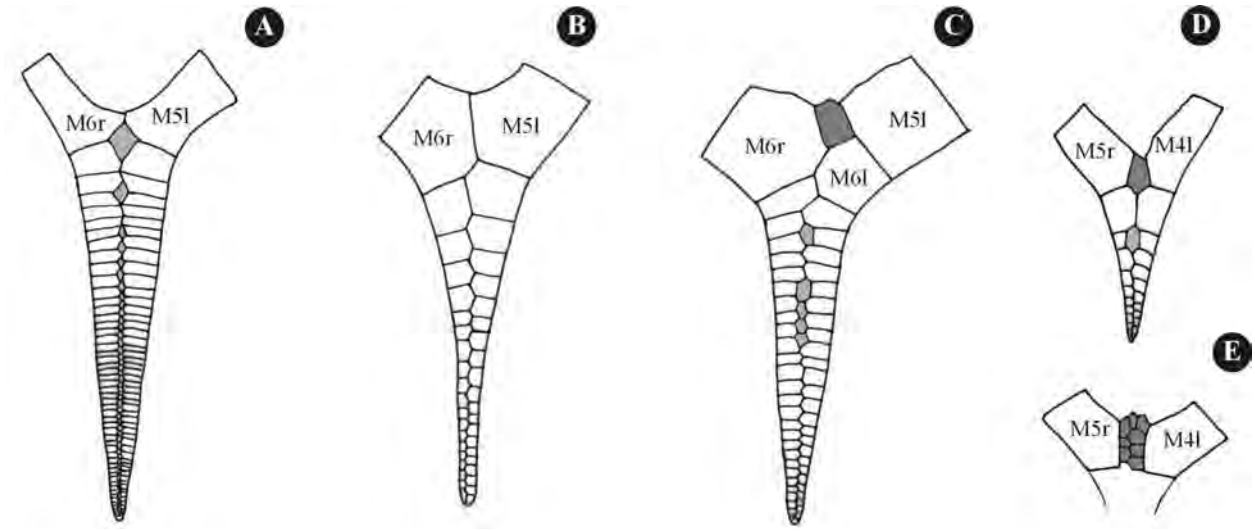


Figure 7.7.8. Proximal steles and posterior side of the cinctus in ventral view: A, *Lignanicystis barriosensis* (after Zamora and Smith, 2008); B, *Elliptocinctus barrandei* (from Friedrich, 1993); C, *Sucocystis theronensis* (from Friedrich, 1993). Dark grey shading = intercalated plates in the posterior side of the cinctus; light grey shading = mesosphenoids.

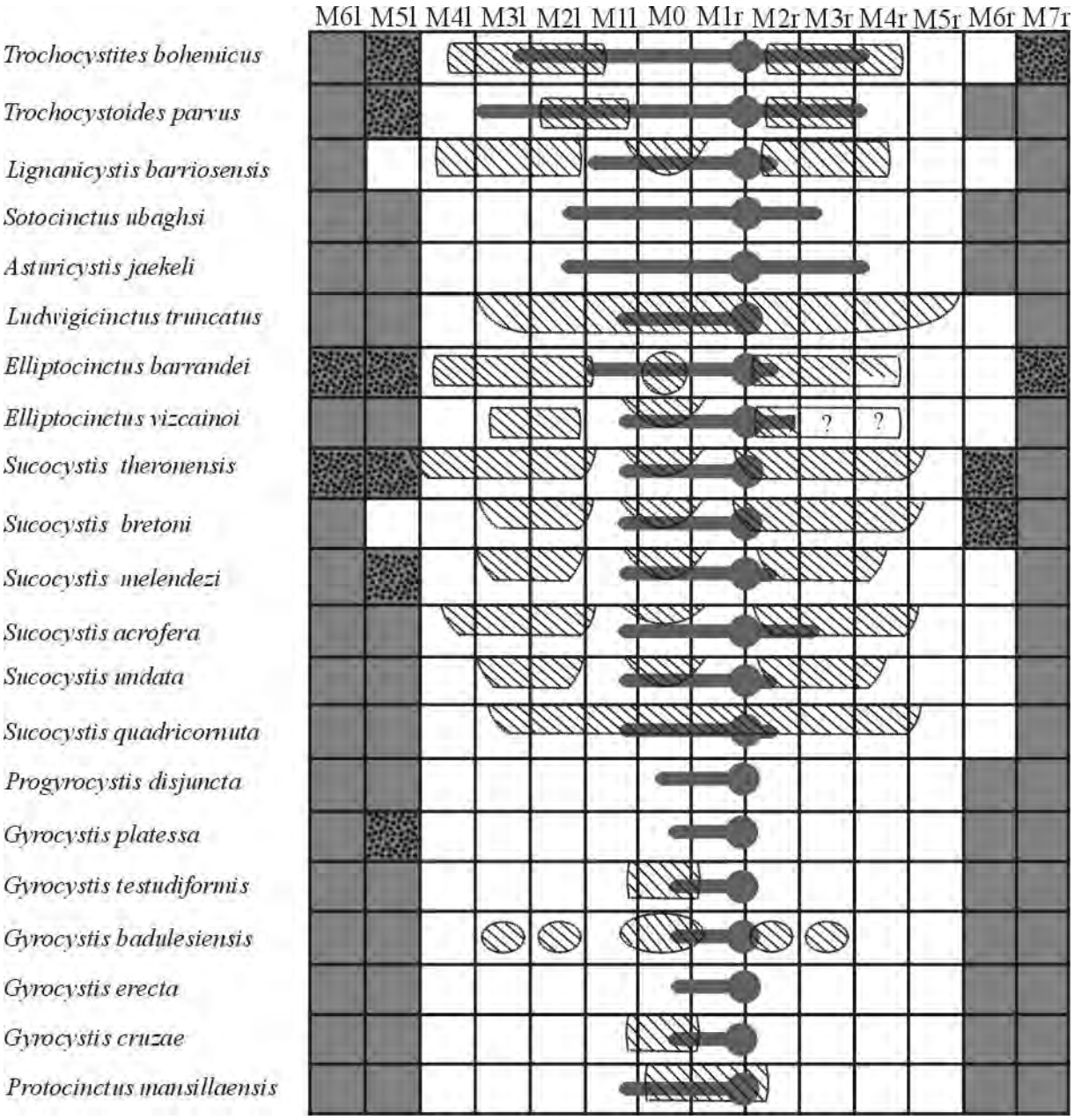


Figure 7.9. Schematic summary of number of marginal plates in the cinctus, food groove distribution and ventral swelling development on marginal plates for all species included in the analysis. M1-M7 marginal plates; l = left, r = right; open boxes = marginal plate present; grey circle = position of mouth; thick grey line = extent of left or right food groove; oblique hatching = presence of ventral swelling on marginal plate, grey boxes with dots = marginal plate sometimes present.

Figure 7.7.10. Lateral views of various species showing the relative development of dorsal projections on marginals and anterior margin of M0 in profile.

again relating to the relative development of the food groove, which in these taxa extends to M4r and M3l. *Trochocystites* is the type species of the family Trochocystitidae and this name can be applied to unit these two genera.

Sotocinctus remains outside the three clades so far discussed, more derived than Trochocystitidae but sister group to the Gyrocystidae and Sucocystidae combined (Fig. 7.7.3B). It primitively lacks ventral swellings and has food grooves that are intermediate in length between those of *Asturicystis* and the Trochocystitidae on the one hand, and the short food grooves of Gyrocystidae and Sucocystidae. A revised classification for the Cincta is given in Table 7.7.3.

7.7.5. Systematic palaeontology

Family SUCOCYSTIDAE Friedrich, 1993
Genus UNDATACINCTUS nov.

Type species. *Sucocystis undata* Friedrich, 1993, p.

Other species included. *S. melendezi* (Schroeder, 1973) and *S. quadricornuta* Friedrich, 1993.

Occurrence. Middle Cambrian (Languedocian) of Spain and Morocco and with doubts in the Languedocian of France.

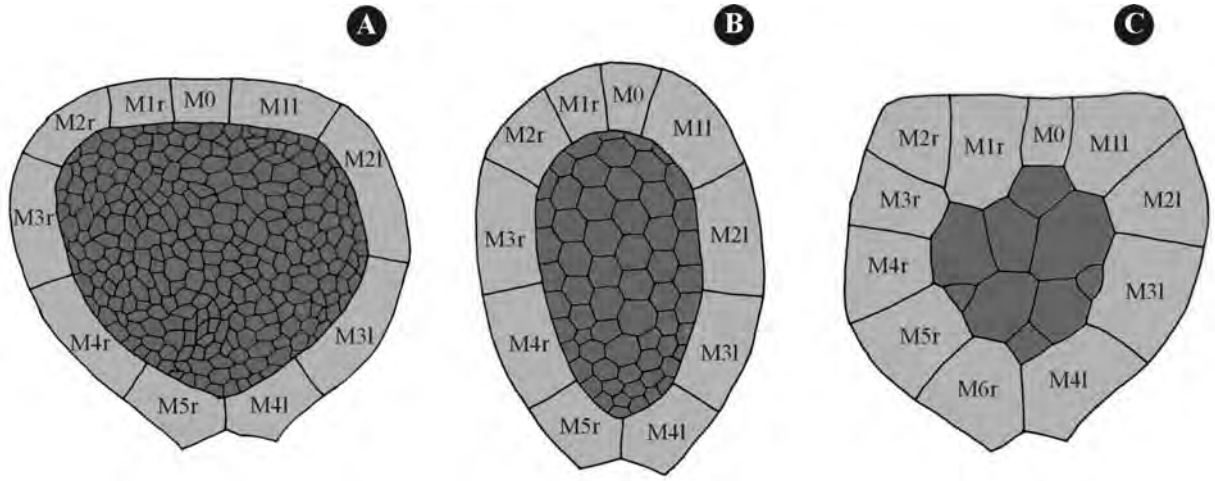


Figure 7.7.11. Ventral views of: A, *Sotocinctus ubaghsi*; B, *Gyrocystis platessa* (from Friedrich, 1993); C. *Ludwigincinctus truncatus* (from Friedrich, 1993). Dark grey shading = infracentral integument; light grey shading = marginals.

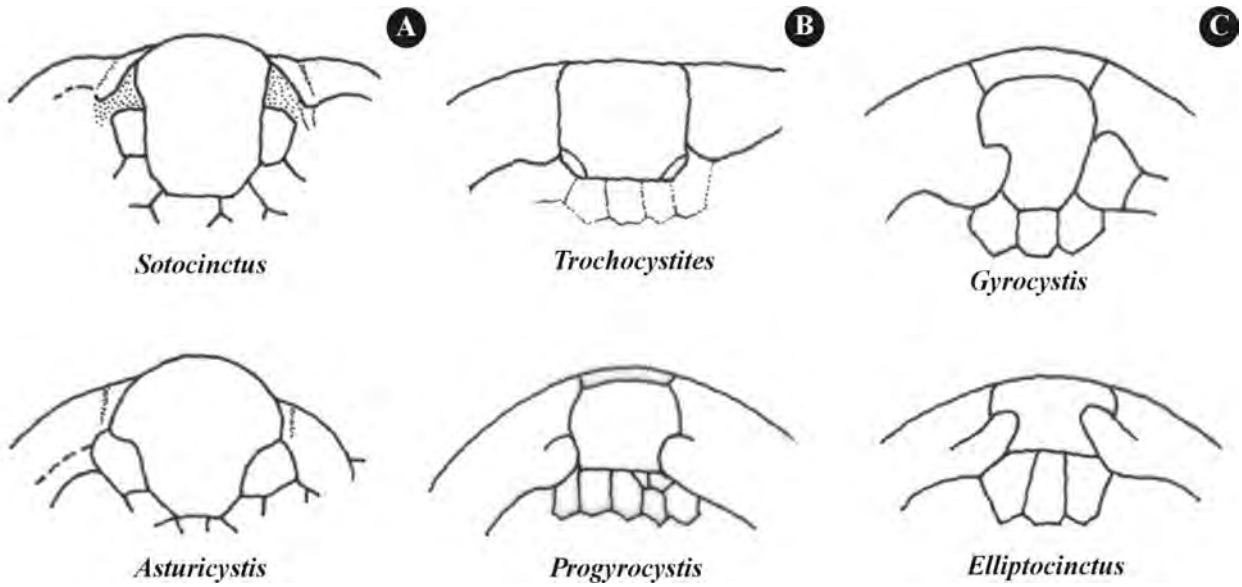


Figure 7.7.12. Schematic diagrams of plating associated with the dorsal porta-operculum complex for different genera of cinctans.

Diagnosis. A clade of Sucocystidae with the following synapomorphy: obvious protuberance developed on the dorsal part of plates M2l, M3l, M3r and M4r. Other (plesiomorphic) features: protuberances present on ventral surface of marginal ring - always present on plates M0, M2l, M3l, M2r, M3r and M4r. Food groove with short right-hand branch extending only as far as plate M2r and left-hand branch extending to plate M1l. Ventral plated surface composed of relatively few large plates.

Acknowledgements.

This is a contribution to the Project Consolíder CGL2006-12975/BTE ("MURERO") from Ministerio de Educación y Ciencia de España-FEDER-EU, and Grupo Consolidado E-17 ("Patrimonio y Museo Paleontológico") de la Consejería de Ciencia, Tecnología y Universidad del Gobierno de Aragón. S. Z. benefited from a pre-doctoral research grant from Departamento de Ciencia, Tecnología y Universidad del Gobierno de Aragón. We thank Dr. Gerd Geyer (Germany), Dr. Bertrand Lefebvre (France), Dr. Markus Bertling (Germany), for providing latex casts and/or museum assistance. Finally we are grateful to Marcelo Ruta, Phil Donoghue and an anonymous referee for their very helpful comments and suggestions on an earlier draft of this paper.

Appendix

List of characters and character states used in the phylogenetic analysis of Cincta, and data matrix. Characters in italics are used only for analysis of ingroup taxa relationships.

General features

1. Symmetry of body: bilaterally symmetrical in outline (cinctan Lwidth/Rwidth >0.9) (0: Text-fig. 6C); slightly asymmetric (Lwidth/Rwidth <0.9, >0.75) (1: Text-fig. 7.7.6B), strongly asymmetric, with obvious posterior right embayment (Lwidth/Rwidth <0.75) (2: Text-fig. 7.7.6A). Body asymmetry was measured by taking a line from the point of stele attachment to the centre of marginal plate M0 and measuring maximum distance to the edge of the cinctus to both left (Lwidth) and right (Rwidth) of this line (Text-fig. 7.7.2). The ratio of these two measurements provides a metric for how asymmetric the body is in

outline.

2. Shape: subcircular theca approximately as wide as long (0: Text-fig. 7.7.6B); ovate theca much narrower than long (1: Text-fig. 7.7.6C) Theca widest proximally and tapering towards appendage (2: Text-fig. 7.7.1B) wider than long (3: Text-fig. 7.7.6A).

3. Anterior margin: rounded (0: Text-fig. 7.7.6C), straight, horizontal (1: Text-fig. 7.7.6A).

Stele

4. Cross-sectional shape immediately below theca (Text-fig. 7.7.7D): ovate (0); lozenge-shaped (1).

5. Length of stele in proportion to body: greater than half the length of the cinctus (0); shorter than half the length of the cinctus (1).

6. Mesosphenoid plates on dorsal surface: absent proximally (0: Text-fig. 7.7.7C); present proximally (1: Text-fig. 7.7.7A, B).
7. Mesosphenoidal plates on dorsal surface biserially arranged distally (Text-fig. 7.7.7A): no (0); yes (1).

8. Mesosphenoidal plates on ventral surface (Text-fig. 7.7.8A-C): absent (0); a few scattered plates about mid-length (1); present throughout forming a near continuous series (2).

Marginal frame

(for pattern of ventral nodes developed around cinctus and number of marginals see Text-fig. 7.7.9)

9. Posterior marginal plate arrangement: marginal plates abut forming a continuous circlet (0: Text-fig. 7.7.8B); marginal plates separated at posterior extremity by intercalated plates extending in from the ventral plated membrane (1: Text-fig. 7.7.8E); left and right marginal plates separated by one infracentral plate (2 Text-fig. 7.7.8D).

10. Number of marginal plates between M0 and the posterior closure of the ring around the right-hand side of the cinctus: five plates (0); six plates (1); seven plates (2) [ordered].

11. Number of marginal plates between M0 and the posterior closure of the ring around the left-hand side of the cinctus: four plates (0); five plates (1); six or seven plates (2) [ordered].

12. Anterior margin of plate M0; vertical or rounded (0: Text-fig. 7.7.10 - Sucocystis); projecting as a strong flange (1: Text-fig. 7.7.10 - *Gyrocystis*).

13. Shape of marginal plates forming lateral part of cinctus: wedge-shaped with lateral flange (0: Text-fig. 7.7.1A); without lateral flange (1: Text-fig. 7.7.1G) rounded in external section (2: Text-fig. 7.7.1E).

14. Interior dorsal edge of marginal plates: smooth (0); corrugated (1).

15. Plate M2r exsert from ring, not reaching plated dorsal or ventral integuments: no (0: Text-fig. 7.7.8A); yes (1: Text-fig. 7.7.8C).

16. Plate M4 hatchet-shaped: no (0: Text-fig. 7.7.6C); yes(1: Text-fig. 7.7.6A).

17. Protuberance on the dorsal part of plate M2l (Text-fig. 10): absent (0); present (1).

18. Protuberance on the dorsal part of plate M3l (Text-fig. 10): absent (0); small node (1); large projecting spike (2) [ordered].

19. Protuberance on the dorsal part of plate M3r (Text-fig. 10): absent (0); present (1).

20. Protuberance on the dorsal part of plate M4r (Text-fig. 10): absent (0); small node (1); large projecting spike (2) [ordered].

21. Protuberance on the ventral part of plate

M5l: absent (0); present forming an isolated mound (1); present forming part of a continuous ridge with contiguous plates (2).

22. Protuberance on the ventral part of plate M4l: absent (0); present forming an isolated mound (1); present forming part of a continuous ridge with contiguous plates (2).

23. Protuberance on the ventral part of plate M3l: absent (0); present forming an isolated mound (1); present forming part of a continuous ridge with contiguous plates (2).

24. Protuberance on the ventral part of plate M2l: absent (0); present forming an isolated mound (1); present forming part of a continuous ridge with contiguous plates (2).

25. Protuberance on the ventral part of plate M1l: absent (0); present forming an isolated mound (1); present forming part of a continuous ridge with contiguous plates (2).

26. Protuberance on the ventral part of plate M0: absent (0); present forming an isolated mound (1); present forming part of a continuous ridge with contiguous plates (2).

27. Protuberance on the ventral part of plate M1r: absent (0); present forming an isolated mound (1); present forming part of a continuous ridge with contiguous plates (2).

28. Protuberance on the ventral part of plate M2r: absent (0); present forming an isolated mound (1); present forming part of a continuous ridge with contiguous plates (2).

29. Protuberance on the ventral part of plate M3r: absent (0); present forming an isolated mound (1); present forming part of a continuous ridge with contiguous plates (2).

30. Protuberance on the ventral part of plate M4r: absent (0); present forming an isolated mound (1); present forming part of a continuous ridge with contiguous plates (2).

31. Protuberance on the ventral part of plate M5r: absent (0); present forming an isolated mound (1); present forming part of a continuous ridge with contiguous plates (2).

32. Shape of plate M2: uniform, trapezoidal with rounded outer edge (0: Text-fig. 7.7.6C); distinctly angled (1: Text-fig. 7.7.6A).

Operculum and porta

33. Marginal plates 1l and 1r with strong dorsal projections extending beyond the articulation facet with the suranals (Text-fig. 7.7.12): no (0); yes but small (1); yes as very large peg-like spike (2) [ordered].

34. Marginal plates 1l and 1r with thin, plate-like dorsal flanges: no (0); yes (1: (Text-fig. 7.7.1J)).

35. Projections from marginal plates M1l and M1r: more or less vertically oriented (0); directed towards the anterior (1).

36. Suropercular facet on plates M1l and M1r: rudimentary or absent (0: (Text-fig. 7.7.1B, H)); forming an obvious flat triangular zone (1: Text-fig. 7.7.1A, C).

37. Number of plates forming dorsal margin of operculum (Text-fig. 7.7.12): 6-7 (0); 5 (1); 3 or 4 (2) [ordered].

38. Central plate of lintel with protuberance or spine: no (0); yes (1).

Dorsal & ventral membranes

39. Sutural epispires on dorsal surface: absent (0); present as arc on left-hand side (1: Text-fig. 7.7.6A); present scattered on right-hand side (2: Text-fig. 7.7.6C);

40. Dorsal surface: uniform ornament and plating (0: Text-fig. 7.7.1H); with distinct anterior and marginal zones differentiated in plate shape and ornament (1: Text-fig. 7.7.1A).

41. Ventral plated surface composed of: only a few very large plates (0: text-fig. 7.7.11C); between 40-75 plates (1: Text-fig. 7.7.11B); a large number of small, uniform plates (2: Text-fig. 7.7.11A) [ordered].

42. Ventral plates distinctly larger than dorsal plates: no (0); yes (1).

43. Ventral swellings developed on anterior infracentral plates: no (0); yes.

44. Very large, differentiated ventral infracentrals in anterior region: no (0); yes (1).

45. Dorsal tegmen swollen centrally (Text-fig. 7.7.1D): no (0); yes (1).

Food grooves

(for pattern of food grooves development see Text-fig. 7.7.9)

46. Plate M3l - food groove: absent (0); extends onto plate but does not cross (1); extends across entire plate (2) [ordered].

47. Plate M2l - food groove: absent (0); extends onto plate but does not cross (1); extends across entire plate (2) [ordered].

48. Plate M1l - food groove on plate: absent (0); extends onto plate but does not cross (1); extends across entire plate (2) [ordered].

49. Plate M0 - food groove on plate: absent (0); extends onto plate but does not cross (1); extends across entire plate (2) [ordered].

50. Plate M1r - food groove on plate: absent (0); extends onto plate but does not cross (1); extends across entire plate (2) [ordered].

51. Plate M2r - food groove on plate: absent (0); extends onto plate but does not cross (1); extends across entire plate (2) [ordered].

52. Plate M3r - food groove on plate: absent (0); extends onto plate but does not cross (1); extends across entire plate (2) [ordered].

53. Plate M4r - food groove on plate: absent (0); extends onto plate but does not cross (1); extends across entire plate (2) [ordered].

54. Upper and lower rim of food groove with distinct pits: no (0); yes (1).

55. Position of food groove as it passes around anterior of cinctus: below ambitus and facing downwards (0); at ambitus and facing forwards (1).

56. Path of left food groove as it crosses plate M0: distinctly curved ventrally (0: Text-fig. 7.7.1M); more or less straight (1).

57. Construction of plated membranes covering food groove: upper and lower sheets of multiple small elements (0); an upper and lower biseries of plates (1).

Additional characters added when outgroup is included and after removal of characters 17-31 and 46-53.

58. Relative lengths of left- and right-hand food grooves: symmetric left and right food grooves extending the same number of marginal plates away from the mouth (0); asymmetric with left-hand food groove extending no more than 1 plate further than the right-hand food groove (1); asymmetric with left-hand food groove extended by 2 or more plates further than the right-hand food groove (2); asymmetric, right-hand food groove completely absent (3) [ordered].

59. Marginal ossicles: smooth and flat ventrally (0); with distinct ventral swellings on at least some plates (1).

60. Marginal ossicles: smoothly rounded dorsally (0); with distinct node or spike on at least some plates (1).

Gyro_plates	1101110100	a100000000	-000000000	0010012020	1100000012	00001-1300
Gyro_test	0001111100	0100000000	-000010000	0010012020	1011100012	00001-1310
Gyro_cruz	1001?10?00	0100000000	??00010000	0010012???	0?00?00012	00001-?310
Gyro_badul	1101110200	0110000000	-011010110	0020112?0	0100000012	00001-1310
Gyro_erecta	110?????0?	0110000000	-?????????	?020112?0?	????000012	00001-?3?0
Progyro_disj	010?????10	0100000000	-000000000	0001001000	2000000012	00001-0300
Proto_mans	010111??20	0010000000	-002220000	0000-120??	2000?0?122	000011?310
Ellip_barran	aa0111010b	c000000000	0222010222	0020112?0	1100000122	100011?210
Ellip_vizcan	0100?0??01	00?1000000	-022010???	0020112?0	0100000122	1?001??210
Suco_ther	130111011a	c010000000	0222010222	0010012???	0100000122	000011?310
Suco_breton	13011??111	a010000000	0022010222	0010012???	0100000122	000111?310
Lignan_barrio	1311011201	1000010000	0222010222	0110112011	2000000122	100000?210
Suco_undata	100?????01	0010001111	-022010222	0000-1????	0?00?00122	100010?211
Suco_acrofe	230?????01	0010000000	-022010222	0010012???	0100000122	210011?110
Suco_quad	100?????01	0010000202	-022222222	0000-120??	0100000122	100001?211
Suco_melen	130?????01	0010001111	-022010222	0000-120??	0100?00122	10001??211
Asturi_jaeck	121111?200	0010000000	-000000000	0000-100??	2000001222	221011?100
Sotocinctus	100?01??0a	0010000000	-000000000	0000-00000	2000001222	210011?200
Troch_bohe	1da111010b	a020000000	0222000222	0000-11011	2000012222	221111?210
Trochocys_parvu	1000?00000	0010000000	-002200220	0000-1????	2000012222	221011?210
Ludwig_trunc	101??????1	0010100000	-022222222	2000-12???	0000000122	00001-?210
Ctenocystis	011??2000?	0????0000	?000000000	?????????00	20?00?????	?????????00

Table 4. Data matrix (a=0&1; b=1&2; c=0&1&2; d=0&3; - = inapplicable).

7.8

Gogiidos del Cámbrico Medio (Eocrinoidea, Echinodermata) de la Formación Murero (Noroeste de España): Taxonomía, paleoecología e implicaciones paleogeográficas

Título original: Middle Cambrian gogiids (Eocrinoidea, Echinodermata) from the Murero Formation (Northeast Spain): Taxonomy, palaeoecology and palaeogeographic implications

Año: en prensa.

Referencia: Acta Palaeontologica Polonica.

Autores: **Samuel Zamora**, Rodolfo Gozalo y Eladio Liñán.

Resumen:. Se describen los eocrinoideos *Gogia parsleyi* sp. nov. y *Gogia* sp. procedentes de dos asociaciones de equinodermos distintas del Cámbrico Medio de la Formación Murero (Cadenas Ibéricas, NE España).

Gogia parsleyi se reconstruye a partir de 15 ejemplares completos y numerosas placas desarticuladas. Este taxón se caracteriza por la presencia de epispiras simples, algunas veces cubiertas por placas coberteras, y por presentar las placas de la teca organizadas en ciclos pseudo regulares. Los ejemplares han sido encontrados en la parte superior de la Formación Murero (Caesaraugustiense superior-Languedociense inferior). *Gogia* sp. está representado por dos ejemplares completos y algunas placas aisladas de la parte baja de la Fm. Murero (Caesaraugustiense inferior). El género *Gogia* fue descrito, en la zona de Gondwana occidental, por primera vez en el Languedociense de Francia, pero el material de España es más antiguo y sugiere una migración anterior a lo que se pensaba desde Laurentia.

Los eocrinoideos aparecen bien conservados en dos niveles de conservación excepcional de equinodermos y comprenden el principal elemento fósil. Ambos niveles se interpretan como depósitos de sedimentación súbita producidos en ambientes marinos abiertos de poca energía, afectados esporádicamente por tormentas. La anatomía de los fósiles sugiere que fueron suspensivoros de bajo nivel y que vivían fijados a restos de trilobites en fondos blandos.

Middle Cambrian gogiids (Eocrinoidea, Echinodermata) from the Murero Formation (Northeast Spain): Taxonomy, palaeoecology and palaeogeographic implications

Samuel ZAMORA [a], Rodolfo GOZALO [b] and Eladio LIÑÁN [a]

[a] Samuel Zamora [samuel@unizar.es], and Eladio Liñán [linan@unizar.es]. Área y Museo de Paleontología, Departamento de Ciencias de la Tierra, Universidad de Zaragoza, E-50009 Zaragoza, Spain;

[b] Rodolfo Gozalo [Rodolfo.Gozalo@uv.es], Departamento de Geología. Universitat de València.C/ Dr. Moliner nº50. E-46100 Burjasot (Valencia), Spain.

Abstract. *Gogia parsleyi* sp. nov. and *Gogia* sp. are described from two different echinoderm assemblages, both from the middle Cambrian of the Murero Formation (Iberian Chains, NE Spain). *Gogia parsleyi* is reconstructed and described on the basis of fifteen complete or partial specimens and numerous isolated plates. It is characterized by spiralled brachioles, simple epispires, sometimes covered by stereomic domes or tiny cover plates, and by thecal plates arranged in subregular circlets. This gogiid population comprises juveniles, advanced juveniles and mature individuals. The material was found in the upper part of the Murero Formation (upper Caesaraugustian–lower Languedocian). *Gogia* sp. is represented by two almost complete specimens and several isolated plates from the lower part of the Murero Formation (lower Caesaraugustian). The genus *Gogia* was first described in Western Gondwana from the Languedocian (upper middle Cambrian) of France, but the material from Spain is older and represents the oldest record of this genus in Gondwana, suggesting an early migration from Laurentia.

The gogiids are well preserved in two echinoderm Lagerstätten, which, together with other echinoderms, comprise the majority of the fossil fauna. Both levels are derived from obrution deposits produced in calm and open marine conditions, sometimes affected by sporadic storms. Their holdfast morphology suggests that these gogiids were low-tier suspension feeders, living attached to trilobite fragments in a soft, muddy environment.

Key words: echinoderm *Lagerstätten*, eocrinoids, middle Cambrian, Murero Formation, Spain.

7.8.1. Introduction

Echinoderms are an important component of middle Cambrian fossil assemblages from North Western Perigondwana. Two problems restrict their study: (1) complete and articulated echinoderms are rare; and (2) isolated plates have limited taxonomic value, usually only assignable to class level or above (Donovan and Paul, 1982). Of the eleven echinoderm classes recorded worldwide from the Cambrian (Sprinkle, 1976), one of the most common is the Eocrinoidea Jaekel, 1918. This Linnaean class is a paraphyletic group that comprises stem-group members of the better known blastozoan clades (Sprinkle, 1973; Smith, 1984; Paul, 1988). Major anatomical innovations of the eocrinoids include the development of erect

brachioles for feeding and a long multiplated stalk, and later, a columnal-bearing stem to elevate the theca above the sea floor (Sprinkle and Collins, 2006).

Among eocrinoids, representatives of the family Eocrinidae Jaekel, 1918 are the most common, primarily from Laurentia (Sprinkle, 1973). Only a few fossils from Gondwana are considered as eocrinids. These are from the lower Cambrian of Spain (Ubaghs and Vizcaïno, 1991), Morocco (Nardin, 2006) and China (Zhao *et al*., 2007), and from the middle Cambrian of Bohemia (Barrande, 1887; Fatka and Kordule, 1984, 1991), France (Ubaghs, 1987) and China (Zhao *et al*., 1994, 2007, 2008; Parsley and Zhao, 2006).

At present, only two complete and articulated eocrinoid taxa are known from the Cambrian of Spain, *Alanisicystis andalusiae* Ubaghs and Vizcaïno, 1991 (fig. 7.8.1) and *Ubaghsicystis segurae* Gil-Cid and Domínguez, 2002. The first is from the lower Cambrian of the Ossa Morena zone (South Spain). It was originally included as a subgenus within the genus *Gogia*, but certain features (for example the stereomic domes covering complex epispires) suggest a taxonomic position independent of, but closely related to *Gogia*. The second, *Ubaghsicystis segurae*, comes from the middle Cambrian of the Cantabrian zone (North Spain). It is the oldest articulated eocrinoid, with a xenomorphic stem composed of holomeric columnals (Gil-Cid and Domínguez, 2002); these features suggest a derived position amongst Cambrian eocrinoids. In addition to these complete eocrinoids, isolated plates belonging to the

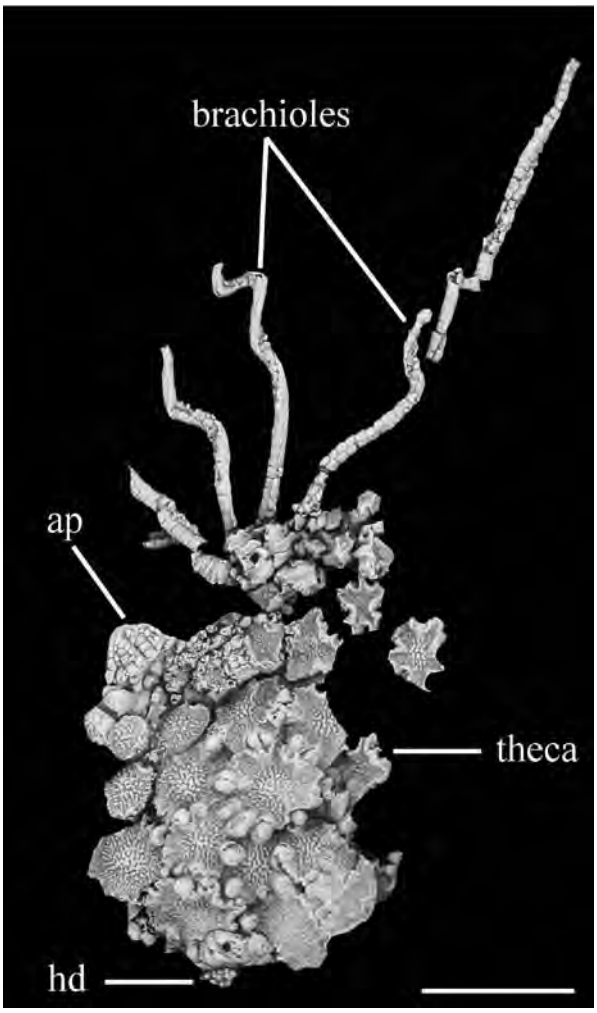


Figure 7.8.1: Holotype (MGM2005K) of *Alanisicystis andalusiae* (Ubaghs and Vizcaïno, 1991) from the lower Cambrian of the Ossa Morena zone (South Spain). Abbreviations: hd = holdfast; ap = anal pyramid. Photograph of latex cast whitened with NH_4Cl. Scale bar: 5 mm.

eocrinoid *Rhopalocystis*? *mesonesensis* Clausen, 2004 from the upper lower Cambrian of the Iberian Chains, the enigmatic blastozoan *Eocystites* sp. (Gil-Cid and Domínguez, 1998) from the middle Cambrian of Ossa Morena zone (South Spain), indeterminate eocrinoid plates (Álvaro and Vennin, 1997) from the middle Cambrian (Mansilla Formation, Iberian Chains) and columnals of uncertain affinity from the Furongian (Acón Group, Iberian Chains) (Zamora *et al*., in press (a)), have also

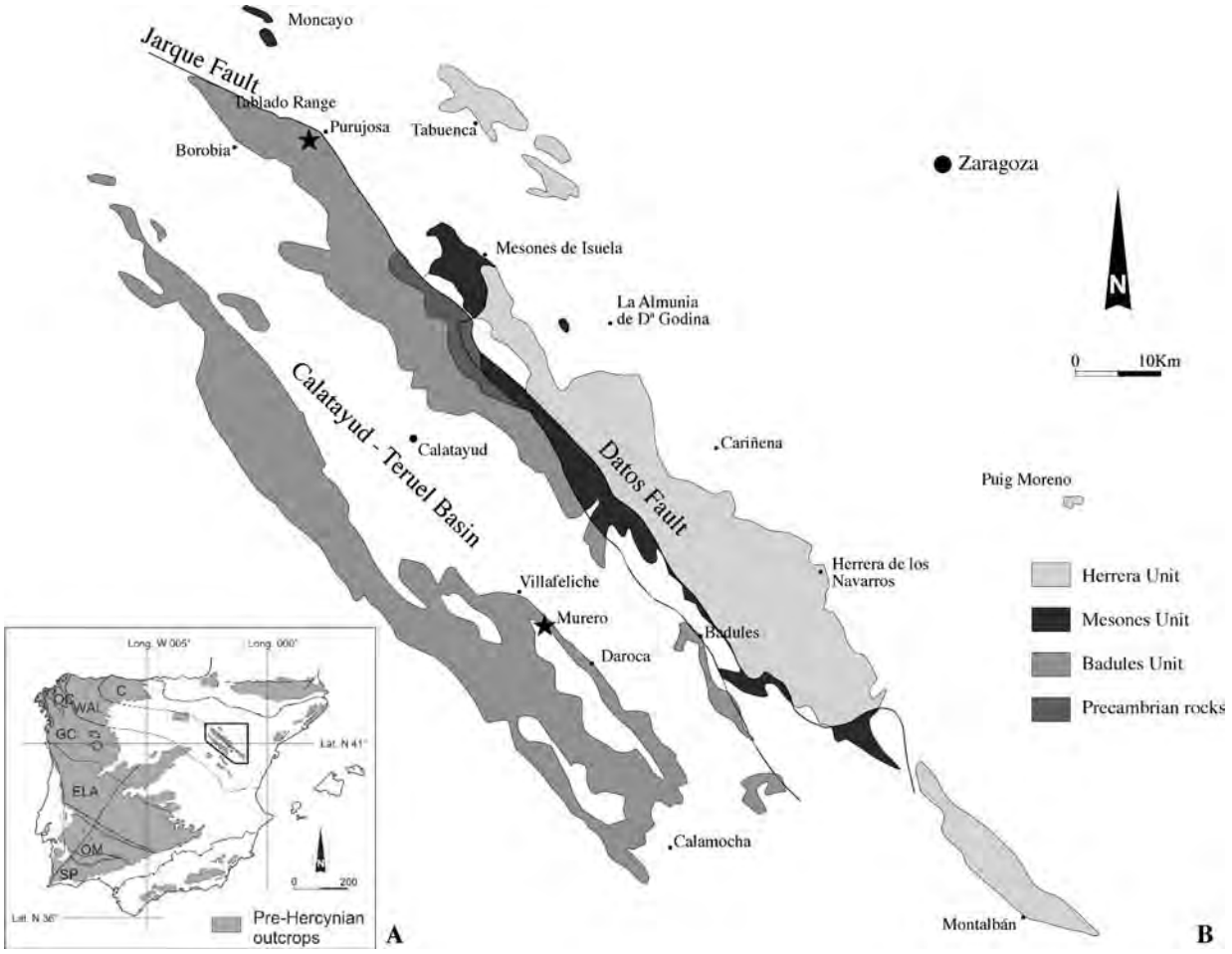


Figure 7.8.2: Geological setting with the two localities, Murero and Purujosa (indicated by starts), where the material was found. After Gozalo and Liñán (1988).

been described.

Echinoderms from the Murero Formation are extremely diverse, with a long and complete fossil record (Zamora *et al*., 2007a), but few have been formally described so far (Friedrich, 1993; Zamora and Rahman, 2008). In this paper we report two new gogiid eocrinoids from the middle Cambrian Murero Formation. *Gogia parsleyi* sp. nov. and *Gogia* sp. are the first representatives of the group reported from the Iberian Chains. *Gogia* sp. is also the oldest representative of this genus in Western Gondwana and suggests taxa migrated to Gondwana from the Laurentian palaeocontinent.

These eocrinoids possess some plesiomorphic (primitive) characters, including an irregularly plated theca with larger primary and smaller secondary plates, epispires (sutural pores) for respiration, biserial brachioles and an expanded, probably short holdfast for attachment to hard substrates. The aims of this paper are twofold, firstly to describe new taxa from Spain, and secondly to analyse the geographic and stratigraphic distribution of gogiids. Some preliminary data on the palaeoecology of eocrinoids and other echinoderms from the Murero Formation is also discussed.

7.8.2. Geological setting and stratigraphy

The Murero Formation is exposed in several Cambrian localities (Fig. 7.8.2) in the Iberian Chains (NE Spain), all of which are rich in trilobites, echinoderms, brachiopods and Burgess Shale-type fossils. Trace fossils are also present. Two large Palaeozoic outcrops trending NW-SE, separated by the Tertiary Calatayud-Teruel basin, constitute the central part of the Iberian Chains. In this region, Palaeozoic rocks are structured into three tectonostratigraphic units, the Mesones Unit, Herrera Unit and Badules Unit (Gozalo and Liñán, 1988), and Cambrian rocks are common in all three.

The Cambrian stratigraphy of the Iberian Chains was established by Lotze (1929); the lithostratigraphic nomenclature has subsequently undergone minor modifications (Lotze, 1958, 1961; Schmitz, 1971; Liñán *et al*., 1992; Álvaro, 1995). The units in this sequence (in ascending stratigraphic order) are: the Bámbola Formation, Embid Formation, Jalón Formation, Ribota Formation, Huérmeda Formation and Daroca Formation for the lower Cambrian; the Mesones Group (Valdemiedes, Mansilla and Murero formations) for the lower–middle Cambrian; and the Acón Group for the middle Cambrian–Furongian. The palaeontological contents of each unit were summarised by Liñán *et al*. (1996, 2002) and Gozalo *et al*., 2008.

The fossils described herein came from two different localities, Murero and Purujosa villages; both are situated in the Badules unit, which is considered to be the prolongation

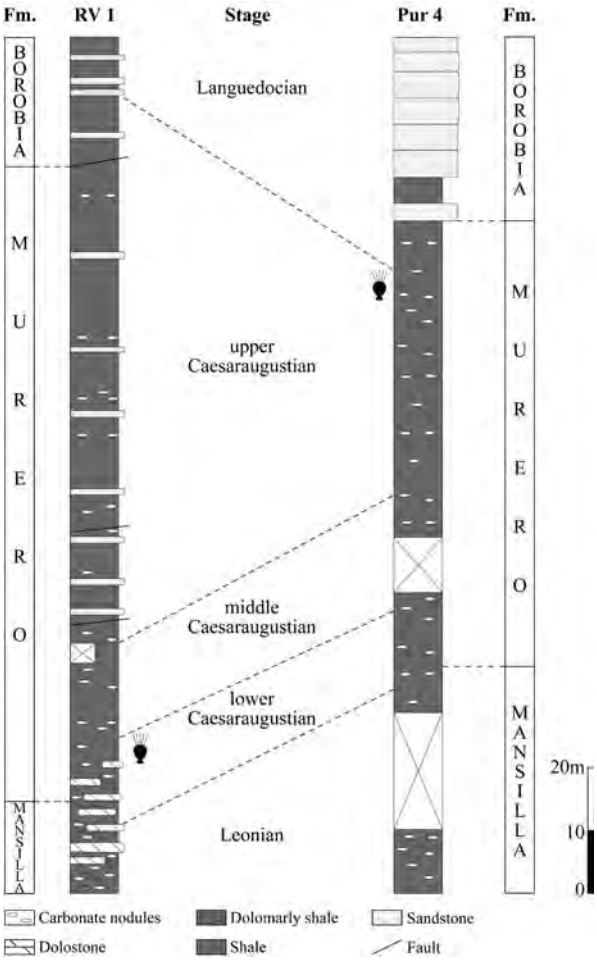


Figure 7.8.3: Sections of the middle Cambrian Murero Formation in Murero and Purujosa indicating the levels with *Gogia* sp (RV1 = 12) and *Gogia parsleyi* sp. nov. (Pur4 = 11).

of the West Asturian-Leonese Zone to the southeast. They are from two different beds in the Murero Formation. This formation represents a monofacial deposit of green lutites with interbedded carbonate nodules and very fine sandstones. The original sediments were deposited in a shallow marine environment (sublittoral facies, *sensu* Liñán 1995). The *Dyctionina-Acrothele* brachiopod assemblage is well represented throughout the formation and indicates the predominance of low-energy deposits (Liñán and Mergl, 2001).

The presence of agnostoid and

polimeroid cosmopolitan trilobites suggests an outer sublittoral facies for the Murero Formation.

Locality 1: Murero is a small village situated on the western branch of the Iberian Chains, located 80 km south of Zaragoza. The cambrian rocks in this area show a lower and middle Cambrian sequence divided into Valdemiedes, Mansilla and Murero formations in a normal succession dipping to the south (Liñán and Gozalo, 1986). Eocrinoids were collected in the upper part of level 12 of Rambla de Valdemiedes 1 section, which represents the base of the Murero Formation (Fig. 7.8.3). This level is five metres thick, comprising green shales and carbonate nodules (see Liñán and Gozalo, 1986, and García Bellido *et al*., 2007), and containing trilobites, echinoderms, brachiopods, sponges and ichnofossils. The presence of the trilobite *Badulesia granieri* (Thoral, 1935), indicates that it belongs to the *Badulesia granieri* Zone (lower Caesaraugustian).

The eocrinoids from this locality were found in a thin level associated with the trilobites *Eccaparadoxides asturianus* (Sdzuy, 1968), *Badulesia granieri* (Thoral, 1935), *Conocoryphe (Parabailiella) languedocensis* Thoral, 1946 and *Condylopyge* sp. The presence of both agnostoid and polimeroid trilobites suggests open marine conditions; however, the sponge *Leptomitus conicus* is also present, which is typical of soft substrates in low or moderately low energy conditions (García Bellido *et al*., 2007).

Locality 2: Purujosa is located in the Moncayo Natural Park at the Tablado Range, 75 km west of Zaragoza in the north of the Iberian Chains (Fig. 7.8.2). Eocrinoids were collected from the top of the Murero Formation in the Purujosa-4 section (Fig. 7.8.3); in the study area, this section occurs as a 75 m sequence of shales, nodular carbonates and fine sandstones. Fossils were collected in a thin (35 cm) level of green-grey shale, rich in cinctans (*Gyrocystis platessa* Jaekel, 1918) and eocrinoids. Trilobite fragments and trace fossils are also present, but so far only the trilobite *Eccaparadoxides brachyrachys* (Linnarsson, 1883) has been identified. The trilobite assemblage in the overlying level is composed of *Eccaparadoxides*? *pradoanus* (Prado, Verneuil and Barrande, 1860), *Peronopsis acadica* (Hart *in* Dawson, 1868), *Peronopsis ferox* (Tullberg, 1880), *Solenopleuropsis simula* Sdzuy, 1958, *S. marginata* Sdzuy, 1958, *S. thorali* Sdzuy, 1958, *Conocoryphe (Conocoryphe) heberti* Munier-Chalmas and Bergeron in Bergeron, 1889 and *Ctenocephalus* gr. *coronatus* (Barrande, 1846); these taxa suggest a lower Languedocian age (middle Cambrian). Thus, the age of the echinoderm level containing eocrinoid fossils is likely to be uppermost Caesaraugustian or lowermost Languedocian.

The oldest cinctan echinoderm is also reported from this section, in the underlying Mansilla Formation (Rahman and Zamora, in press).

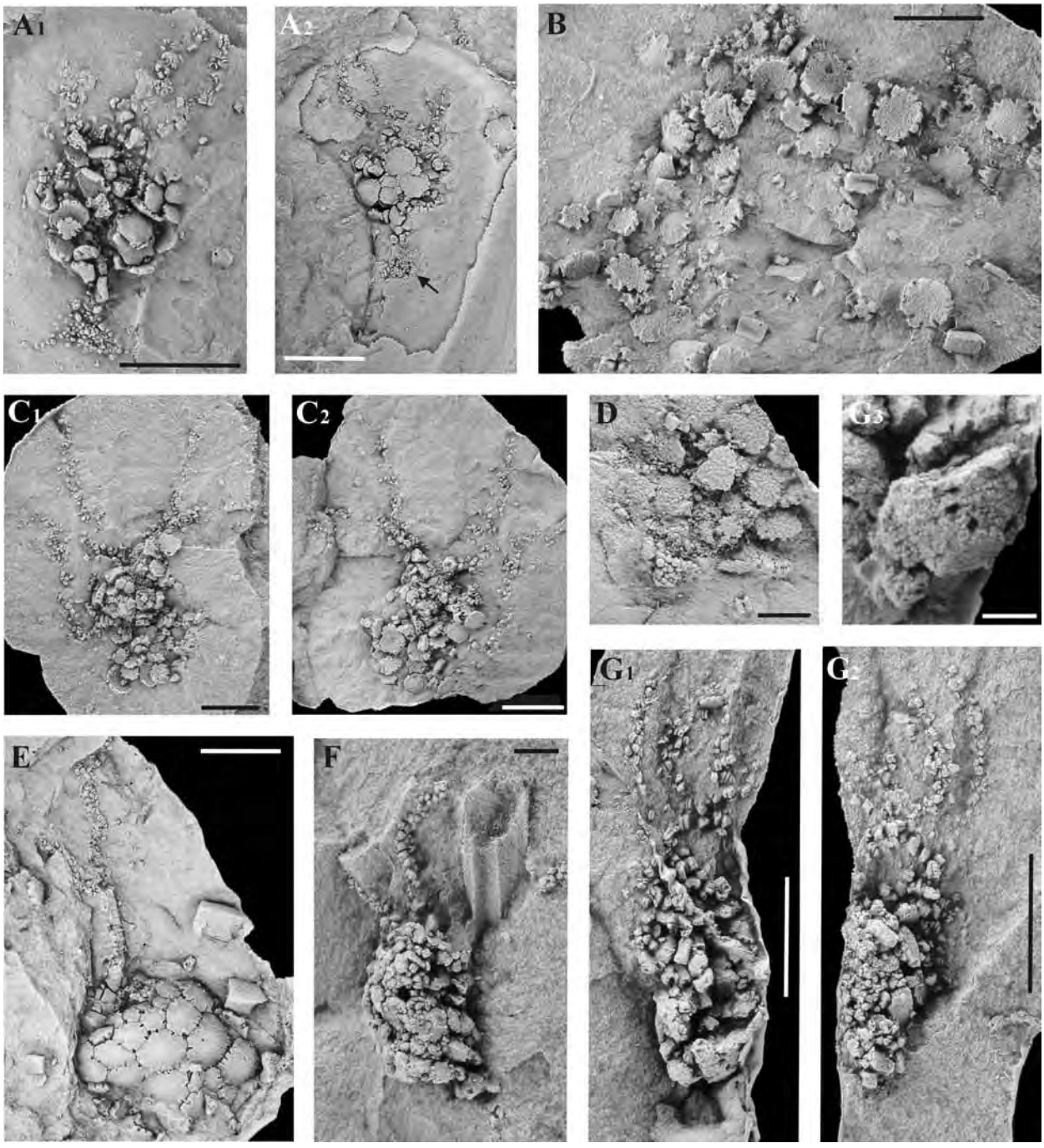


Figure 7.8.4: *Gogia parsleyi* sp. nov. A. Paratype MPZ2006/556a, b. A1, part and A2, counterpart of a slightly disturbed small specimen attached to a free cheek of *Eccaparadoxides* sp. fragment. The arrow indicates where the holdfast attaches to the trilobite element. B. Accumulation of disarticulated plates from eocrinoids (*Gogia parsleyi* sp. nov.) and cinctans, MPZ2006/559b. C. Nearly complete specimen with thecal plates slightly disturbed. Paratype MPZ2006/557 a, b. D. Partial theca with ornamented plates and a very short holdfast (indicated by the arrow). Paratype MPZ2004/215. E. Specimen with an almost complete theca. Paratype MPZ2004/214.
Gogia sp. F. Partly complete specimen with a possible periproct on the lateral surface (see white arrow). MPZ2004/194a. G_1. Partially disarticulated specimen MPZ2004/195 a, b. G_2. Counterpart of the same specimen. G_3. Detail of two adjoined plates with epispires. Photographs of latex casts whitened with NH_4Cl.Scale bars: in A, B, C, E, G_1, G_2 = 5 mm; D, F = 2 mm; G_3= 1 mm.

7.8.3. Systematic Palaeontology

(by Samuel Zamora)

Material is housed in the Museo de Paleontología at the University of Zaragoza, numbered as MPZ.

Phylum:
Echinodermata Brugière, 1791 (ex Klein, 1734)

Subphylum: Blastozoa Sprinkle, 1973
Class: Eocrinoidea Jaekel, 1918
Order: Gogiida Broadhead, 1982
Family: Eocrinidae Jaekel, 1918

Genus: *GOGIA* Walcott, 1917
Type species: Gogia prolifica Walcott, 1917.
Discussion: Gogia is the most abundant and diverse Cambrian eocrinoid (Sprinkle, 1973). Thirteen species have been described in the lower and middle Cambrian of Laurentia; only one of these, *Gogia ojenai* Durham, 1973, is from the lower Cambrian (Robison, 1965; Sprinkle, 1973; Sprinkle and Collins, 2006). There are, however, several new species from the lower Cambrian of Laurentia that still require formal description (Willbur, pers. comm.). Until now, the first convincing appearance of *Gogia* in Western Perigondwana was in the upper middle Cambrian of Montagne Noire (France), where *Gogia gondi* Ubaghs, 1987 is reported. The Spanish material described here suggests an older first occurrence of the genus *Gogia* in Gondwana, in the lower middle Cambrian.

One point of discussion within the genus *Gogia* is the subgenus *Alanisicystis* Ubaghs and Vizcaïno, 1991, from the lower Cambrian of Southern Spain (Fig. 1). This subgenus is characterized by "single or partioned epispires provided with external dome-like stereomic cover". There are no other *Gogia* species that show this peculiar type of epispire (complex and covered) (Sprinkle, 1976; Ubaghs, 1987). For this reason, we believe that *Alanisicystis* Ubaghs and Vizcaïno, 1991 should be a separate genus rather than a subgenus of *Gogia* [note, type material of *Alanisicystis andalusiae* Ubaghs and Vizcaïno, 1991 previously deposited in Carcassone, France (Vizcaïno collection numbers: VCE 11, *1-3*, 23, 24, 25, 26) is now deposited in the Museo Geominero (Spain). New collection numbers are MGM2003K *1-3*, MGM2004K, MGM2005K, MGM2006K, MGM2007K].

Gogia parsleyi sp. nov. (Figs. 7.8.4 A-F; 5-9)

Derivation of the name: In honour of Prof. Ronald L. Parsley (Tulane University, New Orleans), for his contributions to the understanding of gogiid eocrinoids and Paleozoic echinoderms in general.

Type material: The holotype is an almost complete specimen without holdfast, MPZ2004/162 a, b. (Fig. 7.8.5). Paratypes (MPZ2004/161, 163, 214, 215, 238; MPZ2006/556-558, 560; MPZ2008/160-164) are complete or partially complete specimens.

Type locality: Specimens were collected in La Borraca Creek, four kilometers to the southwest of Purujosa village (Zaragoza, NE Spain) in the Moncayo Natural Park.

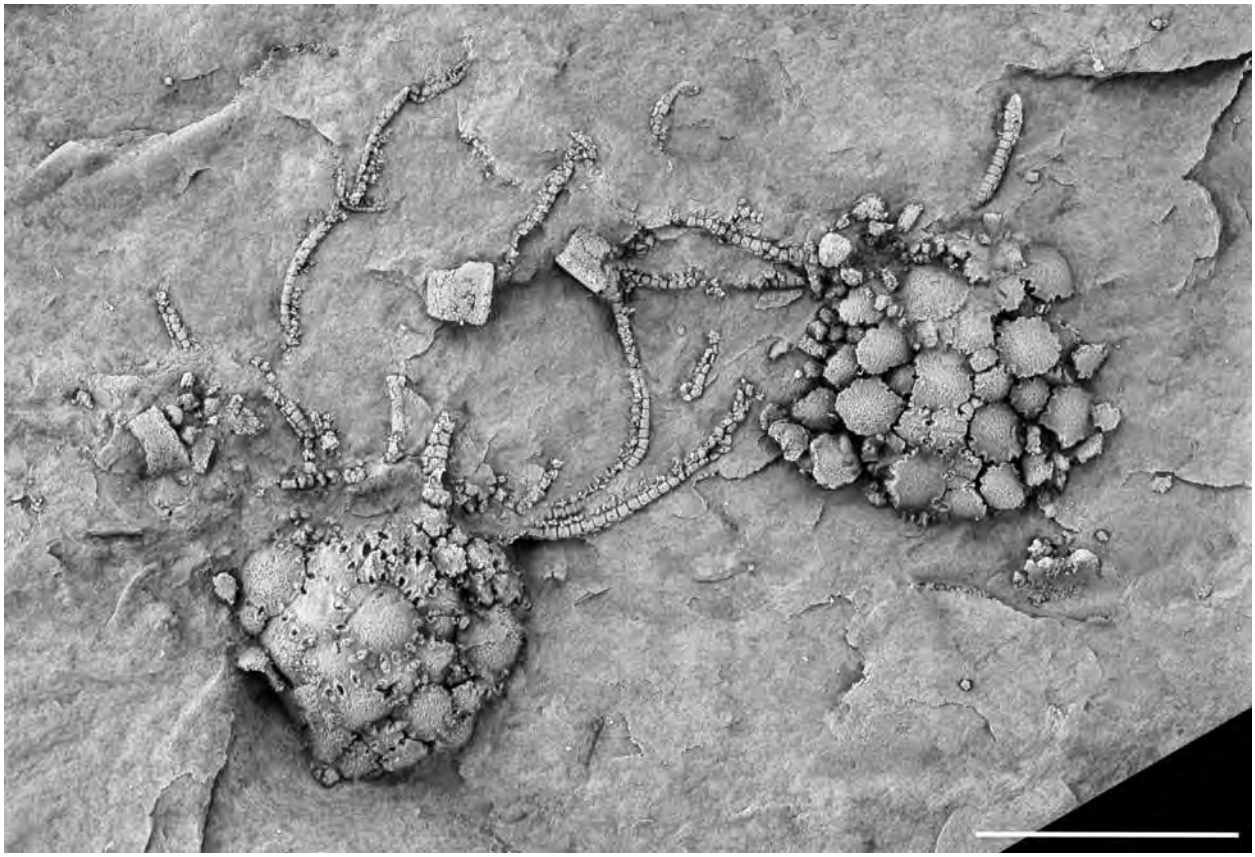


Figure 7.8.5: Slab with two nearly complete, articulated and exquisitely preserved specimens of *Gogia parsleyi* sp. nov., with some isolated plates belonging to cinctan carpoids. Both specimens probably represent an early mature stage (TH = 12 mm). The left specimen (holotype MPZ2004/162 a) shows many of the diagnostic features referred to in the text. The right specimen (paratype MPZ2004/161a) shows the holdfast separated from the theca (indicated by an arrow). Photograph of latex cast whitened with NH_4Cl. Scale bar: 1 cm.

Type horizon: middle Cambrian, uppermost Caesaraugustian or lowermost Languedocian, Murero Formation.

Diagnosis: Eocrinid with globular-shaped theca and large, slightly convex thecal plates (slightly ornamented). Epispires are simple and numerous, with a well developed raised rim sometimes covered by a stereomic dome or by small plates. Thecal plates are arranged into six or seven subregular circlets. At least seven long, narrow biserial and spiralled brachioles. Almost no stalk, except for an expanded holdfast composed of tiny globular plates.

Material: Fourteen articulated and nearly complete specimens (ten with both part and counterpart), MPZ2004/161-163, 214, 215, 238; MPZ2006/556-558, 560, MPZ2008/160-162, 164. Two disarticulated specimens, MPZ2006/559 and MPZ2008/163, and 23 isolated plates (MPZ2004/216-237, 239). All fossils are preserved as natural moulds in a grey-green shale. Articulated specimens with delicate, intact structures suggest rapid burial while alive by a storm-induced obrution deposit.

Description: The shape of the theca is ellipsoidal to rounded; the size of the holotype theca is 12 x 11 mm (Fig. 7.8. 5). All the recovered specimens have been flattened by collapse and/or compaction. There are 35 thecal plates per exposed side, which exhibit polygonal outlines and subregular arrangements in 6 or 7 circlets; a number of the plates are large (up to 3 mm) (see reconstruction, Fig. 7.8. 6). There is no clear gradient in the size of the plates, but the larger ones are concentrated in the lower-middle portions of the theca; plates decrease in size aborally and especially adorally. Additional plates are intercalated along sutures, as shown by the juvenile specimen MPZ2006/556 (Fig. 7.8. 4A). Plates are slightly domed on their external surface and are typically ornamented with tiny granules (Fig. 7.8. 4D). On the internal surface, they are unornamented and slightly concave (Fig. 7.8. 4B). Some stereomic structures are well preserved (Fig. 7.8. 7).

Sutural pores (epispires) occur over the entire theca, with a regular distribution and size (Fig. 7.8. 5, 7.8. 7B-C, 7.8. 8A-B, 7.8. 9C). Epispires are surrounded by a prominent raised rim (Figs. 7.8. 6, 7.8. 7C, 7.8. 8E-F, 7.8. 9C), which usually crosses the associated plate suture(s). Epispires are present on the sutures between two plates or at the corners between three plates (Fig. 7.8. 8F); and they are sometimes more developed in one of the two adjacent plates. The pores show an almost uniform diameter. The number of epispires per plate ranges from 4 (MPZ2004/162 a) to 17 (MPZ2004/217) and there are up to four epispires per plate side. Some epispires show an external dome-like stereomic cover

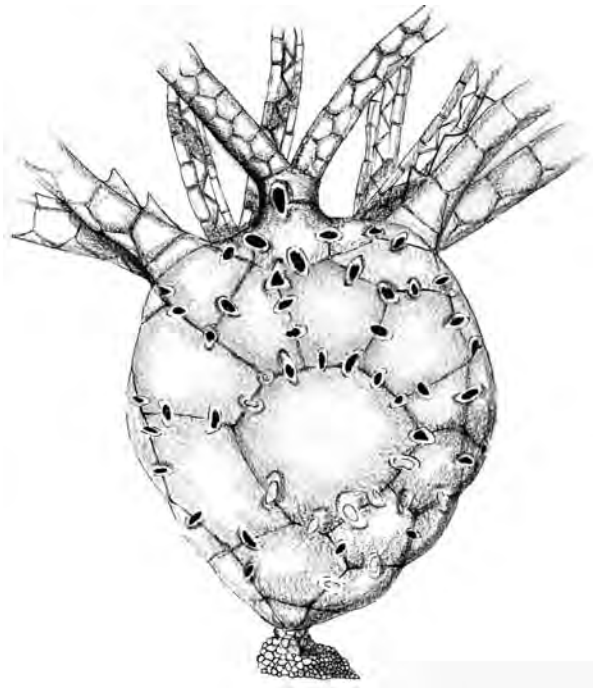


Figure 7.8.6: Reconstruction of *Gogia parsleyi* sp. nov. (by Santiago Alberto, after a sketch by S. Zamora), based on the holotype MPZ2004/162a. The holdfast, not preserved in the holotype, is reconstructed based on paratypes MPZ2004/161 and MPZ2004/215.

(Fig. 7.8. 6, 7.8. 8E), others are covered by numerous tiny plates (Figs. 7.8. 3E, 7.8. 8F). The covered epispires are only present in the lower-middle theca and sometimes these structures do not cover the whole pore. These epispires are rounded to elliptical and have an epispire H/W ratio varying from 1 to 3.

Brachioles are attached in groups of two to a modified single thecal plate, which is projected at the periphery of the oral region (Fig. 7.8. 8C). They are spiralled with a quite loose twist (approximately 0.5 mm) (Fig. 7.8. 8G) and are sometimes coiled at their tips (Fig. 7.8. 5, 7.8. 8D). The length of the brachioles is at least 25 mm, twice the length of the theca. Seven brachioles are preserved in the most complete specimens (MPZ2004/162

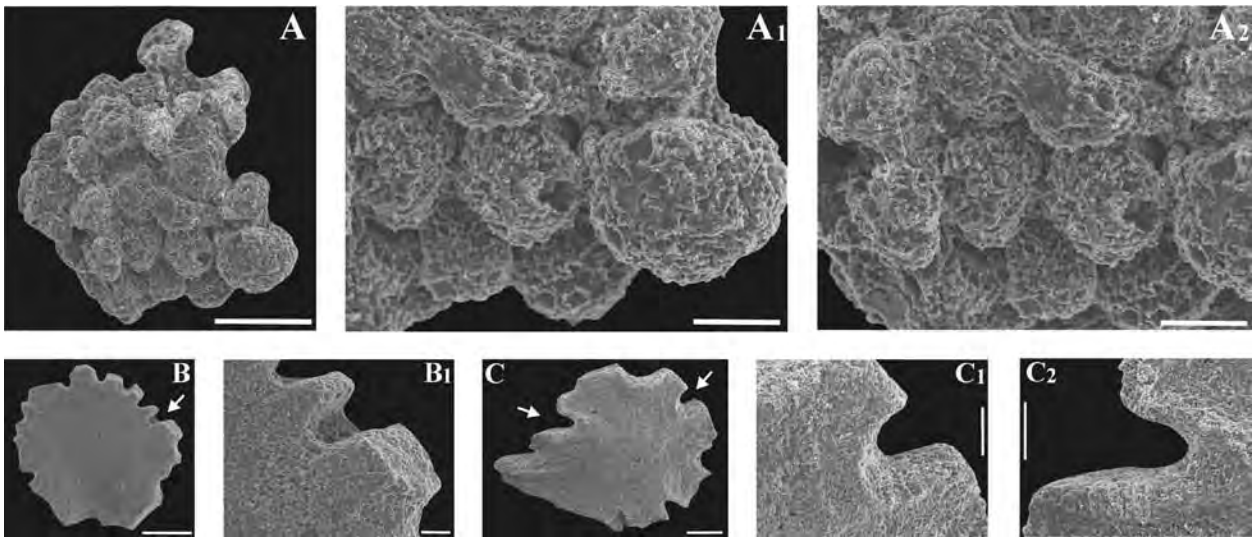


Figure 7.8.7: Details of element structures in *Gogia parsleyi* sp. nov. (SEM photos of latex casts). A. Fragment of a holdfast from the specimen MPZ2004/161, consisting of an aggregate of globular plates. B, C. Details of specimen in (A). B. Internal view of a plate showing sutural pores of epispires (MPZ2004/225). C. External surface of a plate. Specimen MPZ2004/232. $C_{1, 2}$. Detail of the epispires in (C, arrows) showing the raised rim and stereomic structures. Scale bars: in A = 450 µm; A_1, A_2, B_1 = 150 µm; B = 1mm; C = 500 µm; C_1, C_2 = 200 µm.

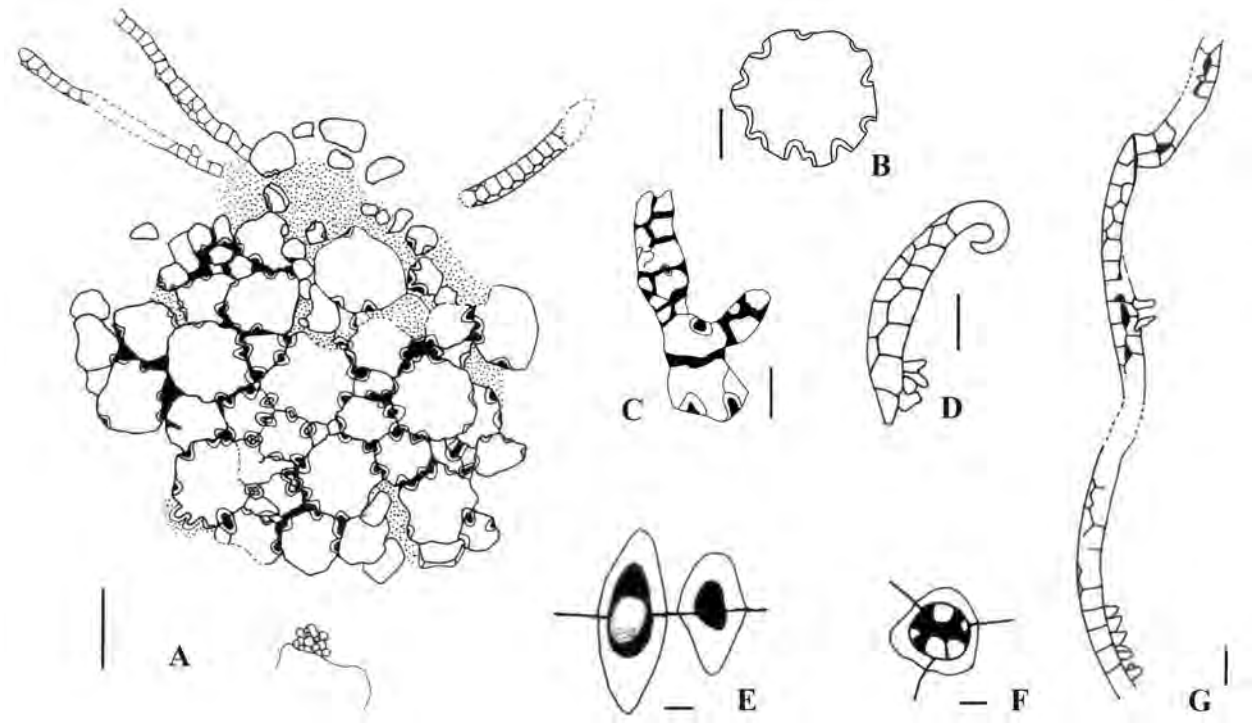


Figure 7.8.8: Camera lucida drawings of *Gogia parsleyi* sp. nov. A. General view of the paratype MPZ2004/161, detached holdfast below. B. Thecal plate, half-epispires with their prominent rim indicated. C. Two brachioles on a single thecal plate. D. Biserial brachiole terminally enrolled. E. Epispire covered by a single domal plate. F. Epispire covered by tiny plates. G. Spiralled brachiole. Scale bars: in A = 3mm; B, C, D, G = 1 mm; E, F = 200 µm.

a), there were probably more in living animals. Brachioles are biserial, with the alternating brachiolar plates numbering about three or four per millimetre (Fig. 7.8. 8A, G; 7.8. 9A). Cover plates are not well preserved; there are two on a brachiolar plate, with a spinous projection in lateral view. The preservation of the brachioles in the holotype suggests that they were flexible.

The holdfast is preserved in some specimens, but no stalk is apparently present. In MPZ2004/161a (Fig. 7.8. 5) the holdfast appears disarticulated, in specimens MPZ2004/215 (Fig. 7.8. 4D) and MPZ2008/162 (Fig. 7.8. 9A) it is apparently still connected to the base of the theca. It is composed of numerous tiny, globular plates, which are clearly visible in SEM images (Fig. 7.8. 7A). The transition between the holdfast and theca is abrupt, consisting of a change in the type and size of plates.

Discussion: Gogia parsleyi sp. nov. conforms to the diagnosis proposed by Walcott, 1917 (see also, Sprinkle, 1973 and Sprinkle and Collins, 2006) for the genus *Gogia*. It has a unique character combination of: simple covered epispires; large thecal plates arranged in subregular circlets; spiralled brachioles; and the absence of a stalk connecting the expanded holdfast with the theca.

The general body structure of *Gogia parsleyi* sp. nov. (Fig. 7.8. 6) shows many features that are shared with other gogiids, such as erect biserial brachioles, thecal plates arranged in poorly developed circlets, epispires and an attachment appendage consisting of only a holdfast.

This species differs from other Cambrian gogiids in several characteristics; for example, thecal plates organised into subregular arranged circlets and the presence of covered epispires. One undescribed species of *Gogia* from North America also shows stereomic domes covering epispires (Sprinkle, pers. comm.). *Gogia parsleyi* sp. nov. is similar to *Gogia hobbsi* Sprinkle, 1973, particularly in the ornamentation of the thecal plates and the spiralled brachioles; however, *Gogia hobbsi* has a conical thecal shape, is smaller in size with fewer plates and has stalk.

Gogia parsleyi is likely to be closely related to *Alanisicystis* Ubaghs and Vizcaïno, 1991, because both have stereomic cover domes on some epispires in the lower part of the theca, but it differs from this species by having simple epispires and plate ornamentation composed of a slightly rough surface texture. Moreover, in *Gogia parsleyi* some epispires are covered by tiny plates rather than domes, which are always observed in *Alanisicystis* (Fig. 7.8. 1). This feature is equally well shown in *Rhopalocystis destombesi* Ubaghs, 1963, in which a group of small plates covers the sutural pores (Ubaghs, 1963, Fig.8.5-7) and in *Globoeocrinus globulus* Zhao, Parsley and Peng, 2008. A new gogiid from Morocco that is under description (Nardin, 2006) shares many features with *Gogia parsleyi*, such as the presence of covered epispires, but they differ mainly in the type of epispires, which are simple in the Spanish material and complex in the Moroccan specimen (Nardin, pers. comm.).

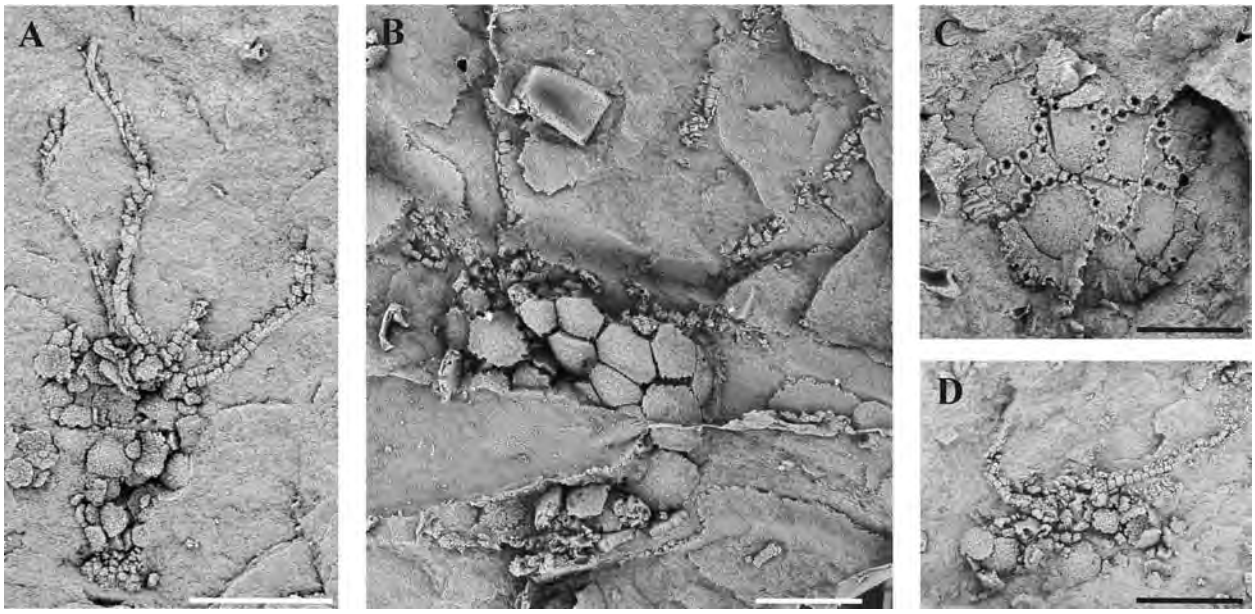


Figure 7.8.9: *Gogia parsleyi* sp. nov. A. Paratype MPZ2008/162. Complete juvenile specimen (length of theca = about 5 mm); brachioles are spiralled and probably show a 2-2 pattern. B. Paratype MPZ2006/558a. Advanced juvenile specimen (length of theca = 11 mm). C. Paratype MPZ2008/164b. Fragment of theca with tessellated plates, epispires with characteristic rim. D. Paratype MPZ2008/161, upper part of theca. Photographs are of latex casts taken from natural moulds. Scale bars: A, C = 3mm; B, D = 4 mm.

Sinoeocrinus Zhao, Huang and Gong, 2004 differs by lacking the stereomic domes or tiny plates covering epispires. *Gogia parsleyi* differs from *Akadocrinus* Prokop, 1962 in the stalk, which is nearly absent in the former and composed of many fusular rings in the later. Furthermore, they differ in general thecal shape.

Marjumicystis Ubaghs and Robison, 1985 also appears to lack a stalk, but differs principally in lacking well developed epispires.

Parsley and Zhao (2006) provided a complete ontogenetic sequence for the Cambrian eocrinoid *Sinoeocrinus lui* Zhao, Huang and Gong, 2004, describing, for the first time, the ontogenetic changes occurring in a gogiid population. These ontogenetic stages were described in terms of thecal height (TH) and were thus divided into juvenile, advanced juvenile, mature and advanced mature, or gerontic, stages. The material of *Gogia parsleyi* described in this paper is not very abundant, but a few different ontogenetic stages can be recognized; these stages are important to understand feature changes in specimens of different sizes. The TH of specimens ranges from 5 mm to 12 mm. The smallest specimens (Fig. 7.8. 4A; 7.8. 9A), with a TH of 6 mm and 5 mm, respectively, probably represent juveniles or early advanced juveniles (*sensu* Parsley and Zhao, 2006). They have a 2-2 ambulacral pattern (Fig. 7.8. 9A), lack of ornamentation and very small epispires without a raised rim. The specimen which is intermediate in size, with a TH of ca. 7.5 mm (Fig. 7.8. 9B), shows intermediate features, lacking ornamentation and possessing

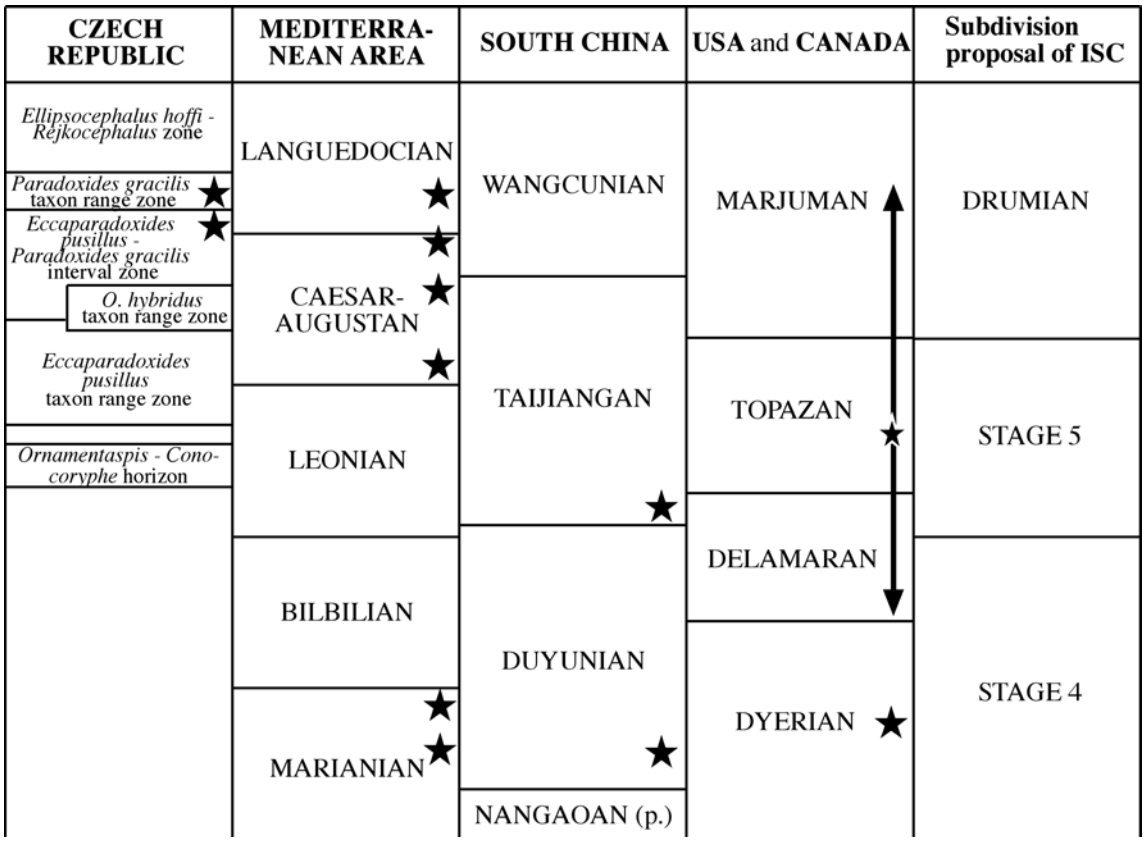


Figure 7.8.10: Stratigraphic distribution of gogiids (indicated by stars) in the early and middle Cambrian. The biostratigraphy for the Czech Republic is based on Fatka (2006); the stages for the Mediterranean area are from Liñán *et al*. (2002) and Gozalo *et al*. (2008); the stages for South China are taken from Peng and Babckock, 2001 and Peng 2003; the stages for USA and Canada (Laurentia) are from Sundberg and McCollum (2003) and Sundberg (2005). The Subdivision proposal of ISC for the Cambrian System is from Zhu *et al*. (2006).

an incipient raised rim bordering epispires, which are very small. It probably represents an advanced juvenile. The largest specimens have a TH of ca. 12 mm and show some very distinctive features. They possess more than five brachioles, probably in a 2-1-2 pattern, ornamented thecal plates and well developed, sometimes covered epispires with prominent raised rims. All these features are probably indicative of early mature specimens.

Stratigraphic position: Upper part of Murero Formation, uppermost Caesaraugustian or lowermost Languedocian (middle Cambrian).

Gogia sp. (Fig. 7.8. 4F, G)

Material: Two incomplete specimens partially articulated (MPZ2004/194-195) and several isolated plates that probably belong to a single disarticulated specimen (MPZ2004/196). All the material is preserved as natural moulds coated with limonite in green shale.

Description: The most complete specimen (Fig. 7.8. 4F) (MPZ2004/194) possesses a rounded, conical theca, with a narrow base and expanded adoral surface. The theca H/W ratio is approximately 2; the number of plates is approximately 70 per exposed surface. Plates

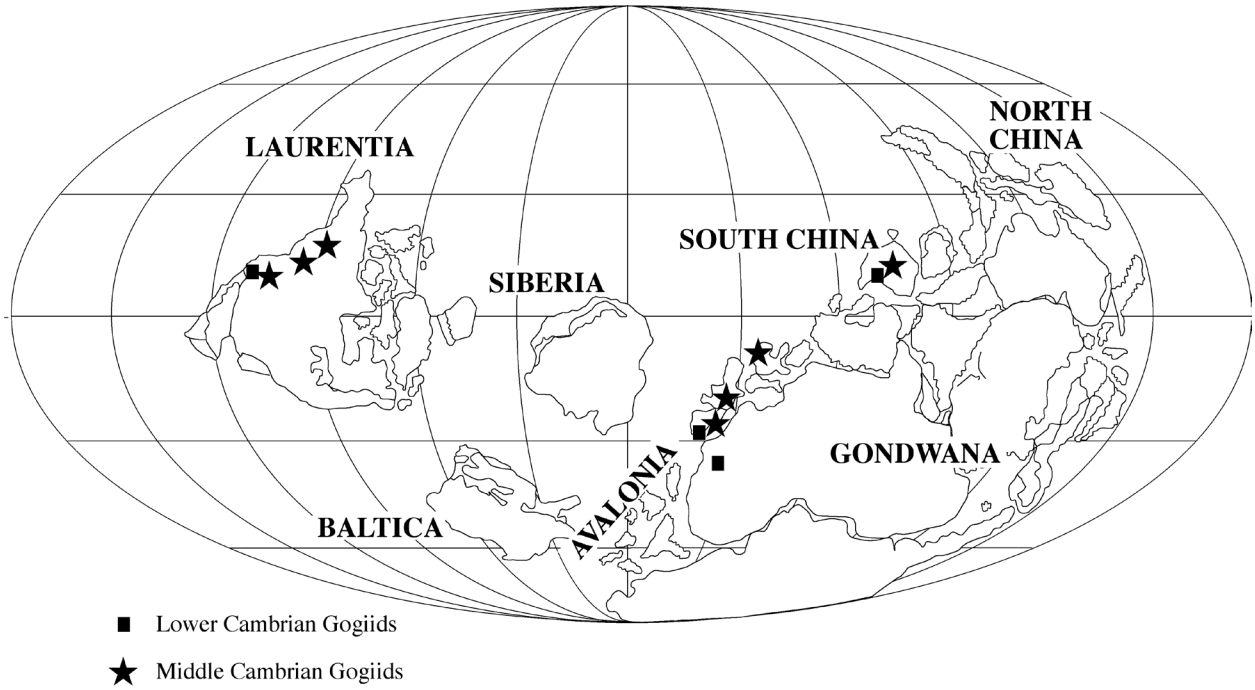


Figure 7.8.11: Palaeogeographic distribution of gogiids in the early and middle Cambrian; reconstruction after McKerrow *et al*. (1992).

are irregular in shape and ornamented with small crests; they are irregularly arranged with the primary plates surrounded by many small secondary ones. Plates are thick compared to those of other gogiids. Epispires are rare and confined to larger plates. They are small and lack a raised rim (Fig. $4G_3$), with a H/W ratio of about 1.7. A rounded lateral opening is observed in one specimen, with a diameter of 0.65 mm (Fig. 7.8. 4F), which corresponds (in position) to the anal pyramids of other gogiids.

Brachioles are disarticulated in two of the specimens; as a result it is impossible to know their exact number and detailed morphology. They were probably quite low in number (4?), and fairly long and large. The brachiolar plates show a well developed food groove.

Discussion: The general morphology of the theca, disposition of plates and the structure of epispires suggest that the material should be included in the genus *Gogia*.

Stratigraphic position: Lower part of the Murero Formation, *Badulesia granieri* zone, lower Caesaraugustian.

7.8.4. Biostratigraphy

The oldest known gogiids were reported from the early Cambrian of California (USA; see Sprinkle, 1976), Ossa Morena (Spain; Ubaghs and Vizcaïno, 1991), Anti-Atlas (Morocco; Nardin, 2006) and China (Zhao *et al*., 2007); all of these are approximately the same age (Fig. 7.8. 10). The next oldest records also occur in the USA; there is a nearly continuous sequence of different *Gogia* species from the basal Delamaran to the middle

Marjuman (stages from the North American chronostratigraphic scale, see Sprinkle, 1976). This extensive record strongly suggests that North America was the area where *Gogia* first evolved, although it probably migrated, at least once, to northern Perigondwana (France, Ubaghs, 1987; and Spain, herein).

All other gogiids found in parts of Gondwana are middle Cambrian (Fig. 7.8. 10), these generally occur as isolated records of single species in different levels. The earliest are *Sinoeocrinus lui* Zhao, Huang and Gong, 1994 and *Globoeocrinus globulus* Zhao, Parsley and Peng, 2008, from the base of the Taijiangan stage of China (Peng and Babckock, 2001; Peng, 2003). The next representative, in ascending stratigraphical order, is *Gogia* sp., from the lower Caesaraugustian of Spain (herein). Finally, the latest occurrences are known from four horizons in the Czech Republic (Fatka, 2006), France (Ubaghs, 1987), and Spain (herein); these horizons all have a similar age, uppermost Caesaraugustian to lowermost Languedocian (Fig. 7.8. 10). The youngest gogiids from Europe and North America are similar in age.

7.8.5. Palaeoecology

The gogiids from the Iberian Chains provide a good opportunity to document the palaeoecology of this group in the Perigondwanan margin during the middle Cambrian. Fossil echinoderms from the two studied beds are exquisitely preserved, with some examples of complete and articulated eocrinoids with the brachioles still attached, and the theca and holdfast intact; furthermore, cinctan carpoids are preserved with the delicate labrum in place and with complete steles. All these features of excellent preservation are associated with the same lithology type, suggesting that echinoderms were living together and killed alive, probably by obrution processes caused by storms. In all cases, abundant isolated echinoderm plates appear unabraded, perhaps indicating a time averaging process, compaction of the surrounding sediment or the action of infaunal animals. Further work is needed to explain the association of both articulated specimens and disarticulated plates. Similar modes of origin have been proposed for other Cambrian echinoderm assemblages (Sprinkle, 1976; Bell and Sprinkle, 1978; Ubaghs and Robison, 1985; Ubaghs, 1987; Friedrich, 1993; Lin *et al.,* 2008).

Locality 1, in the lower part of the Murero Formation (*Badulesia granieri* zone), is a clay-shale containing a fossil assemblage made up of abundant echinoderms, sponges and trilobites. The echinoderms include the eocrinoid *Gogia* sp., the enigmatic blastozoan *Eocystites* sp., and a new cinctan carpoid.

Locality 2 is located in the upper part of the Murero Formation (uppermost Caesaraugustian or lowermost Languedocian). The echinoderms are the eocrinoid *Gogia parsleyi,* the cinctan *Gyrocystis platessa* Jaekel, 1918 and isolated plates that probably belong to the stylophoran carpoid *Ceratocystis*?.

As has been suggested for other Cambrian echinoderm groups (Lefebvre, 2007), dense assemblages of echinoderms

seem relatively incompatible with a rich and diverse associated fauna. This is illustrated in the two assemblages described herein, where echinoderms are the major fossil group and trilobites show little diversity. Furthermore, the complete absence of phosphatic brachiopods and the scarcity of agnostoid trilobites, which are common in other levels of the Murero Formation, may imply relatively shallow water conditions for the two echinoderm assemblages.

Different strategies of attachment have been proposed for primitive eocrinoids living on this poorly consolidated sediment (Sprinkle, 1973; Parsley and Prokop, 2004; Sprinkle and Wilbur, 2005; Dornbos, 2006). The most common hypothesis is attachment by bioglue to hard elements, such as brachiopods or trilobite carapace fragments. Gogiids from the middle Cambrian of China recently provided further information on attachment strategies. Based on a large collection, Lin *et al*., (2008) indicated that 73% of gogiids are preserved attached to skeletal substrates. One specimen of *G. parsleyi* appears to be fixed to a trilobite molt (Fig. 7.8. 4A), in this case a librigena of *Eccaparadoxides* sp.; the attachment structure of this specimen is composed of numerous tiny globular plates that make a holdfast.

In summary, the eocrinoids described herein were one of the most important components of the soft-bottom communities that lived in the calm, shallow, open marine conditions associated with the Murero Formation. They coexisted with other echinoderms that make up the most important component of these fossil assemblages within eocrinoids. Other fossils associated with echinoderms include trilobites, sponges and small shelly fossils, which are always a minor part of the community. This peculiarity has been observed in other Cambrian and lower Ordovician areas where echinoderms are the most important fossil group (Sprinkle, 1973; Sprinkle, 1976; Ubaghs and Robison, 1985; Lefebvre, 2007). The most common feature of the two echinoderm assemblages described herein is that eocrinoids commonly show low diversity, being represented by one taxon per bed. When other echinoderms appear, they show a distinct body plan that suggests a different ecological niche. `*One-species-to-one-locality*´(*sensu* Sprinkle, 1976) is the most common situation among eocrinoids from the early–middle Cambrian of Laurentia (Sprinkle, 1976; Ubaghs and Robison, 1985), but the data reported in this paper (as well as previous work, Ubaghs, 1987; Ubaghs and Vizcaïno, 1991) confirms this scenario for Gondwana. Perhaps this comes from the apparent gregarious nature of the individuals in each species, which exclude other species from a single "garden" or colony (Sprinkle, 1976). Finally, the association of different types of echinoderms in the same levels was probably controlled by competitive exclusion of closely related taxa (Lefebvre, 2007).

7.8.6. Palaeobiogeography

Gogiids are known from three distinct biogeographic areas: the Rocky Mountains (western North America), with the exclusive presence of the genus *Gogia*; northern Perigodwana (Europe and North Africa), where *Gogia* and another three genera have

been found; and South China, where three additional genera are reported.

The distribution of gogiids (Fig.7.8.11) is apparently restricted to tropical and subtropical regions when we plot their occurrences on the Cambrian palaeogeographic reconstruction of McKerrow *et al*., (1992). This pattern has also been described for other groups, including trilobites, bradoriids and demosponges, and could be interpreted as a climatic control on the geographic distribution of gogiids.

Another suggestion is that two main lineages existed; one is the genus *Gogia* that evolved in the Rocky Mountains, which migrated to Europe during the middle Cambrian. The other lineage comprises genera of gogiids that are exclusively from Gondwana regions.

Acknowledgments

We thank Dr. Ronald L. Parsley (Tulane University, New Orleans) not only for accepting the dedication of the new species described herein, but also for reviewing this paper and making useful comments. We also thank Elise Nardin (University of Rennes, France) for sending latex casts of French specimens and comments on Moroccan eocrinoids, Daniel Vizcaïno (France) for his comments on the Cambrian stratigraphy of Montagne Noire (France) and Bryan C. Wilbur (University of Texas) for interesting discussions about lower Cambrian eocrinoids from the western USA. We thank Isabel Pérez (Zaragoza University) for photographs and help us with figure 3. Imran Rahman (Imperial College, London) and Sarah Shackleton reviewed the English grammar of this paper. Fernando Gracia and Jorge Esteve provided field support. Two reviewers, J. Sprinkle (University of Texas, Austin) and Reimund Haude (University of Göttingen, Germany), made many useful suggestions for improvement. The research was partly supported by the Project BTE2006-12975 of the Spanish Ministerio de Ciencia y Tecnología, and by the Grupo Consolidado E-17 and PM067/2006 of the Aragón Government. Zamora S. holds a pre-doctoral research grant from the Departamento de Educación, Cultura y Deporte of the Aragón Government.

7.9

El equinodermo estilóforo más antiguo: Un nuevo *Ceratocystis* del Cámbrico Medio de Alemania

Título original: The oldest stylophoran echinoderm: a new *Ceratocystis* from the Middle Cambrian of Germany

Año: en revisión.

Referencia: Paläontologische Zeitschrift

Autores: Imran A. Rahman, **Samuel Zamora**, and Gerd Geyer

Resumen: En este trabajo se describe mediante reconstrucción tomográfica computerizada, un nuevo estilóforo (*Ceratocystis prosthiakida* sp. nov.) del Cámbrico Medio temprano de Frankenwald (Noroeste de Alemania). Gracias al estudio mediante esta técnica se puede acceder a algunas partes que estaban ocultas en la roca. Además se ha aplicado una metodología que permite restituir las placas del fósil a su posición original. *Ceratocystis prosthiakida* posee una espina en posición anterior derecha que lo diferencia de otras especies de este género. Al igual que ocurre con otras especies de *Ceratocystis*, *C. prosthiakida* vivió en fondos marinos siliciclásticos, en ambientes agitados y poco profundos. Esta especie proviene de la Formación Galgenberg, considerada como Agdzian (*sensu* Geyer y Landing, 2004) en la escala cronoestratigráfica para el margen oeste de Gondwana. Por lo tanto representa el estilóforo más antiguo conocido.

The oldest stylophoran echinoderm: a new *Ceratocystis* from the Middle Cambrian of Germany

Imran A. RAHMAN [a], Samuel ZAMORA [b], and Gerd GEYER [c]

[a]Imran A. Rahman, Department of Earth Science and Engineering, Imperial College London, London SW7 2AZ, UK; e-mail: <i.rahman05@imperial.ac.uk>.
[b]Samuel Zamora, Área y Museo de Paleontología, Departamento de Ciencias de la Tierra, Universidad de Zaragoza, E-50009 Zaragoza, Spain; e-mail: <samuel@unizar.es>.
[c]Gerd Geyer, Am Rubenland 17, D-97084 Würzburg, Germany; e-mail: <gerd.geyer@mail.uni-wuerzburg.de>.

Abstract. A new stylophoran (*Ceratocystis prosthiakida* sp. nov.) from the early Middle Cambrian of the Frankenwald (northeast Germany) is described with the aid of computed tomographic reconstruction, a novel means of visualizing fossil anatomy. Investigation in this manner allowed previously inaccessible, buried parts of the fossil to be imaged and studied. In addition, a procedure for digitally correcting plate articulations was implemented. *Ceratocystis prosthiakida* possesses a thin anterior right spine which clearly differentiates it from other species of *Ceratocystis*. Similar to other species of *Ceratocystis*, *C. prosthiakida* lived in high-energy, siliciclastic shallow shelf settings. The species is from the Galgenberg Formation, which has an early Agdzian age in the unified West Gondwanan chronostratigraphy. As a result, it represents the oldest stylophoran known to date.

Keywords: *Ceratocystis*, Stylophora, echinoderms, Cambrian, Germany.

7.9.1. Introduction

Echinoderms were exceptionally successful during the early Palaeozoic, leaving behind a diverse and disparate fossil record (Sumrall and Wray, 2007). Several aberrant groups are known from this period, but perhaps the most notorious of these is the class Stylophora Gill and Caster, 1960. Stylophorans comprise an asymmetrical body (theca) and a flexible, bilaterally symmetrical appendage. They are characterized by a stereomic calcite skeleton identical to that of extant echinoderms; however, unlike living echinoderms, they do not exhibit pentaradial symmetry, and possess an anatomy that is difficult to decipher (Smith, 2005). As a result, contrasting interpretations exist for stylophoran functional morphology, mode of life and biological affinities (e.g. David *et al*., 2000; Domínguez *et al*., 2002; Clausen and Smith, 2005).

Partly because of the controversy they have engendered, stylophorans are among the best studied groups of Palaeozoic echinoderms (Mooi, 2001). The class is quite diverse, with around sixty-six known genera, and has a fossil record that spans over two hundred million years, from the Cambrian to the Carboniferous (Derstler, 1979; Lefebvre, *et al*. 2006; Lefebvre, 2007). Only two species have been described from Germany to date, "*Mitrocystites*" *styloideus* Dehm, 1934 and *Rhenocystis latipedunculata* Dehm, 1932, both from the Lower Devonian Hunsrück Slate (Bartels *et al*., 1998).

The genus *Ceratocystis* Jaekel, 1901 (Fig. 7.9. 1) is the oldest and almost certainly basalmost (in a phylogenetic sense) stylophoran (Ubaghs, 1967, 1968; Jefferies, 1969, 1986, 2001; Derstler, 1979; Cripps, 1991; Lefebvre and Vizcaïno, 1999; Lefebvre 2000, 2003, 2007; Smith, 2005; Lefebvre *et al*., 2006). It is restricted to marine deposits of the traditional Middle Cambrian (and the as of yet unnamed Cambrian Series 3) from Avalonian Canada, Baltican Scandinavia and West Gondwanan Europe and North Africa, with only two species recognized so far (based on numerous complete, articulated specimens). These are *Ceratocystis perneri* Jaekel, 1901, from the Jince Formation of Bohemia, Czech Republic, and *Ceratocystis vizcainoi* Ubaghs, 1987, from the Coulouma Formation of Montagne Noire, southern France. All other reported forms have yet to be formally described because they comprise only isolated plates; probable *Ceratocystis* plates are known from the Moroccan High Atlas (Clausen and Smith, 2005) and central Anti Atlas (Gerd Geyer unpublished data), Närke, Sweden (Franzén-Bengtson in Berg-Madsen, 1986), Córdoba and Zafra, southwest Spain (Gil Cid and Domínguez, 1998, 1999) and the Cantabrian Mountains and the Iberian Chains, northern Spain (Samuel Zamora unpublished data). Further to this material, isolated plates from Canada (Bather, 1918: pl. 5 figs. 8, 9, 10b, 14, 17?, 18–20), Denmark (Berg-Madsen, 1986: fig. 4a, b), Germany (Sdzuy, 2000: pl. 6 figs. 16, 17) and Italy (Loi *et al*., 1995: pl. 4 fig. 16) were assigned to *Ceratocystis* by Gil Cid and Domínguez (1998) and Lefebvre (2007). Here, we describe a new species from the early Middle Cambrian of Germany; this is the first unambiguous report of *Ceratocystis* in the region and the first articulated specimen from outside the Czech Republic and southern France.

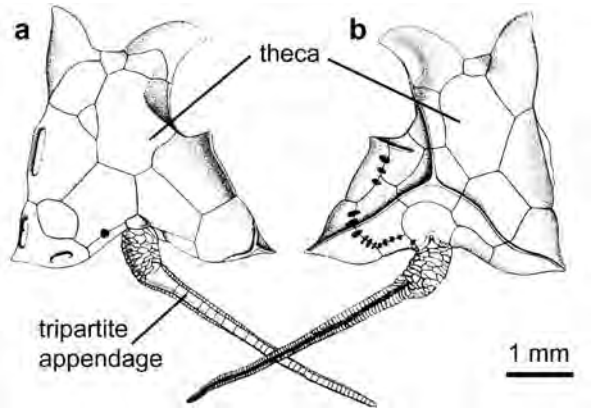


Figure 7.9.1 Generalized *Ceratocystis* anatomy as illustrated by *Ceratocystis perneri* Jaekel, 1901. – a: Ventral view. b: Dorsal view. Modified after Ubaghs, 1967.

2. Geological setting and stratigraphy

The material described herein comes originally from unregistered collections housed in the Institut für Paläontologie, Universität Würzburg, Germany. It was, in all likelihood, collected by the late Klaus Sdzuy at the classical Galgenberg (gallows hill) locality north of Wildenstein in the Frankenwald (Franconian Forest), northeast Germany (50° 12’ 16” N, 11° 33’ 44” E; Fig. 7.9. 2). This site is the oldest known fossil-bearing Cambrian locality in Germany (Wurm, 1925), and it features greenish, slightly micaceous siltstones and fine-grained, locally weakly calcareous sandstones (see Geyer *et al*., 2008: fig. 13). These beds form part of the early Middle Cambrian Galgenberg Formation, which is known from only a few small outcrops in the Frankenwald, usually fault-bounded blocks. It is the sole

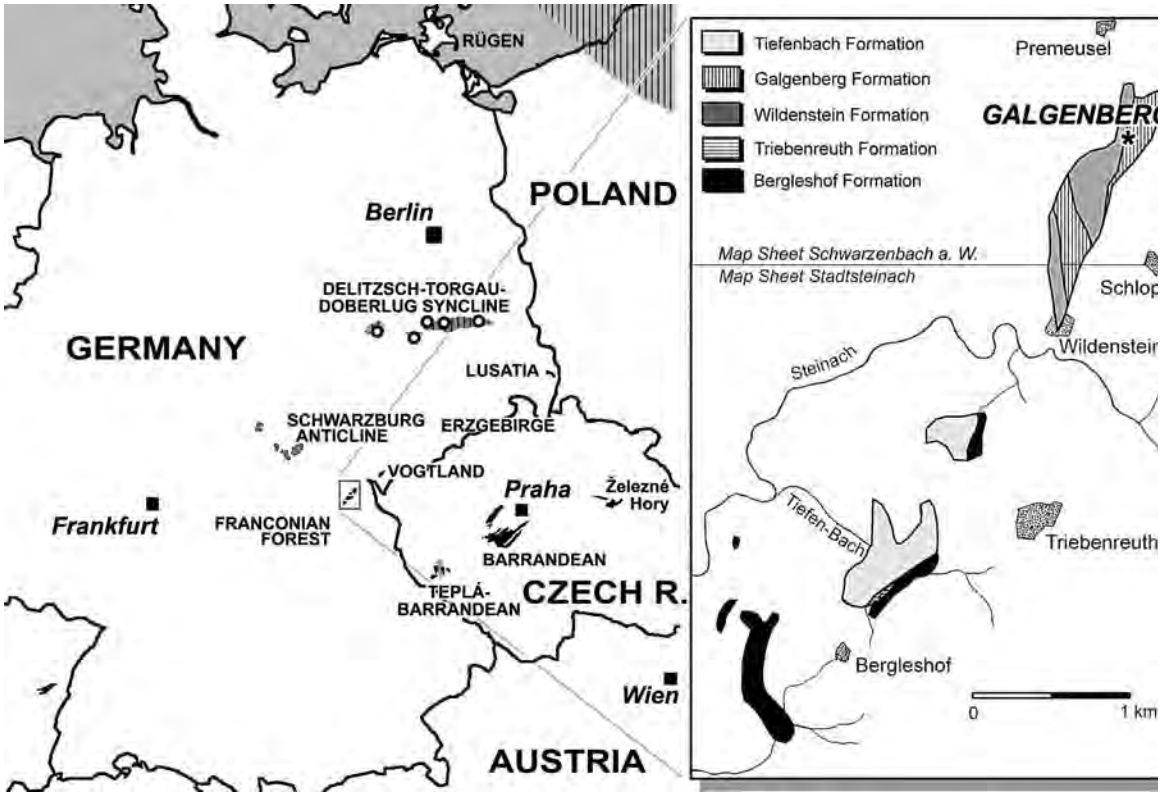


Figure 7.9.2 Generalized locality map with the stratigraphic position of the Frankenwald (Franconian Forest) area and the *Ceratocystis prosthiakida*-bearing Galgenberg site. The left map shows the locations of important Cambrian outcrops and drill holes (marked as circles) in Central Europe. The right map shows Cambrian localities in the Frankenwald; the Galgenberg site is marked by an asterisk. Modified after Geyer *et al*., (2008: figs. 1, 12)

fairly richly fossiliferous Cambrian unit in Germany and yields a moderately diverse but largely undescribed fauna including trilobites (e.g. "*Ornamentaspis*", *Kingaspidoides*, *Latikingaspis*, *Parasolenopleura*, *Bailiella*, *Paradoxides* (s.l.), *Acanthomicmacca* and *Wurmaspis*), lingulate brachiopods, hyoliths and simple trace fossils. Echinoderm remains are frequent, but usually consist of disarticulated ossicles of eocrinoids and, less commonly, stylophorans (Sdzuy, 1964, 2000; Geyer and Wiefel, 1997; Geyer *et al*., 2008). The associated trilobites signify a very early Middle Cambrian age corresponding to the Moroccan *Cephalopyge* and the Iberian *Acadoparadoxides mureroensis* zones (Agdzian Stage in the West Gondwanan chronostratigraphic scale; Geyer and Landing, 2004), indicating that *Ceratocystis prosthiakida* is the oldest known species of the genus *Ceratocystis* and, moreover, the oldest stylophoran. This stratigraphic interval marks the peak transgression in the Mediterranean sector of West Gondwana. Sedimentary structures include small-scale cross-bedding, flaser-bedding, scour surfaces and, more rarely, synsedimentary slumping and shell-hash beds.

7.9.3. Material and methods

The specimen described in this paper is preserved as a natural mould in siltstone, split into part and counterpart. It was studied conventionally using latex casts and visualized

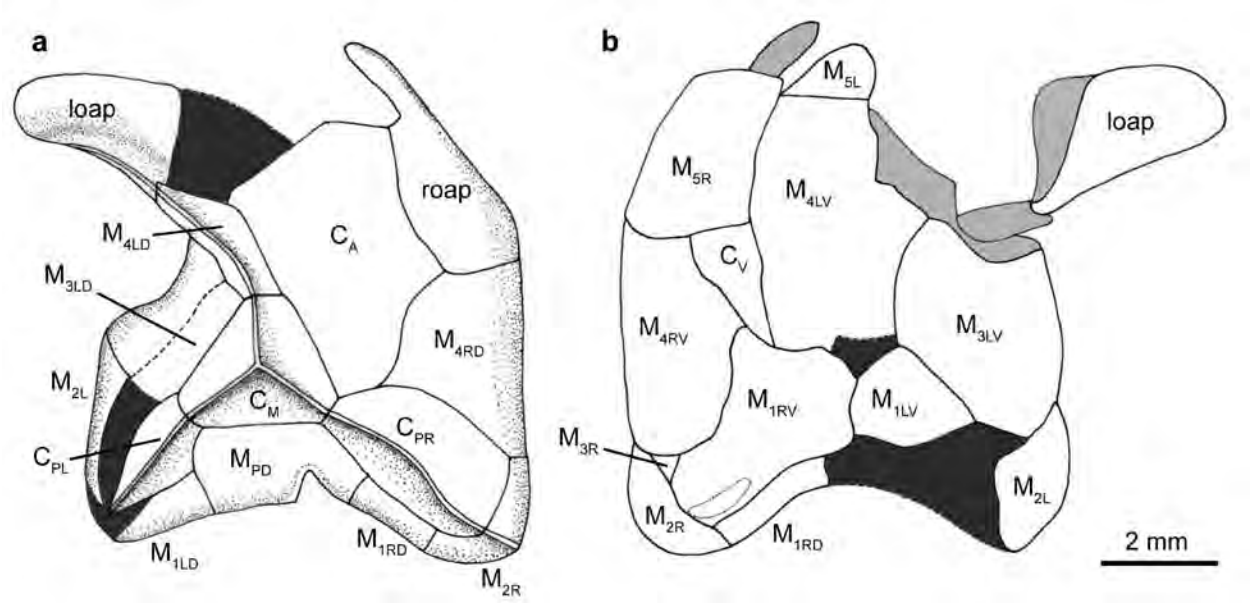


Figure 7.9.3 Reconstruction of *Ceratocystis prosthiakida* sp. nov. – a: Dorsal view. b: Ventral view

virtually using X-ray microtomography (XMT) and custom computer software (SPIERS). Prior to XMT analysis, the sample was trimmed with a rock saw to leave only a thin (2–7 mm) border of matrix around the fossil. Both parts of the specimen were scanned together on a Phoenix v|tome|x 's' system (housed in the Department of Materials, Imperial College London); a data set of several hundred two-dimensional section images (tomograms) was computed from raw radiographs, with voxels (three-dimensional pixels) approximately 50 μm^3 in size (Electronic Supplementary Material, Video 1). The custom SPIERS software suite (developed by Mark D. Sutton, available upon request from the first author) was used to manually 'edit' tomograms, removing extraneous material and accurately resolving the contact between the fossil and the matrix (see Sutton *et al*., 2001, 2002 for details). After editing was complete, the tomographic data set was visualized on computer as a three-dimensional 'virtual fossil'. Study of this model (Electronic Supplementary Material, Video 2) demonstrated that the specimen had suffered post-mortem dorsoventral compression (shown by the close contact between the dorsal and ventral thecal plates); following the methodology of Rahman and Clausen, in press, the thecal plate orientations and positions were virtually corrected (Electronic Supplementary Material, Video 3) by manually shifting and rotating plates according to their external plate morphologies and personal observations of other *Ceratocystis* species. This created spaces between some plates; in life, the thecal plates were fixed immovably together, as is the case in other stylophorans.

The specimen is housed in the collections of the Bayerisches Landesamt für Umwelt, München, under the repository number LfU 51733. Digital data sets are available upon request from the first author.

Terminology

In the description below orientation and plate nomenclature largely follow Jefferies (1969), with the major appendage taken as posterior. See Ubaghs (1967, 1968) for an alternative scheme. The thecal plates are divided into appendages (loap/roap), centrals (C) and marginals (M). Left ($_L$), right ($_R$) or medial ($_M$), anterior ($_A$) or posterior ($_P$), and dorsal ($_D$) or ventral ($_V$) are added to plate names where appropriate. In some cases plates are numbered, with $_1$ marking a plate at the posterior of the theca (near the major appendage) and $_5$ a plate at the anterior. One modification is made to the terminology of Jefferies (1969): the plate here designated as C_V was considered by Jefferies (1969) to be part of M_{5R}. However, this is clearly a separate plate in *Ceratocystis prosthiakida* and requires its own name.

7.9.4. Systematic palaeontology

Phylum Echinodermata Bruguière, 1791 (ex Klein, 1734)
Class Stylophora Gill and Caster, 1960
Ceratocystis Jaekel, 1901
***Ceratocystis prosthiakida* sp. nov.**
Figs. 7.9. 3–5

Derivation of name: From the Greek *prosthios* (anterior) and *akida* (spike), referring to the distinctive anterior right spine.

Holotype: LfU 51733, an articulated and moderately complete specimen (part and counterpart) preserved as a natural mould in a mudstone matrix.

Type locality: Galgenberg, north of Wildenstein, the Frankenwald, northeast Bavaria, Germany.

Type stratum: Galgenberg Formation, Agdzian Stage, early Middle Cambrian.

Diagnosis: *Ceratocystis* with a thin anterior spine-like process developed on the right anterior appendage; the left anterior appendage extends beyond the left lateral thecal margin. The plates C_{PL} and C_{PR} are relatively wide; M_{3LD} is relatively elongate; M_{3R} is relatively small; and C_V is relatively large. M_{1RV} and M_{5R} are roughly twice the size of M_{1LV} and M_{5L}, respectively. There are no ventral protuberances on M_{4RV} and M_{2R}, and no dorsal ridges on M_{3LD} and M_{3LV}. There is a deep 'V'-shaped notch in M_{PD}.

Description

Theca: The theca of *Ceratocystis prosthiakida* is boot-shaped, approximately 8.9 mm in length and 7.4 mm in width. It has a convex dorsal surface, bearing a prominent triradiate ridge, and a nearly flat ventral surface (Figs. 7.9. 3–5). A deep concavity occurs in the medial left lateral margin (Fig. 7.9. 5a, b). At least twenty three plates make up the theca: two appendages, five centrals and sixteen marginals.

The thecal appendages are situated on the left and right of the anterior margin. The left appendage (loap) is spatula-shaped, approximately 3.4 mm in length and 2.2 mm in width, with a thickened posterolateral margin (more than twice the height of the

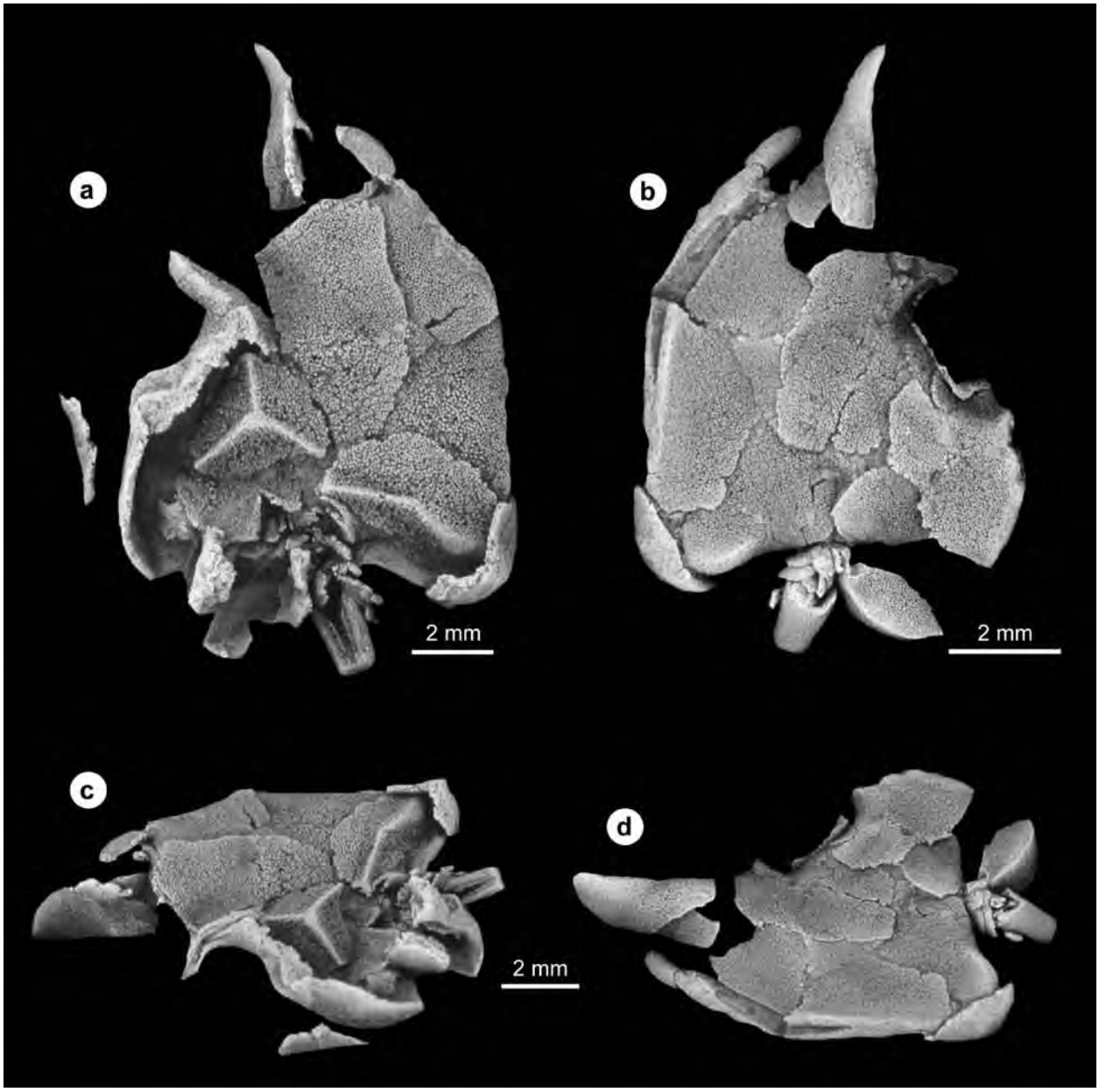


Figure 7.9.4 Latex cast taken from a natural mould of *Ceratocystis prosthiakida* sp. nov. – a: Dorsal view. b: Ventral view. c: Left lateral view. d: Right lateral view. Cast whitened with ammonium chloride sublimate

right margin) forming the anterior part of the dorsal triradiate ridge (Figs. 7.9. 3a, 5a, f). Following the virtual correction of plate orientations, loap curves strongly leftwards and downwards, so that its anterior two-thirds is in the same plane as the ventral surface (Fig. 7.9. 5c, f). Located on the opposite side of the theca, roap (approximately 4.4 mm in length) can be divided into: (1) a large, rectangular base (posterior four-fifths of the plate, approximately 1.3 mm in width) and (2) a thin, spine-like process (approximately 0.6 mm in width), which marks the anterodextral extremity of the fossil (Figs. 7.9. 3a, 5a, b)

The centrals occupy the medial part of the theca. The largest central (C_A) is placed between loap and roap, filling most of the

anterior dorsal surface (Figs. 3a, 5a, f). It has a rounded, roughly pentagonal outline, approximately 4.9 mm in length and up to 3.1 mm in width, and tapers posteriorly to a narrow edge. Other dorsal centrals (C_M, C_{PL} and C_{PR}) are located posterior of C_A (Figs. 7.9. 3a, 5a). C_M is the most medial of these; it is triangular in outline, approximately 2.5 mm in length and 2.8 mm in width. C_{PL} and C_{PR} are positioned to the left and right of C_M. They are sub-rectangular in dorsal view and roughly equal in size; C_{PL} is approximately 2.3 mm in length and 4.1 mm in width. A small, triangular notch (approximately 0.5 mm in width) in the posterior margin of C_{PL} represents a thecal opening (simple sutural pore) (Fig. 7.9. 5g); a rounded rim occurs on the inner posterior edge of C_{PR}, possibly marking an articulation surface with M_{PD} (Fig. 7.9. 5a). The triradiate ridge (up to 0.3 mm in height) originates on the exterior of C_M. After correction, it forms a continuous structure running across C_{PL} for approximately 4.3 mm to the left, C_{PR} and M_{2R} for 5.9 mm to the right, and M_{4LD} and loap for 5.1 mm to the anterior (Fig. 7.9. 3a, 5a, f).

C_V is the only ventral central. It is a relatively small, right-angled triangular plate (approximately 1.8 mm in length and 1 mm in width) surrounded by four ventral marginals, M_{5R}, M_{4LV}, M_{4RV} and M_{1RV} (Figs. 7.9. 3b, 5b).

All the remaining thecal plates are classified as marginals, typically framing part of the body. M_{4LD} and M_{3LD} are located at the left dorsal margin (Figs. 3a, 5a); they are anteroposteriorly elongate, with concave left margins (M_{4LD} is approximately 3.1 mm long and 1.0 mm wide). Together with the left posterior edge of loap, M_{4LD} and M_{3LD} constitute the dorsal margin of the median left concavity (Fig. 7.9. 5a). M_{4RD} is located on the opposing lateral margin of the theca (Figs. 7.9. 3a, 5a). It is similar in length to M_{4LD} and M_{3LD}, but is almost equilateral triangular in outline, approximately 2.7 mm wide.

M_{1LD}, M_{1RD} and M_{PD} complete the dorsal centrals, forming the posterior margin of the dorsal theca (Figs. 7.9. 3a, 5a). M_{1LD} and M_{1RD} are laterally positioned, wider than long in dorsal view and slightly curved; M_{1RD} is approximately 0.7 mm in length and 2.8 mm in width. They appear to suture on their inner edges with M_{PD}, but the precise nature of this articulation is ambiguous due to ill-defined plate boundaries. M_{PD} is poorly preserved and has an asymmetrical outline; it is up to 1.7 mm in length and approximately 2.6 mm in width, with a prominent central notch in its posterior edge. The notch is 'V'-shaped in dorsal view, incising by roughly 0.4 times the maximum length of the plate (Fig. 7.9. 5a).

On the ventral surface, M_{5L} and M_{5R} occur at the anterior of the theca (Figs. 7.9. 3b, 7.9. 5b, f); the exact position of M_{5L} is unknown, but it probably sutured with the anterior of M_{4LV}. Both M_{5L} and M_{5R} display sub-trapezoidal outlines, with strongly curved right anterolateral margins. They are unequal in size: M_{5R}, approximately 2.8 mm in length and 1.9 mm in width, is roughly two times the size of M_{5L}. Situated to the posterior of M_{5L} and M_{5R}, M_{4LV} and M_{4RV} are irregular pentagonal plates (Figs. 7.9. 3b, 7.9. 5b). M_{4LV} (approximately 4.0 mm in length and up to 2.4 mm in width) curves dorsally at its right lateral margin;

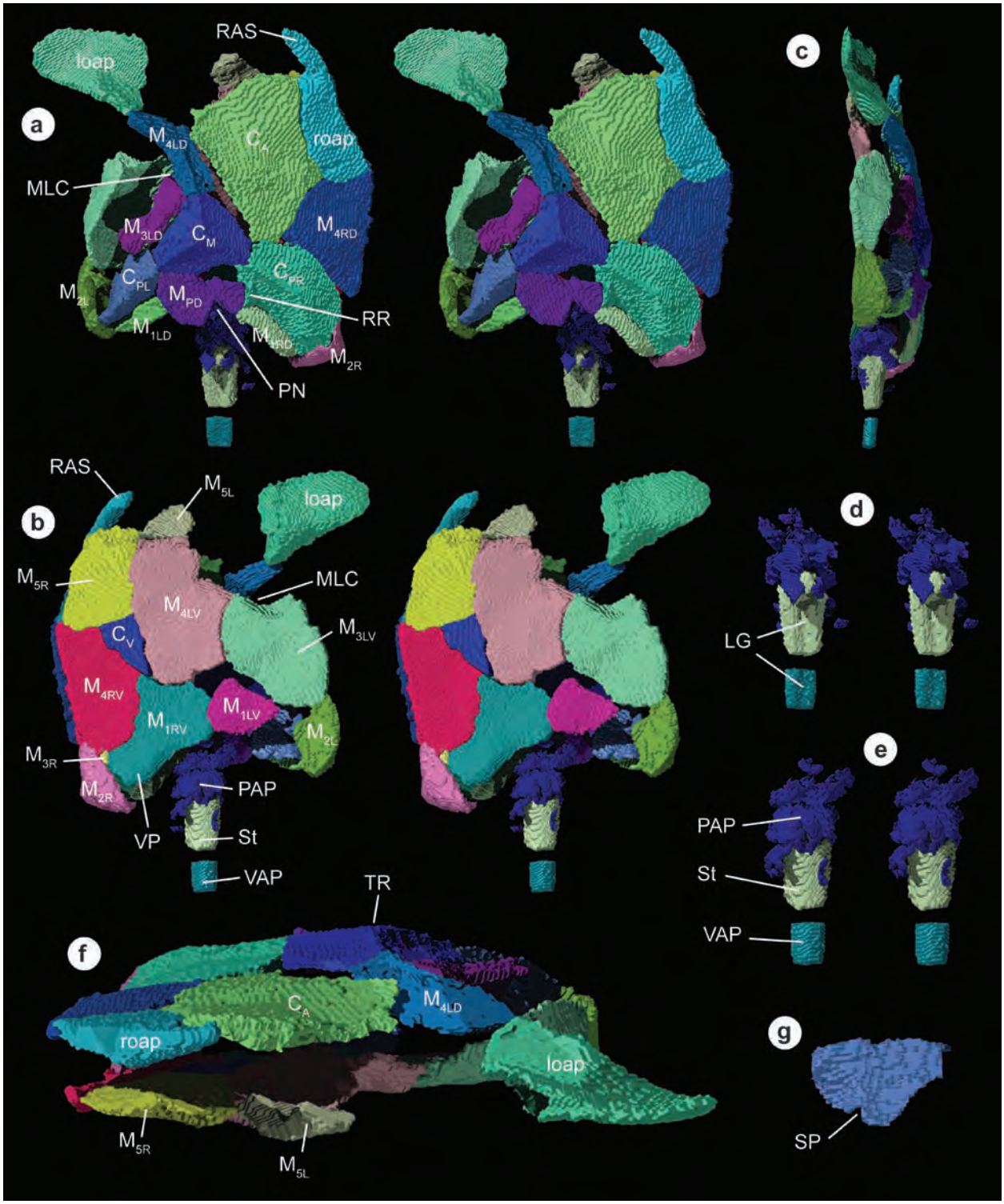


Figure 7.9.5 Virtual reconstructions of *Ceratocystis prosthiakida* sp. nov. after correction of plate articulations (the relationship between the dorsal and ventral thecal surfaces is approximate). – a: Dorsal stereo-pair, ×7. b: Ventral stereo-pair, ×7. c: Right lateral view, ×7. d: Stylocone and distal appendage ossicle, dorsal stereo-pair, ×11. e: Stylocone and distal appendage ossicle, ventral stereo-pair, ×11. f: Anterior view, ×14. g: Anterior view of CPL, ×6. Abbreviations: LG, longitudinal groove; MLC, median left concavity; PAP, proximal appendage plates; PN, posterior notch; RAS, right anterior spine; RR, raised rim; St, stylocone; SP, sutural pore; TR, triradiate ridge; VAP, ventral appendage plate; VP, ventral protuberance

together with the anterior of M_{3LV}, this creates a concave face at the anterosinistral section of the ventral theca, which may represent the ventral part of the median concavity (Fig. 7.9. 5b). M_{3LV} is sub-oval in ventral view, approximately 3.0 mm in length and 2.2 mm in width, with its left margin thickened as a strong ventral protuberance. A concave depression occurs in the medial posterior of M_{3LV}, incising by approximately one-third of the total plate length. M_{4RV} occurs on the right of the ventral surface; it is similar in size to M_{4LV} and sutures with the tiny, triangular plate M_{3R} (approximately 0.4 mm in length and width) at its posterior rim (Figs. 7.9. 3b, 7.9. 5b).

The posterior centre of the ventral theca consists of M_{1LV} and M_{1RV} (Figs. 7.9. 3b, 7.9. 5b). Like the anterior ventral marginals, they are dissimilar in size, with M_{1RV} (approximately 2.9 mm in length and 2.8 mm in width) around double the size of M_{1LV}. There are also major differences in plate shape: M_{1RV} is rounded boot-shaped, with a well-developed posterior protuberance on its outer surface (close to the suture with M_{2R}), while M_{1LV} is sub-triangular in outline and lacks external ornamentation.

The terminal two marginals are M_{2L} and M_{2R}, which form the robust posterolateral corners of the theca (Figs. 7.9. 3a, b, 7.9. 5a–c). They are thick, blade-shaped plates, approximately 2.0 mm in length, 1.0 mm in width and 1.0 mm in height. M_{2R} accommodates a portion of the left part of the triradiate ridge, but there is no equivalent continuation on M_{2L} (Fig. 7.9. 5c).

Appendage: The major stylophoran appendage is typically divided into proximal, median and distal sections; in *Ceratocystis prosthiakida* the appendage is disarticulated, with the proximal and distal parts very incomplete (Fig. 7.9. 5b, d, e). The proximal appendage is represented by multiple imbricating pairs of rounded lozenge-shaped plates, which are approximately 0.3 mm in length and 0.7 mm in width (Fig. 7.9. 5d, e). The stylocone (median appendage) is an elongate ossicle in close association with the proximal appendage plates, approximately 1.2 mm long, up to 0.8 mm wide and 0.7 mm in height. In lateral view, the ventral surface is strongly convex (Fig. 7.9. 5e); the dorsal surface is concave, bearing a longitudinal median groove (Fig. 7.9. 5d). The width and the height of the stylocone increase proximally, producing an enlarged proximal margin that is concave in dorsal view. A single rectangular ossicle is preserved from the ventral part of the distal appendage (approximately 0.7 mm in length, 0.5 mm in width and 0.3 mm in height). A longitudinal median groove occurs in the dorsal surface of this plate (ventral surface convex), but is less distinct than that seen in the stylocone (Fig. 7.9. 5d).

Remarks

Comparisons of genetic sequences from a range of extant deuterostomes strongly suggest that the family of genes responsible for the formation of a calcite skeleton of stereom is unique to echinoderms (Bottjer *et al*., 2006). Following this, we consider stylophorans (and all other fossils with stereom) to be echinoderms. The alternative

suggestion, that stylophorans represent stem and crown-group chordates and that stereom was a symplesiomorphy of the deuterostomes ('calcichordate' hypothesis, e.g. Jefferies, 1969, 1986, 2001; Domínguez *et al*., 2002), is not supported by current molecular data.

The outline of the theca, the dorsal triradiate ridge and the thecal plate morphologies all clearly place the specimen described above in the genus *Ceratocystis*. However, several characters distinguish *Ceratocystis prosthiakida* from other well-known species of *Ceratocystis*; for example, the spine-like projection on roap, the orientation of loap, the absence of ornamentation on M_{3LD} and M_{3LV}, and the deep posterior notch in M_{PD}. In fact, the right anterior spine is more similar to structures in some non-ceratocystid cornute stylophorans, e.g. *Cothurnocystis* Bather, 1913 and *Scotiaecystis* Caster and Ubaghs in Ubaghs, 1968. The relative sizes of the thecal plates also differentiate *Ceratocystis prosthiakida* from *Ceratocystis perneri* and *Ceratocystis vizcainoi*, but this may represent ontogenetic rather than taxonomic variation. Moreover, the scarcity of body openings in the specimen is almost certainly a taphonomic artefact relating to the poor preservation of plate sutures rather than a diagnostic trait of the species.

Ceratocystis prosthiakida is probably most closely related to *Ceratocystis vizcainoi* because in both species loap exhibits a rounded anterior margin and the dorsal plates C_{PL}, C_{PR} and M_{3LD} are relatively elongate. In contrast, the anterior of loap is blade-shaped in *Ceratocystis perneri*, with the thecal plates more equilateral in outline. The ventral surface of *Ceratocystis vizcainoi* is poorly known, preventing the identification of other potential similarities. Detailed comparisons with other *Ceratocystis* material are impossible, due to the highly incomplete nature of the reported specimens.

5. Palaeoecology

Complete, articulated *Ceratocystis* specimens are known from only a few Middle Cambrian localities (echinoderm Lagerstätten) in the Mediterranean subprovince (*sensu* Sdzuy, 1972) of West Gondwana. Isolated plates are more plentiful and widespread, but are of limited use for palaeoecological analysis because they are seldom preserved *in situ*. The scarcity of complete individuals relates to the nature of the stylophoran skeleton, which comprises numerous loosely sutured plates and, hence, disarticulates readily post-mortem (Brett *et al*., 1997; Lefebvre, 2007).

Intact representatives of *Ceratocystis* are most abundant in a fine grainstone level from the Skryje-Týřovice area, Bohemia (Czech Republic). Here, hundreds of specimens of *Ceratocystis perneri* are preserved in association with a rare, low diversity trilobite fauna (Ubaghs, 1967; Lefebvre and Fatka, 2003; Lefebvre, 2007). *Ceratocystis vizcainoi* from the Montagne Noire (France) is much less common; it occurs in two siltstone levels along with numerous trilobites and other echinoderms, including cinctans, ctenocystoids, edrioasteroids and eocrinoids (Ubaghs, 1987). In the Iberian Chains and the Cantabrian Mountains

(Spain), *Ceratocystis* material occurs very infrequently, with complete individuals preserved in a similar lithology to *Ceratocystis vizcainoi*. This material is associated with trilobites, cinctans and eocrinoids; lingulate brachiopods and sponges are also known to occur with specimens from the Iberian Chains (Samuel Zamora unpublished data). The single specimen of *Ceratocystis prosthiakida* from the Frankenwald (described herein) is preserved in a siltstone. The lithology and the associated, largely undescribed, fauna of trilobites, lingulate brachiopods, hyoliths, eocrinoids and cinctans, are similar to the French and Spanish *Ceratocystis* localities. All these forms are preserved as natural moulds in grainstones or siltstones deposited in proximal shelf settings, probably in storm-dominated siliciclastics, which correspond to taphofacies C of Brett *et al*. (1997) and Lefebvre (2007).

Where *Ceratocystis perneri* is common, it is associated with few trilobites and no echinoderms. In contrast, *Ceratocystis prosthiakida*, *Ceratocystis vizcainoi* and the Spanish *Ceratocystis* species (which are much rarer) occur with a rich, diverse benthic invertebrate fauna. This agrees with Lefebvre (2007), who suggested that dense stylophoran assemblages are incompatible with abundant remains of diverse benthic organisms. The same pattern has been reported for other Cambrian to Lower Ordovician echinoderms, with low diversity assemblages dominated by one or two echinoderm species relatively widespread in Laurentia and Gondwana (Sprinkle, 1973; Ubaghs and Robison, 1985, 1988; Álvaro *et al*., 2001; Lefebvre and Fatka, 2003; Zamora *et al*., in press (b)). This phenomenon may be due to the competitive exclusion of other benthic marine invertebrates by the dominant echinoderm species (Zamora et al. in review).

Together with all other *Ceratocystis* fossils, *Ceratocystis prosthiakida* belongs to the Middle Cambrian "armoured stylophoran biofacies", defined by Lefebvre (2007: 174) as representing relatively shallow water, moderate to high energy environments. The occurrence of *Ceratocystis* in similar environments throughout West Gondwana has been interpreted as indicating that its distribution was temperature dependant (Lefebvre, 2007); the Mediterranean sector of West Gondwana occupied mid-southern palaeolatitudes during the Middle Cambrian (Courjault-Radé *et al*., 1992; McKerrow *et al*., 1992; Lefebvre and Fatka, 2003), with palaeotemperatures warm to temperate (Álvaro *et al*., 2003; Lefebvre, 2007). However, it is striking that *Ceratocystis* is concentrated in high-energy, fine- but not finest-grained, siliciclastic shallow shelf environments. This suggests that the genus was restricted to nutrient-depleted, oligotrophic waters, which may have necessitated the development of a highly specialized feeding strategy.

7.9.6. Biostratigraphy

The Agdzian age of the Galgenberg Formation indicates that *Ceratocystis prosthiakida* is the oldest *Ceratocystis* species and the oldest stylophoran known so far. Disarticulated *Ceratocystis*-like plates from the central Anti-Atlas (Gerd Geyer unpublished data) and Moroccan High Atlas ranges (Clausen and Smith, 2005) are of similar or slightly

younger age. *Ceratocystis perneri* from the Bohemian Skryje-Týřovice area comes from the Jince Formation, *Eccaparadoxides pusillus* zone (Ubaghs, 1967), which corresponds to the mid Middle Cambrian latest Agdzian to early Caesaraugustan; however, the precise stratigraphic correlation of Bohemian and Mediterranean faunas is problematic (Álvaro and Vizcaïno, 1998). An indeterminate echinoderm plate from Sardinia, Italy, figured by Loi *et al*. (1995), closely resembles a *Ceratocystis* C_M plate. This specimen is from the basal Cabitza Formation, which correlates with the upper part of the *Solenopleuropsis* Substage and the late Caesaraugustan (Loi *et al*., 1995; Elicki, 2006). More questionable *Ceratocystis* material described from the Lippertsgrün Formation in the Frankenwald, Germany may also correspond to the late Caesaraugustan (Sdzuy *et al*., 1999; Sdzuy, 2000). Material of similar age occurs in Spain: isolated *Ceratocystis* plates from Córdoba were recorded as Caesaraugustan, while material from Zafra was assigned to the late Caesaraugustan (Gil Cid and Domínguez, 1998, 1999). However, based on the diverse trilobite fauna associated with the disarticulated ossicles from Zafra (e.g. *Conocoryphe*, *Ctenocephalus*, *Jincella* and *Paradoxides*), a Lower Languedocian age cannot be excluded. Other reports of *Ceratocystis* from Spain (nearly complete, articulated individuals) are from the Cantabrian Mountains and the Iberian Chains (Samuel Zamora unpublished data). Specimens from the Iberian Chains have been found associated with the trilobite *Solenopleuropsis thorali* and, therefore, are dated as early Languedocian (Álvaro and Vizcaïno, 1998). Material from the Cantabrian Mountains appears to have a similar age. Finally, *Ceratocystis vizcainoi* is known from two different levels in the Coulouma Formation, Montagne Noire (Vizcaïno and Lefebvre, 1999). These levels are from the early Languedocian and basalmost mid Languedocian, respectively (Álvaro *et al*., 2001).

Echinoderm plates attributed to *Ceratocystis* by Gil Cid and Domínguez (1998) and Lefebvre (2007) occur in Saint John, New Brunswick, maritime Canada, in the Avalonian Middle Cambrian *Paradoxides* beds (Bather, 1918). These specimens probably came from the once well-exposed, famed Seely Street locality in Saint John (now built over), from several metres of condensed limestones that make up the lower part of the Fossil Brook Member, top of the Chamberlain's Brook Formation (Ed Landing pers. comm. 2008). This is referable to the mid Middle Cambrian *Eccaparadoxides eteminicus* zone (see Kim *et al*., 2002 for further stratigraphic details).

In Baltica, a possible new *Ceratocystis* species was found in Närke, Sweden (Franzén-Bengtson in Berg-Madsen, 1986); this is from the *Eccaparadoxides oelandicus* zonal group, which is equivalent to the mid to late Leonian (Berg-Madsen, 1986; Geyer and Landing, 2001; Dean, 2006). In addition, putative *Ceratocystis* fragments were described from the Andrarum Limestone of Bornholm, Denmark (Berg-Madsen, 1986). This material belongs to the *Solenopleura brachymetopa* zone and is Upper Languedocian in age (Gozalo *et al*., 2003; Dean, 2006).

7.9.7. Conclusions

A new species of the stylophoran echinoderm *Ceratocystis* is herein described from the early Middle Cambrian of the Frankenwald, Germany. The stratigraphic position of this specimen (Agdzian Stage) marks it as the oldest stylophoran hitherto reported. *Ceratocystis prosthiakida* is distinguished from other representatives of the genus by the development of a thin spine on its right anterior appendage, which is convergent in morphology with some non-ceratocystid stylophorans. Like all well-known *Ceratocystis* species, *Ceratocystis prosthiakida* lived in storm-dominated shallow marine conditions during life. Putative *Ceratocystis* material is stratigraphically widespread in the Middle Cambrian of Avalonia, Baltica and West Gondwana; future work will evaluate the *Ceratocystis* affinities of this material and consider the palaeobiology of the genus in greater detail.

Acknowledgements

We thank Devashish Fuloria and Richard Hamilton (Imperial College London) for XMT analysis and Isabel Pérez (Universidad de Zaragoza) for preparing the photographs used in Fig. 4. We also thank Eladio Liñán (Universidad de Zaragoza) and Mark D. Sutton (Imperial College London) for supervision and comments. Imran A. Rahman acknowledges the Natural Environment Research Council (NER/S/A/2005/13593) and Samuel Zamora the Gobierno de Aragón and CAI (European Program) for financial support. This work is a contribution to the Project Consolíder MURERO number CGL2006-12975/BTE from MEC of Spain-FEDER-EU and Grupo Consolidado E-17 from Gobierno de Aragón.

CAPÍTULO 8: CONCLUSIONES

- En esta tesis se han estudiado equinodermos cámbricos de 12 localidades diferentes de las cuales 9 pertenecen a las Cadenas Ibéricas y 3 a la Zona Cantábrica. Se han levantado un total de 7 secciones estratigráficas que han sido muestreadas en detalle. En total se han localizado 50 niveles en los que se han hallado equinodermos articulados (Echinoderm-Lagerstätten) que han podido ser clasificados.

- En el Cámbrico medio de las Cadenas Ibéricas se han estudiado niveles con equinodermos en el Grupo Mesones (Formaciones Mansilla y Murero) y Grupo Acón (Formaciones Borobia y Valtorres) en un intervalo, que según las faunas de trilobites, abarca desde el Leoniense hasta el Furongiense. Sin duda se trata de uno de los registros más completos del mundo.

- En el Cámbrico medio de la Cordillera Cantábrica se han localizado equinodermos principalmente en el Miembro Genestosa de la Formación Oville. Su diacronía ha permitido estudiar faunas de equinodermos con edades que van del Caesaraugustiense inferior hasta el Languedociense inferior.

- Se presenta un cuadro bioestratigráfico con la distribución conjunta de los taxones de equinodermos registrados en el Cámbrico medio de las Cadenas Ibéricas y la Zona Cantábrica, con una resolución a nivel de subpiso. Esta distribución se comparan con las conocidas en Francia y otras áreas mediterráneas. Queda claro que los equinodermos de España y Francia están muy relacionados, aunque las máximas diversidades en ambas regiones no son coincidentes, así esta máxima diversidad en España se produce en el Caesaraugustiense superior y Languedociense inferior, mientras que en Francia ocurre en el Languedociense medio. Esta diferencia se atribuye a cuestiones faciales.

- Se han reconocido un total de 5 clases diferentes de equinodermos. La Clase cincta, eocrinoidea, edrioasteroidea, ctenocystoidea y stylophora. De todas ellas dos (ctenocystoidea, edrioasteroidea) son totalmente nuevas en nuestro país. De la clase stylophora sólo se habían publicado hasta el momento placas aisladas, pero se han reconocido ejemplares completos en tres niveles distintos.

- De la Clase Cincta se han reconocido un total de 8 géneros y 16 especies: *Protocinctus mansillaensis* n. g. n. sp., *Sotocinctus ubaghsi*, *Asturicystis jaeckeli*, *Asturicystis* sp., *Gyrocystis mureroensis* n. sp., *G. platessa*, *G. testudiformis*, *G. badulesiensis*,

G. erecta, *Gyrocystis* sp. L, *Gyrocystis* n. sp. A, *Elliptocinctus barrandei*, *Sucocystis theroensis*, *Sucocystis* sp. M, *Lignanicystis barriosensis*, *Undatacinctus melendezi*. De todos ellos tres géneros (*Protocinctus*, *Lignanicystis* y *Undatacinctus*) y tres especies (*P. mansillaensis*, *G. mureroensis* y *L. barriosensis*) son nuevos y otras dos (*E. barrandei*, *S. theroensis*) se citan por primea vez en España.

- De la Clase Eocrinoidea se han reconocido un total de 4 géneros y 8 especies: *Gogia parsleyi* n. sp., *Gogia gondi*, *Gogia* sp. A, *Gogia* sp. B, *Tabladocrinus moncayensis* n. g. n. sp., *Tabladocrinus* sp., *Ubaghsicystis segurae* y *Eocystites* sp. De todos ellos un género (*Tabladocrinus*) y dos especies (*T. moncayensis*, *G. parsleyi*) son nuevos. *G. gondi* se cita por primea vez en España.

- La Clase Edriostaroidea se describe por primera vez en nuestro país a partir del taxón *Cambraster* cf. *tastudorum*, este género se reconoce además en Francia y Australia. De esta clase se han reconocido otros tres taxones: *C. cannati*, Edriosteroidea indet. y Edrioasteroidea n. gen. n. sp.

- Se citan por primera vez ejemplares articulados de la Clase Stylophora en España, que pertenecen al Orden Cornuta. Se han reconocido dos géneros, *Ceratocystis* sp. y otro en nomenclatura abierta.

- Se reconoce por primera vez la Clase Ctenocystoidea en nuestro país. Sus restos son muy escasos y se localizan tanto en la Zona Cantábrica como en las Cadenas Ibéricas. De momento los dos taxones reconocidos están en nomenclatura abierta.

- Un estudio morfo-funcional del opérculo de los cincta muestra que a lo largo de la historia evolutiva del grupo aparecen estructuras relacionadas con un movimiento muy eficaz. Al comparar estas estructuras con las observadas en otros cincta más antiguos se concluye que todas estas características son seguramente apomorfías dentro de la Clase Cincta.

- El estudio de ejemplares muy bien conservados (ej. *Lignanicystis barriosensis*) confirma que los cincta poseían hasta cuatro tipos diferentes de aberturas en la teca, que se interpretan como boca, ano, abertura atrial (porta) y epispiras. La morfología de este cincta, permite interpretar que algunos taxones vivían en zonas de alta energía y se alimentaban captando partículas en suspensión, que removían flujos de agua que pasaban debajo de la cara ventral. La asimetría de este taxón sugiere una convergencia con otro grupo de carpoideos, los estilóforos cornuta.

- Se aplica el estudio de microtomografía computerizada por primera vez a un cincta procedente del Leoniense superior de Purujosa (Cámbrico medio, Cadenas Ibéricas). *Protocinctus mansillaensis* n. gen. n. sp. es el Cincta más antiguo conocido, por lo que sus características son muy importantes para reconstruir la filogenia de este grupo. El estudio microtomográfico muestra que *Protocinctus* introducía una parte importante de la estela dentro del sedimento para estabilizarse. Una depresión central en el interior de la teca, sugiere la posición de la faringe interna en estos organismos. Los cincta fueron un grupo

de equinodermos primitivos previos a la adquisición de la simetría radial. Muchas de sus características son comunes a otro grupo de carpoideos, los ctenocystoideos. Estudiando ambos grupos se deduce que algunas características (sistema vascular acuífero par, faringe interna perforada, alimentación faríngea) son comunes a los deuteróstomos más primitivos.

- Se inspeccionan las relaciones filogenéticas de los cincta con otros grupos de equinodermos. Tras descartar que puedan tratarse de hemicordados primitivos o de equinodermos blastozoos derivados, se concluye que son un grupo de equinodermos primitivo previo a la adquisición de la simetría radial.

- Se realiza el primer análisis cladístico sobre la Clase Cincta. Las relaciones filogenéticas muestran tres clados principales y dos taxones basales. El clado Gyrocystidae está formado por *Gyrocystis* y *Progyrocystis*. Un segundo clado, lo forman *Protocinctus*, *Ludwigicinctus*, *Sucocystis*, *Lignanicystis* y *Elliptocinctus*. En la base de este clado aparece *Protocinctus*. En este análisis, el género *Sucocystis* se muestra como parafilético, por lo que se propone un género nuevo para soslayar este problema, *Undatacinctus*, que estaría constituído por *U. undata*, *U. melendezi* y *U. quadricornuta*. *Elliptocinctus* y *Lignanicystis* forman un clado independiente dentro de los Sucocystidae. El tercer clado lo formarían los géneros *Trochocystites* y *Trochocystoides*. *Sotocinctus* se muestra fuera de los tres clados, siendo más derivado que los Trochocystitidae pero como grupo hermano de los Gyrocystidae+Sucocystidae.

Se presenta una nueva clasificación de los cincta, basada en este análisis, que reconoce tres familias (Gyrocystidae, Sucocystidae, Trochocystitidae) y dos géneros no incluidos en ellas (*Sotocinctus*, *Asturicystis*).

BIBLIOGRAFÍA

Aceñolaza, G. F. 1999. *Macrocystella*? *durandi* sp. nov. (Echinodermata, Rhombifera) y el registro del género *Macrocystella* en la cuenca cambro-ordovícica del norte argentino. *Acta Geológica Hispánica*, **34**, 89-101.

Aliaga, A. 1968. *Geologische untersuchungen in den Osrlichen Iberischen ketten nördlichdes río Jalón (Zaragoza, Spanien)*. Inaugural-Dissertation, Universität Münster, 99 pp. (inédito).

Álvaro, J. J. 1994. El Cámbrico Inferior terminal y Medio de las Cadenas Ibéricas. Bioestratigrafía y Paleogeografía. Tesis Doctoral, Universidad de Zaragoza, 215 pp. (inédito)

Álvaro, J. J. 1995. Propuesta de una nueva unidad litoestratigráfica para el Cámbrico Medio-Superior de las Cadenas Ibéricas (NE España): el Grupo Acón. *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural (Sección Geológica)*, **90**, 95-106.

Álvaro, J. J. and Colchen, M. 2002. Earliest Ordovician pelmatozoan holdfasts from western Europe: the *Oryctoconus* problem revisited. *Eclogae geologicae Helvetiae*, **95**, 451-459.

Álvaro, J. J. and Vennin, E. 1996. The Middle-Upper Cambrian transition in the Iberian Chains (NE Spain). An integrated approach. *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia*, **102**, 341-352.

Álvaro, J. J. and Vennin, E. 1997. Episodic development of Cambrian eocrinoid-sponge meadows in the Iberian Chains (NE Spain). *Facies*, **37**, 49-64.

Álvaro, J. J. et Vizcaïno, D. 1998. Révision biostratigraphique du Cambrien moyen du versant méridional de la Montagne Noire (Languedoc, France). *Bulletin de la Société géologique de France*, **169**, 233-242.

Álvaro, J. J. et Vizcaïno, D. 2002. Controverses géologiques sur le Cambro-Ordovicien de la Montagne Noire à l'aube du XXe siècle: les contributions de Jean Miquel (1859-1940). *Geodiversitas*, **24**, 725-752.

Álvaro, J. J., Liñán, E. y Pocoví, A. 1992. Un modelo alternativo al Anticlinal del Manubles (Cadena Ibérica Occidental). *Geogaceta*, **12**, 33-36.

Álvaro, J.J., Gozalo, R., Liñán, E. and Sdzuy, K. 1993. The palaeogeography of the northern Iberia at the Lower-Middle Cambrian transition. *Bulletin de la Société géologique de France*, **164**, 843-850.

Álvaro, J. J., Vizcaïno, D. and Vennin, E. 1999. Trilobite diversity patterns in the Middle Cambrian of southwestern Europe: a comparative study. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **151**, 241–254.

Álvaro, J. J., Lefebvre, B., Shergold, J. H. and Vizcaïno, D. 2001. The Middle-Upper Cambrian of the southern Montagne Noire. *Annales de la Société Géoloique du Nord*, 2ème série **8**, 205-211.

Álvaro, J. J., Elicki, O., Geyer, G., Rushton, A. W. A. and Shergold, J. H., 2003a. Palaeogeographical controls on the Cambrian trilobite immigration and evolutionary patterns reported in the western Gondwana margin. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **195**, 5-35.

Álvaro J. J., van Vliet-Lanoë B., Vennin E. and Blanc-Valleron M. M., 2003b. Lower Cambrian paleosols from the Cantabrian Mountains (northern Spain): a comparison with Neogene-Quaternary estuarine analogues. *Sedimentary Geology*, **163**,67–84.

Álvaro, J. J., Ferretti, F., González-Gómez, C., Serpagli, E., Tortello, M. F., Vecoli, M. and Vizcaïno, D. 2007. A review of the Late Cambrian (Furongian) palaeogeography in the western Mediterranean region, NW Gondwana. *Earth-Science Reviews*, **85**, 47-81.

Álvaro, J. J., Ezzouhairi, H., Ribeiro, M. L., Ramos, J. F. and Solá, A. R. 2008. Early Ordovician volcanism of the Iberian Chains (NE Spain) and its influence on preservation of shell concentrations. *Bulletin de la Société Géologique de France*, **179**, 569-581.

Aramburu, C. 1989. El Cambro-Ordovícico de la Zona Cantábrica (NO de España). Tesis Doctoral, Universidad de Oviedo, 530 pp. (inédito).

Aramburu, C. y García-Ramos, J. C. 1993. La sedimentación cambro-ordovícica en la Zona Cantábrica (NO de España). *Trabajos de Geología*, **19**, 45-73.

Aramburu, C., Truyols, J., Arbizu, M., Méndez Bedia, I., Zamarreño, I., García Ramos, J. C., Suárez de Centi, C. y Valenzuela, M. 1992. El Paleozoico Inferior de la Zona Cantábrica. En: *El Paleozoico Inferior de Ibero-América* (eds. J.C. Gutiérrez Marco, J. Saavedra e I. Rábano). Universidad de Extremadura, 397-421.

Aramburu, C., Méndez-Bedia, I., Arbizu, M. y García-López, S. 2004. La secuencia preorogénica. *In*: *Geología de España* (ed. J. A. Vera). Sociedad Geológica de España-Instituto Geológico y Minero de España, Madrid, 27-34.

Aramburu, C., Arbizu, M., Bernárdez, E., Gozalo, R., Gutiérrez-Marco, E. y Liñán, E. 2006. *Paleontología y estratigrafía del Paleozoico Inferior en Los Barrios de Luna*. XXII Jornadas de la Sociedad Española de Paleontología, 75 pp.

Arroyo, F. y Lara, R. 2002. Catálogo de las especies de equinodermos s.l. del Ordovícico español. *Coloquios de Paleontología*, **53**, 87-108.

Ausich, W. I. 1998. Early phylogeny and subphylum division of the Crinoidea (phylum Echinodermata). *Journal of Paleontology*, **72**, 499-510.

Bartels, C., Briggs D. E. G. and Brassel G. 1998. *The Fossils of the Hunsrück Slate. Marine Life in the Devonian*. Cambridge University Press, Cambridge, 323 pp.

Barrande, J. 1846. *Notice préliminaire sur le système silurien et les trilobites de Bohême*. Hirschfeld, Leipzig, 96 pp.

Barrande, J. 1859. État actuel des connaissances acquises sur la fauna primordiale. *Bulletin Societé Géologique de la France*, ser. 2eme, **16**, 516-546.

Barrande, J. 1868. Silurische Fauna aus der Umgebung von Hof in Bayern. *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontologie*, **1868**, 641-696.

Barrande, J. 1887. *Système Silurien du centre de la Bohème. Vol. VII. Classe des échinodermes, ordre des Cystidées*. Praga-Leipzig, 233 pp.

Barrois, C. 1882. Recherches sur les terrains anciens des Asturies et de la Galice. *Mémoires de la Société géologique du Nord*, **2**, 1-630.

Bassler, R. S. 1936. New species of American Edrioasteroidea. *Smithsonian Miscellaneous Collections* **95 (6)**, 33 pp.

Bather, F. A. 1899. A phylogenetic classification of the Pelmatozoa. *British Association for the Advancement of Science*, **68**, 916-923.

Bather, F. A. 1913. Caradocian Cystidea from Girvan. *Royal Society of Edinburgh, Transactions* XLIX, II (6), 359-521.

Bather, F. A. 1918. *Eocystis*, I. *Eocystites primaevus*. *The Geological Magazine*, (new series, decade 6) **5 (2)**, 49–56.

Bather, F. A. 1925. *Cothurnocystis*: a study in adaption. *Paläontologische Zeitschrift*, **7**, 1-15.

Bather, F. A. 1929. Une classe d'échinodermes sans trace de symétrie rayonnée. *Association française pour l'avancée des sciences*, 435-438.

Bather, F. A. 1930. A classe of Echinoderma without trace of radial symmetry. *Archivo Zoologico Italiano*, **14**, 431-439.

Bell, B. M. 1976. A study of North American Edrioasteroidea. *New York State Museum, Memoirs*, **1**, 447 pp.

Bell, B. M. and Sprinkle, J. 1978. *Totiglobus*, an unusual new edrioasteroid from the Middle Cambrian of Nevada. *Journal of Paleontology*, **52**, 243-266.

Berg-Madsen, V. 1986. Middle Cambrian cystoid (*sensu lato*) stem columnals from Bornholm, Denmark. *Lethaia*, **19**, 67-80.

Bergeron, J. 1888. Sur la présence de la faune primordiale (Paradoxidien) dans les environs de Ferrals-les-Montagnes (Hérault). I. Etude stratigraphique. II. Etude paléontologique (en collaboration avec M. Munier-Chalmas). *Comptes rendus de l'Académie des Sciences*, **106**, 375-377.

Bergeron, J. 1889. Etude géologique du Massif situé au sud du plateau central. *Annales de la Société Géologique du Nord*, **22**, 1-362.

Billings, E. 1858a. On the Asteriadae of the Lower Silurian rocks of Canada. *Geological Survey of Canada, Canadian Organic Remains*, **3**, 75-85.

Billings, E., 1858b. On the Cystideae of the Lower Silurian rocks of Canada. Figures and descriptions of Canadian organic remains. *Geological Survey of Canada*, **3**, 9-74.

Bonik, K., Gutmann, W. F. und Haude. 1978. Stachelhäuter mit Kiemen-Aparat: Der Beleg für die Ableitung der Echinodermen von Chordatieren. *Natur and Museum*, **108**, 211-214.

Bosch, W. J. van den 1969. Geology of the Luna Sil Region, Cantabrian Mountains (NW Spain). *Leidse Geologische Mededelingen*, **44**,137-225

Bottjer, D. J., Davidson, E. H., Peterson, K. J. and Cameron, R. A. 2006. Paleogenomics of echinoderms. *Science*, **314**, 956-960.

Bourlat, S. J., Juliusdottir, T., Lowe, C. J., Freeman, R., Aronowicz, J., Kirschner, M., Lander, E. S., Thorndyke, M., Nakano, H., Kohn, A. B., Heyland, A., Moroz, L. L., Copley, R. R. and Telford, M. J. 2006. Deuterostome phylogeny reveals monophyletic chordates and the new phylum Xenoturbellida. *Nature*, **444**, 85–88.

Brett, C.E. 1981. Terminology and functional morphology of attachment structures in pelmatozoan echinoderms. *Lethaia*, **14**, 343-370.

Brett, C. E., Moffat H. E. and Taylor W. L. 1997. Echinoderm taphonomy, taphofacies, and Lagerstätten. *Paleontological Society Papers*, **3**, 147–190.

Broadhead, T. W. 1982. Reappraisal of class Eocrinoidea (Echinodermata). In: *Echinoderms: Proceedings of the International Conference, Tampa Bay* (ed. J. M. Lawrence). A.A. Balkema, Rotterdam, 125-131.

Brock, G. A., Engelbretsen, M. J., Jago, J. B., Kruse, P. D., Laurie, J. R., Shergold, J. H., Shi, G. R. and Sorauf, J. E. 1990. Palaeobiogeographic affinities of Australian Cambrian faunas. In: *Palaeobiogeography of Australasian faunas and floras* (eds. A. J. Wright, G. C. Young, J. A. Talent and J. R., Laurie). *Association Australasian Paleontologits, Memoir*, **23**, 1-61.

Bruguière, J. G. 1791. *Tableau Encyclopédique et Méthodique des Trois Règnes de la Nature, contenant l'Helminthologie, ou les Vers Infusoires, les Vers Intestins, les Vers Mollusques, etc., Volume 7*. Panckoucke, Paris.

Cabibel, J., Termier, H. et Termier, G. 1959. Les échinodermes mésocambriens de la Montagne Noire (sud de la France). *Annales de Paléontologie*, **44**, 281-294.

Callaway, C. 1877. On a new area of Upper Cambrian rocks in South Shropshire, with a description of a new fauna. *Quarterly Journal of the Geological Society of London*, **33**, 652-672.

Cameron, C. B., Garey, J. R. and Swalla, B. J. 2000. Evolution of the chordate body plan: New insights from phylogenetic analyses of deuterostome phyla. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, **97**, 4469-4474.

Cameron, C. B. 2002. Particle retention and flow in the pharynx of the enteropneust worm *Harrimania planktophilus*: the filter-feeding pharynx may have evolved before the chordates. *Biological Bulletins*, **202**, 192–200.

Cameron, C. B. 2005. A phylogeny of the hemichordates based on morphological characters. *Canadian Journal of Zoology*, **83**, 196–215.

Capéra, J. C., Courtessole, R. et Pillet, J. 1978. Contribution à l'étude de l'Ordovicien inférieur de la Montagne Noire. Biostratigraphie et révision des Agnostida. *Annales de la Société Géologique du Nord*, **98**, 67-88.

Carls, P. 1983. La Zona Asturoccidental-Leonesa en Aragón y el Macizo del Ebro como prolongación del Macizo Cantábrico. In: *Libro Jubilar de J. M. Ríos, Tomo III: Contribuciones sobre temas generales* (coor. J. A. Comba). Instituto Geológico y Minero de España, Madrid, 11-32.

Carpenter, P. H. 1891. On certain points in the morphology of the Cystidea. *Journal of the Linnean Society, Zoology*, **14**, 1-52.

Caster, K. E. 1968. Homoiostelea. In: *Treatise on Invertebrate Paleontology. Part S, Echinodemata 1 (2)* (ed. R. C. Moore). The University of Kansas and the Geological Society of America, S581–S623.

Cavalier-Smith, T. 2006. Rooting the tree of life by translation analyses. *Biology Direct*, **1**, 19 pp.

Craske, A. J. and Jefferies, R. P. S. 1989. A new mitrate from the Upper Ordovician of Norway and a new approach to subdividing a plesion. *Palaeontology*, **32**, 69–99.

Chauvel, J. 1969. Les échinodermes macrocystellides de l'Anti-Atlas marocain. *Bulletin de la Société géologique et minéralogique de Bretagne*, **C 1**, 21-32.

Chauvel, J. 1978. Compléments sur les échinodermes du Paléozoïque inférieur marocain (diploporites, éocrinoïdes, édrioastéroïdes). *Notes de Service géologique du Maroc*, **272**, 27-78.

Chauvel, J. et Regnault, S. 1986. Variabilité du genre *Rhopalocystis* Ubaghs, éocrinoïde du Trémadocien de l'Anti-Atlas marocain. *Geobios*, **19**, 863-870.

Clausen, S., 2004a. *Les communautés non-récifales à échinodermes et éponges de la transition Cambrien inférieur-moyen dans la région méditerranéenne orientale*. PhD thesis, Université de Lille 1, 341 pp. (inédito).

Clausen, S., 2004b. New Early Cambrian eocrinoids from the Iberian Chains (NE Spain) and their role in nonreefal benthic communities. *Eclogae geologicae Helveticae*, **97**, 371-379.

Clausen, S. and Smith, A. B. 2005. Palaeoanatomy and biological affinities of a Cambrian deuterostome (Stylophora). *Nature*, **438**, 351-354.

Clausen, S. and Smith, A. B. 2008. Stem structure and evolution in the earliest pelmatozoan echinoderms. *Journal of Paleontology*, **82**, 737-748

Colchen, M. and Ubaghs, G., 1969. Sur des restes d'échinodermes(?) du Cambro-Ordovicien de la Sierra de la Demanda (Burgos-Logroño, Espagne). *Bulletin de la Société géologique de France*, 7éme ser. **11**, 649-654.

Compte, P., 1937. La série cambrienne et silurienne du Léon (Espagne). *Comptes rendus de l'Académie des Sciences Paris*, **202**, 604–606.

Compté, P., 1938. La succession lithologique de formations cambriennes du León. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences Paris*, **204**, 181-183.

Compté, P., 1959. Recherches sur les terrains anciens de la Cordillère Cantabrique. *Memorias del Instituto Geológico y Minero de España*, **60**, 1-440.

Conway Morris, S. and Robison, R. A. 1986. Middle Cambrian priapulids and other soft-bodied fossils from Utah and Spain. *University of Kansas Paleontological Contributions*, **117**, 1-22.

Courjault-Radé, P., Debrenne, F. and Gandin, A. 1992. Paleogeographic and geodynamic evolution of the Gondwana continental margins during the Cambrian. *Terra Nova*, **4**, 657-667.

Courtessole, R., 1973. *Le Cambrien Moyen de la Montagne Noire. Biostratigraphie*. Imprimerie d'Oc, Toulouse, 248 pp.

Courtessole, R. et Pillet, J. 1975. Contribution à l'étude des faunes trilobitiques de l'Ordovicien inférieur de la Montagne Noire. Les Eulominae et les Nileidae. *Annales de la Société Géologique du Nord*, **95**, 251-72.

Crimes, T. P., Legg, I., Marcos, A. and Arboleya, M. L., 1977. Late Precambrian–low Lower Cambrian trace fossils from Spain. In: Crimes, T.P. and Harper, J.E. (eds.), Trace Fossils. *Geological Journal, Special Publication*, **9**, 91–138.

Cripps, A. P. 1988. A new species of stem-group chordate from the Upper Ordovician of northern Ireland. *Palaeontology*, **31**, 1053-1077.

Cripps, A. P., 1989a. A new stem-group chordate (Cornuta) from the Llandeilo of Czechoslovakia and the cornute-mitrate transition. *Zoological Journal of the Linnean Society*, **96**, 49-85.

Cripps, A. P. 1989b. A new genus of stem chordate (Cornuta) from the Lower and Middle Ordovician of Czechoslovakia and the origin of bilateral symmetry in the chordates. *Geobios*, **22**, 215-245.

Cripps, A. P., 1990. A new stem-craniate from the Ordovician of Morocco and the search for the sister group of the Craniata. *Zoological Journal of the Linnean Society*, **100**, 27–71.

Cripps, A. P. 1991. A cladistic analysis of the cornutes (stem chordates). *Zoological Journal of the Linnean Society*, **102**, 333–366.

Cripps, A. P. and Daley, P. E. J. 1994. Two cornutes from the Middle Ordovician (Llandeilo) of Normandy, France, and a reinterpretation of *Milonicystis kerfornei. Palaeontographica (A)*, **232**, 99-132.

Cuénot, L. 1953. Classe des hétérostélés. In: *Traité de paléontologie. Vol. 3* (ed. J. Piveteau). Masson, Paris, 599-606.

Daley, P. E. J. 1992a. Two new cornutes from the Lower Ordovician of Shropshire and southern France. *Palaeontology*, **35**, 127–148.

Daley, P. E. J., 1992b. The anatomy of the solute *Girvanicystis batheri* (?Chordata) from the Upper Ordovician of Scotland and a new species of Girvanicystis from the Upper Ordovician of south Wales. *Zoological Journal of the Linnean Society*, **105**, 353–375.

David, B., Lefebvre, B., Mooi, R. and Parsley, R. 2000. Are homalozoans echinoderms? An answer from the extraxial-axial theory. *Paleobiology*, **26**, 529-555.

Davis, G. R. and Wong, F. S. L. 1996. X-ray microtomography of bones and teeth. *Physiological Measurements*, **17**, 121-146.

Dawson, J. W. 1868. *Acadian Geology. The geological structure, organic remains and mineral resources of Nova Scotia, New Brunswick, and Prince Edward Island*, 2nd ed. Macmillan, London, xxvi+694 pp.

Dean, J. and Smith, A. B. 1998. Palaeobiology of the primitive pelmatozoan echinoderm *Cardiocystites*. *Palaeontology*, **41**, 1183-1194.

Dean, W. T. 2006. Cambrian stratigraphy and trilobites of the Samur Dağ area, south of Hakkâri, southeastern Turkey. *Turkish Journal of Earth Sciences*, **15**, 225–257.

Debrenne, F., Kruse, P. D. and Zhuravlev A. Y. 2002. Class Archaeocyatha Bornemann. *In*: *Systema Porifera. A guide to the classification of sponges,vol. 2* (eds. J. N. A. Hooper and R. W. M. Van Soest), New York, Kluwer Academic/Plenum Publishers, 1539-1692.

Dehm, R. 1932. Cystoideen aus dem rheinischen Unterdevon. *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontologie*, *Beilagen-Band, Abteilung A*, **69**, 63–93.

Dehm, R. 1934. Untersuchungen an Cystoideen des rheinischen Unterdevons. *Sitzungsberichte der mathematisch-naturwissenschaftlichen Abteilung der Bayerischen Akademie der Wissenschaften zu München für* **1934**, 19–43.

Delsuc, F., Brinkmann, H., Chourrot, D. and Philippe, H. 2006. Tunicates and not cephalochordates are the closest living relatives of the vertebrates. *Nature*, **439**, 965–968.

Dereims, A. 1898. Recherches geologiques dans le Sud de l'Aragón. *Ann. Hébert*, **2**, 199 pp.

Derstler, K. 1979. Biogeography of the stylophoran carpoids (Echinodermata). *In*: *Historical Biogeography, Plate Tectonics and the Changing Environment* (eds. J. Gray and A. J. Boucot). Oregon State University Press, Corvallis, 91–104.

Dies Álvarez, M. E. 2004. *Bioestratigrafía y Paleoecología de la Formación Valdemiedes (límite Cámbrico Inferior-Medio) en las Cadenas Ibéricas*. Tesis Doctoral, Universidad de Zaragoza, 147 pp. (inédito).

Dies, M. E., Gozalo, R. y Liñán, E. 2004. Zonación del límite Bilbiliense-Leoniense (Formación Valdemiedes, Cámbrico Inferior-Medio) en las Cadenas Ibéricas. *Geo-Temas*, **6 (2)**, 283-286.

Donayre, F. M. 1873. Bosquejo de una descripción física y geológica de la Provincia de Zaragoza. *Memorias de la Comisión del Mapa Geológico de España*, **1**, 1-126.

Donovan, S. K. and Paul, C. R. C. 1982. Lower Cambrian echinoderm plates from Comley, Shropshire, England. *Geological Magazine*, **119**, 611-614.

Domínguez Alonso, 1999a. *Sistematica, Anatomia, Estructura y Función de Ctenocystoidea (Echinodermata Carpoidea del Paleozoico inferior)*. Tesis Doctoral. Universidad Complutense de Madrid. 538 pp.

Domínguez Alonso, P. 1999b. The early evolution of echinoderms: The class Ctenocystoidea and its closest relatives revisited. *In*: *Echinoderm Research 1998: Proceedings of the Fifth European Conference on Echinoderms, Milan, Italy, 7-12 September 1998* (eds. M. D. Candia Carnevali and F. Bonasoro). A. A. Balkema, Rotterdam, 263-268.

Domínguez Alonso, P., Jacobson A. G. and Jefferies R. P. S. 2002. Paired gill slits in a fossil with a calcite skeleton. *Nature*, **417**, 841–844.

Domínguez Alonso, P. and Jefferies, R. P. S. 2005. A Cladogram for the Deuterostomia based on molecular-biological and fossil evidence. *Abstracts of the 53rd symposium on vertebrate palaeontology and comparative anatomy*, 30.

Dornbos, S. Q. 2006. Evolutionary palaeoecology of early epifaunal echinoderms: Response to increasing bioturbation

levels during the Cambrian radiation. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **237**, 225-239.

Durham, J. W. 1978. A lower Cambrian eocrinoid. *Journal of Paleontology*, **52**, 195-199.

Dzik, J. and Orłowski, S. 1995. Primitive ctenocystoid echinoderm from the earliest Middle Cambrian of Poland. *Annales de Paléontologie*, **81**, 17-35.

Elicki, O. 2006. Microbiofacies analysis of Cambrian offshore carbonates from Sardinia (Italy): environment reconstruction and development of a drowning carbonate platform. *Carnets de Géologie*, article **2006/01**. http://paleopolis.rediris.es/cg/CG2006_A01/.

Emig, C. C. and Gutiérrez-Marco, J. C. 1997. Signification des niveaux à lingulidés de la limite supérieure du Grès Armoricain (Ordovicien, Arénig, Sud-Ouest de l'Europe). *Geobios*, **30**, 481-495.

Erdtmann, B., Henningsmoen, G., Welsch, M. and Windolph, M. L. 1984. Fossiler frå Digermulhalvøya. *Ottar*, **146**, 10-30.

Fatka, O. and Kordule, V. 1984. *Acanthocystites* Barrande, 1887 (Eocrinoidea) from the Jince Formation (Middle Cambrian) of the Barrandian area. *Vestník Ústredního ústavu geologického*, **59**, 299-302.

Fatka, O. Kordule, V. 1985. *Etoctenocystis bohemica* gen. et sp. nov., new ctenocystoid from Czechoslovakia (Echinodermata, middle Cambrian). *Vestník Ústredního ústavu geologického*, **60**, 225-230.

Fatka, O. and Kordule, V. 1991. *Akadocrinus knizeki* sp. nov., gogiid eocrinoid from Czechoslovakia (Echinodermata, Middle Cambrian). *Vestník Ústredního ústavu geologického*, **66**, 239-243.

Fatka, O. and Kordule, V. 2001. *Asturicystis havliceki* sp. nov. (Echinodermata, Homostelea) from the Middle Cambrian of Bohemia (Barrandian area, Czech Republic). *Casopis Ceské Geologické Společnosti* (=*Journal of the Czech Geological Society*), **46**, 189-193.

Fatka, O. 2006. Biostratigraphy of the Jince Formation (Middle Cambrian) in the Příbram-Jince Basin: historical review. *Acta Universitatis Carolinae, Geologica*, **47**, 53–61.

Friedrich, W. P., 1993. Systematik und Funktionsmorphologie mittelkambrischer Cincta (Carpoidea, Echinodermata). *Beringeria*, **7**, 190 pp.

Friedrich, W. P. 1995. Neue Nachweise mittelkambrischer Cincta (Carpoidea, Echinodermata) aus Marokko, Sardinien und Süd-Wales. *Beringeria*, *Special Issue*, **2**, 255-269

Fortey, R. A. and Chatterton, B. D. E. 1988. Classification of the trilobite suborder Asaphina. *Palaeontology*, **33**, 529-576.

García-Bellido, D. C., Gozalo, R., Chirivella Martorell, J. B. and Liñán, E. 2007. The Demosponge genus *Leptomitus* and a new species from the Middle Cambrian of Spain. *Palaeontology*, **50**, 467-478.

Gee, H. 1996. *Before the Backbone: Views on the Origin of the Vertebrates*. Springer, 368 pp.

Gekker (Hecker), R. F. 1964. Klass Carpoidea, Karpoidei. *In*: *Osnovy Paleontologii* (ed. Yu. A. Orlov). Iglokozhie, gemikhordovye, pogonofory, i shchetinkochelyustnye, 23-28.

Geyer, G., 1990. Revised Lower to lower Middle Cambrian biostratigraphy of Morocco. *Newsletter on Stratigraphy*, **22**, 53–70.

Geyer, G. and Heinz W. 1997. Fränkisch-Thüringisches Schiefergebirge. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, **200**, 57–102.

Geyer, G. and Landing E. 2001. Middle Cambrian of Avalonian Massachusetts: stratigraphy and correlation of the Braintree trilobites. *Journal of Paleontology*, **75**, 116–135.

Geyer, G. and Landing, E., 2004. A unified Lower-Middle Cambrian chronostratigraphy for West Gondwana. *Acta Geologica Polonica*, **54**, 179–218.

Geyer, G. Elicki, O., Fatka, O. and Żylińska. A. 2008. Cambrian. *In*: *The Geology of Central Europe, Volume 1* (ed. T. McCann). Geological Society of London, 155–202.

Gil Cid, M. D., y Domínguez Alonso, P. 1995a. *Gyrocystis cruzae*, una nueva especie de Cincta (Echinodermata Carpoidea) del Cambrico Medio del Ferredal de Quintana (Asturias, España). *Boletín Geológico y Minero*, **106**, 517-531.

Gil Cid, M. D. y Domínguez Alonso, P. 1995b. Presencia de *Gyrocystis* Jaekel,1918 en el Cámbrico Medio de Zafra (Badajoz). *Revista de la Sociedad geológica de España*, **8**, 99-110.

Gil Cid, M. D. and Domínguez Alonso, P. 1998. 'Carpoidea' and Pelmatozoa from the Middle Cambrian of Zafra (SW Spain). *In*: Echinoderms (eds. R. Mooi and M. Telford). A.A. Balkema, Rotterdam, 93-98.

Gil Cid, M. D. y Domínguez Alonso, P. 1999. Diversidad de equinodermos y carpoideos en el Cámbrico Inferior y Medio de la Península Ibérica. *Coloquios de Paleontología*, **50**, 105–116.

Gil Cid, M.D. y Domínguez Alonso, P., 2002. *Ubaghsicystis segurae* nov. gen. y sp., nuevo Eocrinoide (Echinodermata) del Cámbrico Medio del Norte de España. *Coloquios de Paleontología*, **53**, 21-32.

Gil Cid, M. D., Domínguez Alonso, P., Cruz González, M. C. y Escribano Ródenas, M. 1996. Nuevo Macrocystellidae (Echinodermata, Cystoidea Rhombifera) para el Ordovícico español. *Estudios Geológicos*, **52**, 175-183.

Gill, E. D. and Caster, K. E. 1960. Carpoid echinoderms from the Silurian and Devonian of Australia. *Bulletins of American Paleontology*, **41**, 1-71.

Gislén, T. 1927. A new Spanish carpoid. *Arkiv för Zoologi*, **19 B**, 1-3.

Gislén, T. 1930. Affinities between the Echinodermata, Enteropneusta, and Chordonia. *Zoologiska Bidrag från Uppsala*, **12**, 199-304.

Gómez de Llarena, J. y Rodríguez Arango, C. 1948. Datos para el estudio geológico de la Babia Baja (León). *Boletín del Instituto Geológico y Minero de España*, **61**, 79-206.

Gozalo, R. 1995. El Cámbrico de las Cadenas Ibéricas. *In*: *Memorias de las IV Jornadas Aragonesas de Paleontología: "La expansión de la vida en el Cámbrico", Libro homenaje al Prof. Klaus Sdzuy* (eds. J. A. Gámez Vintaned y E. Liñán). Institución "Fernando el Católico", Zaragoza, 137-167.

Gozalo, R. y Liñán, E. 1988. Los materiales hercínicos de la Cordillera Ibérica en el contexto del Macizo Ibérico. *Estudios Geológicos*, **44**, 399-404.

Gozalo, R. and Liñán, E., 1997. Revision of the genus *Onaraspis* Öpik 1968 and its biostratigraphic and biogeographic significance. *Second International Trilobite Conference. Brock University, St. Catharines, Ontario, 22-25 August 1997. Abstracts with programs*, 24-25.

Gozalo, R., Álvaro, J. J., Liñán, E., Sdzuy, K. y Truyols, J. 1993. La distribucion de *Paradoxides* (*Acadoparadoxides*) *mureroensis* Sdzuy, 1958 (Cambrico Medio basal), y sus implicaciones paleobiogeograficas. *Cuaderno del Labratorio Xeoloxico de Laxe*, **18**, 217-230.

Gozalo, R., Mayoral, E., Gámez Vintaned, J. A., Dies, M. E. and Muñiz, F. 2003. A new occurrence of the genus *Tonkinella* in northern Spain and the Middle Cambrian intercontinental correlation. *Geologica Acta*, **1**, 121-126.

Gozalo R., Liñán E., Gámez Vintaned J. A. y Dies M. E. 2004. La transgresión cámbrica y sus fluctuaciones. *In*: *Geología de España* (ed. J. A. Vera). Sociedad Geológica de España-Instituto Geológico y Minero de España, Madrid, 471–473.

Gozalo R., Liñán E., Dies M. E., Gámez Vintaned J. A. and Mayoral, E. 2007. The Lower-Middle Cambrian boundary in the Mediterranean subprovince. *Geological Society of America, Special Paper*, **423**, 359–373.

Gozalo R., Liñán E., Gámez Vintaned J.A., Dies M. E., Chirivella J. B., Zamora S., Esteve J. and Mayoral E. 2008. The Cambrian of the Cadenas Ibéricas (NE Spain) and its Trilobites. *Cuadernos del Museo Geominero*, **9**, 137-151.

Gradstein, F. M., Ogg, J. G. and Smith, A. E. (eds) 2004. *A geologic time scale 2004*. Cambridge University Press, Cambridge. 610 pp.

Guensburg, T. E. and Sprinkle, J. 1994. Revised phylogeny and functional interpretation of the Edrioasteroidea based on new taxa from the Early and Middle Ordovician of western Utah. *Fieldiana* (*Geology*), *New Series*, **29**, 1-43.

Guensburg, T. E. and Sprinkle, J. 2003. The oldest known crinoids (Early Ordovician, Utah) and a new crinoid plate homology system. *Bulletins of American Paleontology*, **364**, 1-43.

Gutiérrez-Marco, J. C., Chauvel, J., Meléndez, B. and Smith, A. B. 1984. Los equinodermos (Cystoidea, Homalozoa, Stelleroidea, Crinoidea) del Paleozoico inferior de los Montes de Toledo y Sierra Morena (España). *Estudios Geológicos*, **40**, 421-253.

Havlíček, V. and Josopait, V. 1972. Articulate brachiopods from the Iberian Chains, northeast Spain (Middle Cambrian-Upper Cambrian-Tremadoc). *Neues Jahrbuch fuer Geologie und Palaeontologie. Abhandlungen*, **140**, 328-353.

Henningsmoen, G. 1958. Los trilobites de las capas de Saukianda. Cámbrico inferior, en Andalucia. *Estudios geológicos*, **14**, 251-271.

Hernández-Sampelayo, P. 1935. El Sistema Cambriano. Explicación del nuevo mapa geológico de España. *Memorias del IGME*, **1**, 291–518.

Hess, P. N. and De Moraes Russo, C. A. 2007. An empirical test of the midpoint rooting method. *Biological Journal of the Linnean Society*, **92**, 669-674.

Hicks, H. 1872. On some undescribed fossils from the Mendevian Group. *Quarterly Journal of the Geological Society of London*, **28**, pp. 173-185.

Holland, N. D. 1988. The meaning of developmental asymmetry for echinoderm evolution: a new interpretation. *In*: *Echinoderm Phylogeny and Evolutionary Biology* (eds. C. R. C. Paul and A. B. Smith). Clarendon Press, Oxford, 13–25.

Ivshin, N. K. 1962. *Verkhnekembriskie trilobity Kazakhstana, Chast 2. Seletinskiy gorizont Kuyandinskogo yarusa tsentral'nogo Kazakhstana*. Izdatel'stvo Institut Geologicheskikh Nauk, Akademiya Nauk Kazakhskoy SSR, Alma Ata, 1-412.

Jaekel, O. 1900. Über Carpoideen: eine neue Klasse von Pelmatozoen. *Zeitschrift der Deutschen Geologischen Gesellschaft*, **52**, 661-677.

Jaekel, O. 1918. Phylogenie und System der Pelmatozoen. *Paläontologische Zeitschrift*, **3**, 1-128.

Jago, J. B., 1973. Cambrian agnostid communities in Tasmania. *Lethaia*, **6**, 405-421.

Jefferies, R. P. S. 1969. *Ceratocystis perneri* – a Middle Cambrian chordate with echinoderm affinities. *Palaeontology*, **12**, 494-535.

Jefferies, R. P. S. 1986. The Ancestry of the Vertebrates. British Museum, Natural History, London, 376 pp.

Jefferies, R. P. S. 1990. The solute *Dendrocystoides scoticus* from the upper Ordovician of Scotland and the ancestry of chordates and echinoderms. *Palaeontology*, **33**, 631-679.

Jefferies, R. P. S. 1991. Two types of bilateral symmetry in the Metazoa: chordate and bilaterian. *In*: *Biological Asymmetry and Handedness* (eds. G. R. Bock and J. Marsch). John Wiley and Sons, Chichester, 94-127.

Jefferies, R. P. S. 1997. How chordates and echinoderms separated from each other and the problem of dorso-ventral inversion. *In*: *Geobiology of Echinoderms* (eds. J. A. Waters and C. G. Maples). *The Paleontological Society Papers*, **3**, 249–266.

Jefferies, R. P. S. 2001. The origin and early fossil history of the chordate acustico-lateralis system, with remarks on the reality of the echinoderm–hemichordate clade. *In*: *Major events in Early Vertebrate Evolution* (ed. P. E. Ahlberg). Taylor & Francis, London, 40–66.

Jefferies, R. P. S., Brown, N. and Daley, P. 1996. The early phylogeny of chordates and echinoderms and the origin of chordate left-right asymmetry and bilateral symmetry. *Acta Zoologica*, **77**, 101-122.

Jell, P. A. 1990. Trilobita. In: *Early Cambrian fossils from South Australia* (Bengtson, S., Conway Morris, S., Cooper, B. J., Jell, P. A. and Runnegar, B. N.). *Association Australasian Paleontologits*, *Memoir*, **9**, 257-322.

Jell, P. A., Burrett, C. F. and Banks, M. R. 1985. Cambrian and Ordovician echinoderms from eastern Australia. *Alcheringa*, **9**, 183-208.

Josopait, V. 1970. Trilobiten-Funde im Tremadoc der Iberischen Ketten (NE-Spanien). *Neues Jahrbuch fuer Geologie und Palaeontologie. Abhandlungen*, Mh. **1970**, 127-128.

Josopait, V. 1972. Das Kambrium und das Tremadoc von Ateca (Westliche Iberische Ketten, NE-Spanien). *Münstersche Forschungen zur Geologie und Paläontologie*, **23**, 1-121.

Julivert, M. 1968. "La ventana del río Monasterio y la terminación meridional del manto del Ponga". *Trabajos de Geología*, **1**, año 1967, 59-76.

Julivert, M., Fontbote, J. M., Ribeiro, A. y Nabais Conde, L. E. 1972. *Mapa Tectónico de la Península Ibérica y Baleares. 1:1.000.000*. Instituto Geológico y Minero de España, Madrid, 113 pp.

Kesling, R. V. 1967. Cystoids. *In*: *Treatise on Invertebrate Paleontology. Part S, Echinodemata 1 (1)* (ed. R. C. Moore). The University of Kansas and the Geological Society of America, S85–S267.

Ketcham, R. A. and Carlson, W. D. 2001. Acquisition, optimization and interpretation of X-ray computed tomographic imagery: applications to the geosciences. *Computers and Geosciences,* **27**, 381-400.

Kim, D. H., Westrop, S. R. and Landing, E. 2002. Middle Cambrian (Acadian Series) conocoryphid and paradoxidid trilobites from the upper Chamberlain's Brook Formation, Newfoundland and New Brunswick. *Journal of Paleontology*, **76**, 822–842.

Kirk, E. 1911. The structure and relationships of certain eleutherozoic pelmatozoa, *Proceedings of the U.S. National Museum*, **41**, 1-137.

Klein, J. T. 1734. *Naturalis dispositio echinodermatum. Accessit lucubratiuncula de aculeis echinorum marinorum, cum spicilegio de belemnitis*. Gedani, Schreiber, 79 pp.

Kobayashi, T. 1935. The Cambro-Ordovician faunas of South Chosen. Palaeontology, Part III. Cambrian faunas of South Chosen with a special study of the Cambrian trilobite genera and families. *Journal of the Faculty of Science, Imperial University of Tokyo,* **2**, 49-344.

Kruse, P. D. and Zhuravlev, A. Y. 2008. Middle-Late Cambrian *Rankenella-Girvanella* reefs of the Mila Formation, northern Iran. *Canadian Journal of Earth Sciences*, **45**, 619-639.

Lake, J. A., Herbold, C. W., Rivera, M. C. Servin, J. A. and Skophammer, R. G. 2007. Rooting the Tree of Life using nonubiquitous genes. *Molecular Biology and Evolution*, **24**, 130-136.

Lefebvre, B. 2000. A new mitrate (Echinodermata, Stylophora) from the Tremadoc of Shropshire (England) and the origin of the Mitrocystitida. *Journal of Paleontology*, **74**, 890-906.

Lefebvre, B. 2003. Functional Morphology of Stylophoran Echinoderms. *Palaeontology*, **46**, 511-555.

Lefebvre, B. 2007. Early Palaeozoic palaeobiogeography and palaeoecology of stylophoran echinoderms. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **245**, 156-199.

Lefebvre, B. and Fatka, O. 2003. Palaeogeographical and palaeoecological aspects of the Cambrian-Ordovician radiation of echinoderms in Gondwanan Africa and peri-Gondwanan Europe. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **195**, 73-97.

Lefebvre, B. and Vizcaïno, D. 1999. New Ordovician cornutes (Echinodermata, Stylophora) from Montagne Noire and Brittany (France) and a revision of the order Cornuta Jaekel 1901. *Geobios*, **32**, 421-458.

Lefebvre, B., Eble, G., Navarro N. and David B. 2006. Diversification of atypical Palaeozoic echinoderms: a quantitative survey of patterns of stylophoran disparity, diversity, and geography. *Paleobiology*, **32**, 483–510.

Le Menn, J. 1985. Les crinoïdes du Dévonien inférieur et moyen du Massif Armoricain. Systématique - Paléobiologie - Evolution - Biostratigraphie. *Memoires de la Société Géologique et Minéralogique de Bretagne*, **30**, 1-268.

Lin, J. P., Ausich, W. I., Zhao, Y. L. and Peng, J. 2008. Taphonomy, palaeoecological implications, and colouration of Cambrian gogiid echinoderms from Guizhou Province, China. *Geological Magazine*, **145**, 17-36.

Linnarsson, J. G. O. 1883. De undre Paradoxideslagren vid Andrarum. Sveriges *Geologiska Undersökning*, ser. C **54**, 1-48.

Liñán, E. 1983. Una nueva hipótesis sobre le estructura geológica del basamento al NE de la Península Ibérica. *V Asamblea Nacional de Geodesia y Geofísica. Resúmenes*, 283.

Liñán, E. 1995. Una aproximación a los ecosistemas marinos cámbricos. In: *La expansión de la vida en el Cámbrico* (Eds. J. A. Gámez-Vintanez y E. Liñán). Institución «Fernando el Católico», Zaragoza, 27-48.

Liñán, E. y Gozalo, R. 1986. Trilobites del Cámbrico Inferior y Medio de Murero (Cordillera Ibérica). *Memorias del Museo Paleontológico de la Universidad de Zaragoza*, **2**, 104 pp.

Liñán, E. y Gozalo, R. 1999. La historia del conocimiento paleontológico del yacimiento de Murero, Cámbrico Inferior alto - Cámbrico Medio (provincia de Zaragoza). *Temas Geológico-Mineros ITGE*, **26**, 83-88.

Liñán, E. and Mergl, M. 2001. Lower and Middle Cambrian brachiopods from the Iberian Chains and Sierra Morena (Spain). *Revista Española de Paleontología*, **16**, 317-337.

Liñán, E. y Sdzuy, K. 1993. Rasgos paleogeográficos del Cámbrico Inferior y Medio del Norte de España. *Cuadernos del Laboratorio Xeolóxico de Laxe*, **18**, 189-215.

Liñán, E. and Tejero, R. 1988. Las formaciones precámbricas del antiforme de Paracuellos (Cadenas ibéricas). *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural. Sección geológica*, **84**, 39-49.

Liñán, E., Gozalo, R., Gámez Vintaned, J. A. y Álvaro, J. J. 1992. Las formaciones del Grupo Mesones (Cámbrico Inferior-Medio) en las Cadenas Ibéricas. *III Congreso Geológico de España y VIII Congreso Latinoamericano de Geología, Salamanca, Actas*, **1**, 517-523.

Liñán, E., Perejón, A. and Sdzuy, K. 1993. The Lower-Middle Cambrian stages and stratotypes from the Iberian Peninsula: a revision. *Geological Magazine*, **130**, 817-833.

Liñán, E., Villas, E., Gámez Vintaned, J. A., Álvaro, J., Gozalo, R., Palacios, T. y Sdzuy, K. 1996. Síntesis paleontológica del Cámbrico y Ordovícico del Sistema Ibérico (Cadenas Ibéricas y Cadenas Hespéricas). *Revista Española de Paleontología*, **Número extraordinario**, 21-32.

Liñán, E., Gozalo, R., Palacios, T., Gámez Vintaned, J.A., Ugidos, J.M. and Mayoral, E. 2002. Cambrian. *In*: *The Geology of Spain* (Eds. W. Gibbons and T. Moreno). The Geological Society, London, 17-29.

Liñán, E., Gámez Vintaned, J. A., de San José, M. A. y Tejero, R. 2004. El sustrato prepaleozoico. *In*: *Geología de España* (ed. J. A. Vera). Sociedad Geológica de España-Instituto Geológico y Minero de España, Madrid, 470-471.

Liñán, E., Gozalo, R., Dies, M. E., Gámez Vintaned, J. A., Mayoral, E., Chirivella, J., Esteve, J., Zamora, S., Zhuravlev, A. Y. and Andrés, J. A. 2008. *Post-Conference Field Trip. Lower and Middle Cambrian trilobites of selected localities in Cadenas Ibéricas (NE, Spain). Fouth International Trilobite Conference, Trilo 08. Toledo, Spain, 2008*. Universidad de Zaragoza, 52 pp.

Loi, A., Pillola, L. and Leone, F. 1995. The Cambrian and Early Ordovician of south-western Sardinia. *Rediconti del Seminario della Facoltà di Scienze dell´Univeristà diCagliari*, **suppl. 65**, 63-71.

Lotze, F. 1929. Stratigraphie und Tektonik des Keltiberischen Grundgebirges (Spanien). *Abhandlungen der Gesellschaft der Wissenschaften zu Göttingen, mathematisch-physikalische Klasse*, neue Folge, **14 (2)**, 1-320.

Lotze, F. 1945. Zur Gliederung des Varisciden der Iberischen Meseta. *Geotektonische Forschungen,* **6**,78-92.

Lotze, F. 1958. Zur Stratigraphie des spanischen Kambriums. *Geologie*, **7**, 727-750.

Lotze, F. 1961. Das Kambrium Spaniens. Teil I: Stratigraphie. *Akademie der Wissenschaften und der Literatur, Abhandlungen der mathematisch-naturwissenschaftlichen Klasse*, **1961** (6), 283-498.

Maddison, D. R. and Maddison, W. P. 2000. MacClade 4.0. [Computer programme and documentation]. Sinauer Associates, Sunderland, Maas.

Mallada, L. 1875. Sinopsis de las especies fósiles que se han encontrado en España. Sistema Siluriano. *Boletín de la Comisión del Mapa Geológico de España*, **2**, 1-161.

Mallada, L. y Buitrago, J. 1878. La fauna primordial a uno y otro lado de la Cordillera Cantábrica. *Boletín de la Comisión del Mapa Geológico de España*, **5**, 177-194.

Maire, E., Buffière, J. Y., Salvo, L., Blandin, J. J., Ludwig, W. and Létang, J. M. 2001. On the application of X-ray microtomography in the field of materials science. *Advanced Engineering Materials*, **3**, 539-546.

Martí Mus, M., 2002. The Ordovician cornute *Flabellicystis rushtoni* n. gen. n. sp. (Stylophora, Echinodermata) and its phylogenetic position within the group Cornuta. *Paläontologische Zeitschrift*, **76**, 99-116.

Martín Parra, L. M., Enrile Albir, A., González Lastra, J., Maymo Asses, A., Bardají, M. T., Corretjé Castañón, L. G., Brime, C., Bea, F., Gutiérrez-Marco, J. C., Lorenzo Arias, P., Palacios Medrano, T., Pérez-Estaún, A., Aramburu Higuera, C. and García Ramos, J. C. 1989. Mapa y Memoria explicativa de la Hoja nº 128 (Riello) del Mapa Geológico de España E 1:50.000 (2ª serie MAGNA). *Instituto Tecnológico GeoMinero de España, Madrid*, 1-119.

McKerrow, W. S., Scotese, C. R. and Brasier, M. D. 1992. Early Cambrian continental reconstructions. *Journal of the Geological Society*, **149**, 599-606.

Meléndez, B. 1944a. Nuevos datos para la estratigrafía del Paleozoico aragonés. *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural*, **42**, 129-150.

Meléndez, B. 1944b. Contribución al estudio del Paleozoico aragonés. *Trabajos del Instituto de Ciencias Naturales "José de Acosta", Serie Geológica*, **3 (1)**, 149 pp.

Meléndez, B. 1952a. Consideraciones de: Gislen, T., Un Carpoideo Nuevo de España. *Publicaciones extranjeras sobre Geología de España*, **6**, 190-191.

Meléndez, B. 1952b. Los Carpoideos de España. *Las Ciencias*, **17**, 497-516.

Meyer, D. 1979. Length and spacing of the tube feet in crinoids (Echinodermata) and their role in suspension-feeding. *Marine Biology*, **51**, 361-369.

Miquel, J. 1894. Note sur la géologie des terrains primaires du département de l´Hérault. Le Cambrien et l'Arenig. *Bulletin de la Société d'Etude des Sciences Naturelles de Béziers*, **17**, 5-36.

Monreal, L. N. 1879. Datos geológicos a cerca de la provincia de León, recogidos durante la campaña 1878 a 1879. *Boletín de la Comisión del Mapa Geológico de España*, **6**, 311-320.

Mooi, R. 2001. Not all written in stone: interdisciplinary syntheses in echinoderm paleontology. *Canadian Journal of Zoology*, **79**, 1209–1231.

Morzadec, P. 1967. Sur la présence du genre *Ancyrocrinus* Hall 1862 (crinoïde) dans le Dévonien moyen du Massif Armoricain. *Bulletin de la Société Géologique et Minéralogique Bretagne*, 26-32.

Nardin, E. 2006. A new species of *Gogia* from the Lower Cambrian of western Anti-Atlas (Morocco). *Journees G. Ubaghs, Biogeosciences, Université de Bourgogne. Dijon, Programme and Abstracts*, 49-50.

Nardin, E. 2007. New occurrence of the Ordovician eocrinoid *Cardiocystites*: Palaeogeographical and palaeoecological implications. *Acta Palaeontologica Polonica*, **52**, 17-26.

Nebelsick, J. H. 2004. Taphonomy of Echinoderms: A review. *In*: *Echinoderms Munich. Proceedings of the 11th International Echinoderm Meeting* (eds. Th. Heinzeller and J. H. Nebelsick). Taylor and Francis, Rotterdam. 471-478.

Nichols, D. 1972. The water-vascular system in living and fossil echinoderms. *Palaeontology*, **15**, 519-538.

Nixon, K. C. and Carpenter, J. M. 1993. On outgroups. *Cladistics*, **9**, 413-426.

Olmo, P., Hernández, A., Aragonés, E., Aguilar M. J. and Ramírez del Pozo, J. 1981. *Mapa y Memoria de la hoja nº381 (Illueca) del mapa geológico de España, escala 1:50000*. Instituto Geológico Minero de España, Madrid, 1-39.

Palacios, P. 1893. Reseña geológica de la región meridional de la provincia de Zaragoza. *Memorias de la Comisión del Mapa Geológico de España*, **19**, 112 pp.

Palacios, T. and Vidal, G. 1992. Lower Cambrian acritarchs from northern Spain: the Precambrian-Cambrian boundary and biostratigraphic implications. *Geological Magazine*, **129**, 421-436.

Palmer, A. R. 1998. A proposed nomenclature for stages and series for the Cambrian of Laurentia. *Canadian Journal of Earth Sciences*, **35**, 323-328.

Parga, J.R. y Luque, C. 1971. Las series del Cámbrico inferior y Eocámbrico en la Cordillera Cantábrica. *Boletín Geológico y Minero de España*, **82**, 310-320.

Parsley, R. L. 1970. Revision of the North American Pleurocystitidae (Rhombifera-Cystoidea). *Bulletins of American Paleontology*, **58**, 135–213.

Parsley, R.L. 1991. Review of selected North American mitrate stylophorans (Homalozoa: Echinodermata). *Bulletins of American Paleontology*, **100**, 5-57.

Parsley, R.L. 1997. The echinoderm classes Stylophora and Homoiostelea: non Calcichordata. *In*: *Geobiology of*

Echinoderms (eds. J. A. Waters and C. G. Maples). *The Paleontological Society Papers*, **3**, 225-248.

Parsley, R. L. 1999. The Cincta (Homostelea) as blastozoans. *In*: *Echinoderm Research* (eds. M.D. Candia Carnevali and F. Bonasoro). A. A. Balkema, Rotterdam, 369-375.

Parsley, R. L., 2002. Eocrinoids of the Middle Cambrian Kaili biota, Taijiang country, Guizhou, China. *The Geological Society of America. Science at the Highest level. Annual Meeting and Exposition. Abstracts with Programs*, 81.

Parsley, R. L. and Prokop, R. J. 2004. Functional morphology and palaeoecology of some sessile Middle Cambrian echinoderms from Barrandian region of Bohemia. *Bulletin of Geosciences*, **79**, 147-156.

Parsley R. L. and Zhao Y. 2006. Long-stalked eocrinoids in the basal Middle Cambrian Kaili Biota, Taijiang County, Guizhou Province, China. *Journal of Paleontology*, **80**, 1058-1071.

Patterson, C. 1994. Null or minimal models. *In*: *Models in phylogenetic reconstruction* (eds. R. W. Scotland, D. J. Siebert and D. M. Williams). Oxford, Clarendon Press, 173-192.

Paul, C. R. C. 1968. *Macrocystella* Callaway, the earliest glyptocystitid cystoid. *Palaeontology*, **11**, 580-600.

Paul C. R. C. 1984. British Ordovician cystoids, part 2. *Palaeontographical Society Monograph*, **136**, 65–152.

Paul, C. R. C. 1988. The phylogeny of the cystoids. In: Paul, C. R. C. and Smith, A. B. (eds.). Echinoderm Phylogeny and Evolutionary Biology: 199-213. Clarendon Press. Oxford.

Paul, C. R. C. and Smith, A. B. 1984. The early radiation and phylogeny of echinoderms. *Biological Review*, **59**, 443-481.

Peng, S. 2003. Chronostratigraphic Subdivision of the Cambrian of China. *Geologica Acta*, **1**, 135–144.

Peng, S. C. and Babcock, L. E. 2001. Cambrian of the Hunan-Guizhou region, South China. *Palaeoworld*, **13**, 3–51.

Pérez-Estaún, A., Bea, F., Bastida, F., Marcos, A., Martínez Catalán, J.R., Martínez Poyatos, D., Arenas, R., Díaz García, F., Azor, A., Simancas, J.F. and González Lodeiro, F. 2004. La Cordillera Varisca europea: El Macizo Ibérico. *In*: *Geología de España* (ed. J. A. Vera). Sociedad Geológica de España-Instituto Geológico y Minero de España, Madrid, 21-26.

Peterson, K. J. 1994. The origin and early evolution of the Craniata. In: *Major Features of Vertebrate Evolution* (eds. D. R. Prothero and R. M. Schoch). *Short Courses in Paleontology*, **7**, 14-37.

Peterson, K. J., 1995. A phylogenetic test of the calcichordate scenario. *Lethaia*, **28**, 25-38.

Philip, G. M. 1979. Carpoids—echinoderms or chordates? *Biological Reviews*, **54**, 439-471.

Pinna, M. C. C. de 1994. Ontogeny, rooting and polarity. *In*: *Models in phylogenetic reconstruction* (eds. R. W. Scotland, D. J. Siebert and D. M. Williams). Oxford, Clarendon Press, 157-172.

Prado, C. de, Verneuil, E. de and Barrande, J., 1860. Sur l'existence de la faune primordiale dans la chaîne cantabrique. *Bulletin de la Société géologique de France*, 2éme ser. **17**, 516-554.

Pompeckj, J. F., 1896. Die Fauna des Cambrium von Tejrovic und Skrej in Böhmen. *Jahrbuch der kaiserlich-königlichen geologischen Reichsanstalt*, **45** (año 1895), 495-614.

Prokop, R. J. and Petr, V. 1999. Echinoderms in the Bohemian Ordovician. *Journal of the Czech Geological Society*, **44**, 63-68.

Rahman, I. A. and Clausen S. in press. Re-evaluating the palaeobiology and affinities of the Ctenocystoidea (Echinodermata). *Journal of Systematic Palaeontology*.

Rahman, I. A. and Zamora, S. in press. The oldest cinctan carpoid (stem-group Echinodermata) and the evolution of the water vascular system. *Zoological Journal of the Linnean Society*.

Rahman, I. A., **Jefferies, R. P. S., Südkamp, W. H. and Smith, R. D. A. 2009.** Ichnological insights into mitrate palaeobiology. *Palaeontology*, **52**, 127-138.

Regnéll, G. 1945. Non-crinoid Pelmatozoa from the Paleozoic of Sweden. *Meddelanden från Lunds Geologisk-Mineralogiska Institution*, **108**, 1-255.

Richter, R. und Richter, E., 1940. Die *Saukianda*-Stufe von Andalusien, eine fremde Fauna im europäischen Ober-Kambrium. *Abhandlungen der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft*, **450**, 1-88.

Ritman, E. L. 2004. Micro-computed tomography—current status and developments. *Annual Review of Biomedical Engineering*, **6**, 185-208.

Robison, R. A. 1965. Middle Cambrian eocrinoids from western North America. *Journal of Paleontology*, **39**, 355-364.

Robison, R. A. and Pantoja-Alor, J. 1968. Tremadocian trilobites from the Nochixtlán region, Oaxaca, Mexico. *Journal of Paleontology*, **42**, 767-800.

Robison, R. A. and Sprinkle, J. 1969. Ctenocystoidea: new class of primitive echinoderms. *Science*, **166**, 1512-1514.

Rozhnov, S. V. 2000. Evolution of the hardground community. *In*: *The Ecology of the Cambrian Radiation* (Ed. A. Y. Zhuravlev and R. Riding). Columbia University Press, New York, 238-253.

Rozhnov, S. V. 2006. Carpozoan echinoderms from the Middle Cambrian (Mayaktakh Formation) of Siberia (Lower Reaches of the Lena river). *Paleontological Journal*, **40**, 266-275.

Ruppert, E. E. 2005. Key characters uniting hemichordates and chordates: homologies or homoplasies. *Canadian Journal of Zoology*, **83**, 8–23.

Ruta, M. 1997. A new mitrate from the lower Ordovician of southern France. *Palaeontology*, **40**, 363-383.

Ruta, M. 1999a. A new stylophoran echinoderm, *Juliaecarpus milnerorum*, from the late Ordovician Upper Ktaoua Formation of Morocco. *Bulletin of the Natural History Museum: Geology Series*, **55**, 47-79.

Ruta, M. 1999b. A cladistic analysis of the anomalocystitd mitrates. *Zoological Journal of the Linnean Society*, **127**, 345-421.

Ruta, M. 1999c. A brief review of the stylophoran debate. *Evolution and Development*, **1**, 123-135.

Salvo, L., Cloetens, P., Maire, E., Zabler, S., Blandin, J. J., Buffière, J. -Y., Ludwig, W., Boller, E., Bellet, D. and Josserond, C. 2003. X-ray micro-tomography an attractive characterisation technique in materials science. *Nuclear Instruments and Methods in Physics Research Section B*, **200**, 273-286.

Sato, A., Rickards, B. and Holland, P. W. H. 2008. The origins of graptolites and other pterobranchs: a journey from 'Polyzoa'. *Lethaia*, **41**, 303-316.

Savazzi, E. 1982. Adaptations to tube dwelling in the Bivalvia. *Lethaia*, **15**, 257-297.

Savazzi, E. 1999. Soft-bottom dwellers and the leaning tower of Pisa's exploitation of unstable life positions. *In*: *Functional Morphology of the Invertebrate Skeleton* (Ed. E. Savazzi). John Wiley and Sons Ltd., Chichester, 123-128.

Schmitz, U. 1971. Stratigraphie und Sedimentologie im Kambrium und Tremadoc der Westlichen Iberischen Ketten

nördlich Ateca (Zaragoza), NE Spanien. *Münstersche Forschungen zur Geologie und Paläontologie*, **22**, 123 pp.

Schmidt-Thomé, M. 1973. Beiträge zur Feinstratigraphie des Unterkambriums in der Iberischen Ketten (Nordost-Spanien). *Geologische Jahrbuch (Reihe B.)*, **7**, 3-43.

Schmitt, M., 1974. *Erläuterungen zur geologischen Kartierung zwischen Atea und Valconchán in den Westlichen Iberischen Ketten (NE-Spanien)*. Diplom Arbeit, Universität Würzburg, 90 pp. (inédito)

Schröder, R. 1972. Nota preliminar sobre los Carpoideos del Cámbrico Medio de Asturias y León. *Breviora Geológica Astúrica*, **2**, 17-22.

Schroeder, R., 1973. Carpoideen aus dem Mittelkambrium Nordspaniens. *Palaeontographica, Abteilung A*, **141**, 119-142.

Sdzuy, K. 1955. Cystoideen aus den Leimitz-Schiefer (Tremadoc). *Senckenbergiana lethaea*, **35**, 269-276.

Sdzuy, K. 1958. Neue Trilobiten aus dem Mittelkambrium von Spanien. *Senckenbergiana lethaea*, **39**, 235-253.

Sdzuy, K. 1961. Das Kambrium Spaniens. Teil II: Trilobiten. *Akademie der Wissenschaften und der Literatur, Abhandlungen der mathematisch-naturwissenschaftlichen Klasse*, **1961** (7-8), 499-690.

Sdzuy, K. 1964. Das Kambrium des Frankenwaldes. 1: Erforschungsgeschichte, Vorkommen und Stratigraphie. *Senckenbergiana lethaea*, **45**, 201–221.

Sdzuy, K. 1968. Trilobites del Cámbrico Medio de Asturias. *Trabajos de Geología, Universidad de Oviedo*, **1** (año 1967), 77-133.

Sdzuy, K. 1969. Bioestratigrafía de la Griotte Cámbrica de Los Barrios de Luna (León) y de otras sucesiones comparables. *Trabajos de Geología, Universidad de Oviedo*, **2** (año 1968), 45-58.

Sdzuy, K. 1971. La subdivisión bioestratigráfica y la correlación del Cámbrico Medio de España. *I Congreso Hispano-Luso Americano de Geología Económica*, **2**, 769-782.

Sdzuy, K. 1972. Das Kambrium der acadobaltischen Faunenprovinz. Gegenwärtiger Kenntnisstand und Probleme. *Zentralblatt für Geologie und Paläontologie*, Teil II, **1972**, 1–91.

Sdzuy, K. 1985. La morfología de carpoideos del orden Cincta. *I Jornadas de Paleontología, Zaragoza*, 51.

Sdzuy, K., 1993. Early Cincta (Carpoidea) from the Middle Cambrian of Spain. *Beringeria*, **8**, 189-207.

Sdzuy, K. 2000. Das Kambrium des Frankenwaldes. 3. Die Lippertsgrüner Schichten und ihre Fauna. *Senckenbergiana lethaea*, **79**, 301–327.

Sdzuy, K. y Liñán, E. 1993. Rasgos paleogeográficos del Cámbrico Inferior y Medio del Norte de España. *Cuadernos del Laboratorio Xeolóxico de Laxe*, **18**, 189-215.

Sdzuy, K., Liñán, E. and Gozalo, R. 1999. The Leonian Stage (early Middle Cambrian): a unit for Cambrian correlation in the Mediterranean subprovince. *Geological Magazine*, **136**, 39–48.

Seilacher, A., 1970. *Cruziana* stratigraphy of 'non fossiliferous' Palaeozoic sandstones. *In*: *Trace Fossils* (eds. T. P. Crimes and J. E. Harper). *Geological Journal, Special Publication*, **3**, 444–476.

Seilacher, A. and MacClintock, C. 2005. Crinoid anchoring strategies for soft-bottom dwelling. *Palaios*, **20**, 224-240.

Shergold, J. H. and Sdzuy, K., 1991. Late Cambrian trilobites from the Iberian Mountains, Zaragoza Province, Spain. *Beringeria*, **4**, 193-235.

Shixue, H., Huilin, L., Shuguang, H. and Erdtman, B. D. 2007. Eocrinoid echinoderms from the Lower Cambrian

Guanshan Fauna in Wuding, Yunnan, China. *Chinese Science Bulletin* , **52**, 717-719.

Smith, A. B. 1984. Classification of the Echinodermata. *Palaeontology*, **27**, 431-459.

Smith, A. B. 1985. Cambrian eleutherozoan echinoderms and the early diversification of edrioasteroids. *Palaeontology*, **28**, 715-756.

Smith, A. B. 1988. Patterns of diversification and extinction in Early Palaeozoic echinoderms. *Palaeontology*, **31**, 799-828.

Smith, A. B. 2005. The pre-radial history of echinoderms. *Geological Journal*, **40**, 255-280.

Smith, A. B. 2008. Deuterostomes in a twist: the origins of a radical new body plan. *Evolution and Development*, **10**, 492–502.

Smith, A. B. and Arbizu M. A. 1987. Inverse development in a Devonian edrioasteroid from Spain and the phylogeny of the Agelacrinitidae. *Lethaia*, **20**, 49-62.

Smith, A. B. and Jell, P. A. 1990. Cambrian edrioasteroids from Australia and the origins of starfishes. *Memoirs of the Queensland Museum*, **28**, 715-778.

Smith, A. B. and Zamora. S., in press. Rooting phylogenies of problematic fossil taxa; a case study using cinctans (stem-group echinoderms). *Palaeontology*.

Spencer, W.K. 1938. Some aspects of evolution in Echinodermata. *In*: *Evolution, Essays on aspects of evolutionary biology presented to Professor E. S. Goodrich on his seventieth birthday* (ed. De Beer). Clarendon Press, Oxford, pp. 287–302.

Sprinkle, J. 1973. *Morphology and Evolution of Blastozoan Echinoderms*. Harvard University Museum of Comparative Zoology, Special Publication, 283 p.

Sprinkle, J. 1974. New rhombiferan cystoids from the Middle Ordovician of Nevada. *Journal of Paleontology*, **48**, 1174–1201.

Sprinkle, J. 1976. Biostratigraphy and paleoecology of Cambrian echinoderms from the Rocky Mountains. *Brigham Young University Geology Studies*, **23**, 61–74.

Sprinkle, J. 1982. *Acolocrinus*. *In*: *Echinoderm faunas from the Bromide Formation (Middle Ordovician) of Oklahoma* (ed. J. Sprinkle). *University of Kansas Paleontological Contributions*, Monograph 1, 111-118.

Sprinkle, J. 1985. New Edrioasteroid from the Middle Cambrian of western Utah. *University of Kansas Paleontological Contributions*, **116**, 1-4.

Sprinkle, J. 1992. Chapter 11. Radiation of Echinodermata. *In*: *Origin and early evolution of the metazoa* (eds. J. H. Lipps and P. W. Signor). Plenum Press, New York, 375-398.

Sprinkle, J. and Collins, D. 2006. New eocrinoids from the Burgess Shale, southern British Columbia, Canada, and the Spence Shale, northern Utah, USA. *Canadian Journal of Earth Sciences*, **43**, 303-322.

Sprinkle, J. and Guensburg, T. E. 1995. Origin of echinoderms in the Paleozoic evolutionary fauna: the role of substrates. *Palaios*, **10**, 437-453.

Sprinkle, J. and Guensburg, T. E. 2001. Growing a stalked echinoderm within the Extraxial-Axial Theory. *In*: *Echinoderms 2000 (Proceedings of the 10th International Echinoderm Conference, Dunedin, New Zealand)* (Ed. M. Barker). A. A. Balkema, Lisse, Netherlands, 59-65.

Sprinkle, J. and Robison, R. A. 1978. Addendum to subphylum Homalozoa. Ctenocystoids. In: *Treatise on Invertebrate Paleontology. Part T, Echinodemata 2 (3)* (eds. R. C. Moore and C. Teichert). The University of Kansas and the Geological Society of America, T998-1002.

Sprinkle, J. and Wilbur, B. C. 2005. Deconstructing helicoplacoids: reinterpreting the most enigmatic Cambrian echinoderms. *Geological Journal*, **40**, 281–293.

Sumrall, C. D. 1996. *A phylogenetic analysis of Echinodermata based in primitive fossil taxa*. PhD. Dissertation, University of Texas at Austin, 360 p. (inédito).

Sumrall, C. D. 1997. The role of fossils in the phylogenetic reconstruction of Echinodermata. *In*: *Geobiology of Echinoderms* (eds. J. A. Waters and C. L. Maples). *Paleontological Society Papers*, **3**, 267-288.

Sumrall, C.D. and Sprinkle, J. 1995. Plating and pectinirhombs of the Ordovician rhombiferan *Plethoschisma*. *Journal of Paleontology*, **69**, 772-778.

Sumrall, C.D. and Sprinkle J. 1999. *Ponticulocarpus*, a new cornute–grade stylophoran from the Middle Cambrian Spence Shale of Utah. *Journal of Paleontology*, **73**, 886-891.

Sumrall, C. D. and Wray, G. A. 2006. Developmental control of ambulacral reduction in fossil echinoderms. *Paleobiology*, **33**, 149-163.

Sumrall, C.D., Sprinkle, J. and Guensburg, T. E. 1997. Systematics and paleoecology of Late Cambrian echinoderms from the western United States. *Journal of Paleontology*, **71**, 1091-1109.

Sumrall, C. D, Sprinkle, J. and Guensburg, T. E. 2001. Comparison of flattened blastozoan echinoderms: insights from the new early Ordovician eocrinoid *Haimacystis rozhnovi*. *Journal of Paleontology*, **75**, 985–992.

Sundberg, F. A. 2005. The Topazan Stage, a new Laurentian stage (Lincolnian series – "Middle" Cambrian). *Journal of Paleontology*, **79**, 63–71.

Sundberg, F. A. and McCollum, L. B. 2003. Early and Mid Cambrian trilobites from the outer-shelf deposits of Nevada and California, USA. *Palaeontology*, **46**, 945–986.

Sutton, M. D. 2008. Tomographic techniques for the study of exceptionally preserved fossils. *Proceedings of the Royal Society of London B*, **275**, 1587–1592.

Sutton, M. D., Briggs, D. E. G., Siveter, D. J. and Siveter, D. J. 2001. Methodologies for the visualization and reconstruction of three-dimensional fossils from the Silurian Herefordshire Lagerstätte. *Paleontologica Electronica*, **4 (1)**: article 2. (http://palaeo-electronica.org/2001_1/s2/issue1_01.htm).

Sutton, M. D, Briggs, D. E. G., Siveter, D. J., Siveter, D. J and Orr, P. J. 2002. The arthropod *Offacolus kingi* (Chelicerata) from the Silurian of Herefordshire, England: computer based morphological reconstructions and phylogenetic affinities. *Proceedings of the Royal Society of London B*, **269**, 1195–1203.

Swalla, B. J. and Smith, A. B. 2008. Deciphering deuterostome phylogeny: molecular, morphological and palaeontological perspectives. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B*, **363**, 1557–1568.

Swofford, D. L. 2002. *PAUP* version 4.0b10 for Macintosh [computer program and documentation]*. Sinauer Associates, Sunderland, Maas.

Telford, M. 1981. A hydrodynamic interpretation of sand dollar morphology. *Bulletin of Marine Science* **31**, 605-622.

Telford, M. 1983. An experimental analysis of lunule function in the sand dollar *Mellita quinquesperforata*. *Marine Biology*, **76**, 125-134.

Termier, H. et Termier, G., 1969. Les stromatocystitoïdes et leur descendance. Essai sur l'évolution des premiers échinodermes. *Geobios*, **2**, 131-156.

Termier, H. et Termier, G. 1973. Les Échinodermes Cincta du Cambrien de la Montagne Noire (France). *Geobios*, **6**, 243-266.

Thoral, M. 1935. *Contribution à l´étude paléontologique de l'Ordovicien inférieur de la Montagne Noire et révision sommaire de la faune cambrianne de la Montagne Noire*. Thése, Montpellier, 362 p.

Thoral, M. 1946. Conocoryphidae Languedociens. *Annales de l'Université de Lyon, série 3eme, section C, Sciences naturelles*, **4**, 1-74.

Tullberg, S. A. 1880. Om Agnostus-arterna i de Kambriska aflagringarne vid Andrarum. *Sveriges Geologiska Undersökning, ser. C*, **42**, 1-38.

Ubaghs, G. 1953. Notes sur *Lichenoides priscus* Barrande, Eocrinoïde du Cambrien moyen de la Tchécoslovaquie, *Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique*, **29**, 1–24.

Ubaghs, G. 1963. *Rhopalocystis destombesi* n. g., n. sp. Eocrinoïde de l'Ordovicien inférieur (Trémadocien supérieur) du Sud marocain. *Notes et Mémoires du Service Géologique du Maroc*, **23 (172)**, 25-40.

Ubaghs, G. 1967. Le genre *Ceratocystis* Jaekel (Echinodermata, Stylophora). *University of Kansas Paleontological Contributions*, *Paper*, **22**, 1–16.

Ubaghs, G. 1968a. Stylophora. *In*: *Treatise on Invertebrate Paleontology. Part S, Echinodemata 1 (2)* (ed. R. C. Moore). The University of Kansas and the Geological Society of America, S495–S565.

Ubaghs, G. 1968b. Homostelea. *In*: *Treatise on Invertebrate Paleontology. Part S, Echinodemata 1 (2)* (ed. R. C. Moore). The University of Kansas and the Geological Society of America, S565-S581.

Ubaghs, G. 1971. Diversité et spécialisation des plus anciens échinodermes que l'on connaisse. *Biological Reviews*, **46**, 157-200.

Ubaghs, G. 1975. Early Palaeozoic echinoderms. *Reviews in Earth and Planetary Science*, **3**, 79-98.

Ubaghs, G. 1983. Echinodermata. Notes sur les echinoderms de l'Ordovicien inférieur de la Montagne Noire (France). *Annales de Paléontologie*, **58**, 3-26.

Ubaghs, G. 1987. Echinodermes nouveaux du Cambrien moyen de la Montagne Noire (France). *Annales de Paléontologie*, **73**, 1-27.

Ubaghs, G. 1994. Echinodermes nouveaux (Stylophora, Eocrinoidea) de l'Ordovicien inférieur de la Montagne Noire (France). *Annales de Paléontologie*, **80**, 107-141.

Ubaghs, G. 1998. Echinodermes nouveaux du Cambrien supérieur de la Montagne Noire. *Geobios*, **31**, 809-829.

Ubaghs, G. and Robison, R. A. 1985. A new homoiostelean and a new eocrinoid from the Middle Cambrian of Utah. *University of Kansas Paleontological Contributions*, **115**, 1-24.

Ubaghs, G. and Robison, R.A. 1988. Homalozoan echinoderms of the Wheeler Formation (Middle Cambrian) of western Utah. *The University of Kansas Paleontological Contributions, Paper*, **120**, 1-17.

Ubaghs, G. and Vizcaïno, D., 1990. A new eocrinoid from the Lower Cambrian of Spain. *Palaeontology*, **33**, 259-256.

Valenzuela, J. I., Gámez, J. A., Liñán, E. y Sdzuy, K. 1990. Estratigrafía de la región de Brea. Cadena Ibérica Oriental. *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural (Sección Geología)*, **85**, 45-54.

Van Staalduinen, C. J. 1973. Geology of the area between the Luna and Torío rivers, southern Cantabrian Mountains, NW Spain. *Leidse Geologische Mededelingen*, **49**, 167-205.

Verneuil, E. de., 1862. Descubrimiento de la fauna primordial en la provincia de Zaragoza. *Revista minera*, **13**, 479.

Vizcaïno, D. and Álvaro, J. J. 2003. Adequacy of the Lower Ordovician trilobite record in the southern Montagne

Noire (France): Biases for biodiversity documentation. *Transactions of the Royal Society of Edinburgh: Earth Sciences*, **93**, 393-401.

Vizcaïno, D. and Lefebvre, B. 1999. Les echinoderms du Paléozoïque inférieur de Montagne Noire: biostratigraphie et paléodiversité. *Geobios*, **32**, 353-364.

Vizcaïno, D., Álvaro, J.J. and Lefebvre, B. 2001. The Lower Ordovician of the southern Montagne Noire. *Annales de la Société Géologique du Nord*, 2ème série **8**, 213–220.

Wahlenberg, G. 1818. Petrificata Telluris Svecanae. *Nova Acta Regiae Scientarium Upsaliensis*, **8**, 1–116.

Walcott, C. D. 1917. Cambrian geology and paleontology IV. Fauna of the Mount Whyte Formation. *Smithsonian Miscellaneous Collections*, **67**, 61-114.

Ware, D. and Lefebvre, B. 2007. Abnormalities in the Lower Ordovician cornute *Phyllocystis* Thoral, 1935 (Echinodermata: Stylophora) from Montagne Noire (southern France): implications for plate homology and phylogeny. *Journal of Paleontology*, **81**, 779–787.

Weston, P. H. 1994. Methods for rooting cladistic trees. *In*: *Models in Phylogeny Reconstruction* (eds. D. J. Siebert, R. W. Scotland and D. M. Williams). Oxford University Press, Oxford, 125-155.

Wheeler, Q. D. 1990. Ontogeny and character phylogeny. *Cladistics*, **6**, 225-268.

Wiley, E. O. 1979. An annotated Linnean hierarchy, with comments on natural taxa and competing systems. *Systematic Zoology*, **28**, 308-337.

Woods, I. S. and Jefferies R. P S. 1992. A new stem-group chordate from the Lower Ordovician of South Wales, and the problem of locomotion in boot-shaped cornutes. *Palaeontology*, **35**, 1–25.

Wotte, T. 2006. New Middle Cambrian molluscs from the Láncara Formation of the Cantabrian Mountains (north-western Spain). *Revista Española de Paleontología*, **21**, 145–158.

Wolf, R. 1980. The lower and upper boundary of the Ordovician System of some selected regions (Celtiberia, Eastern Sierra Morena) in Spain. Part 1: The Lower Ordovician sequence of Celtiberia. *Neues Jahrbuch fur Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, **160**, 118-137.

Wurm, A. 1925. Über ein Vorkommen von Mittelcambrium (Paradoxidesschichten) im bayrischen Frankenwald bei Wildenstein südlich Presseck. *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontologie, Beilagen-Band, Abteilung* B, **52**, 71–93.

Zamarreño, I. 1972. Las litofacies carbonatadas del Cámbrico de la zona cántábrica (NW España) y su distribución paleogeográfica. *Trabajos de Geología, Universidad de Oviedo*, **5**, 1-118.

Zamarreño, I. 1983. El Cámbrico en el Macizo Ibérico. *In*: *Libro Jubilar J. M. Ríos. Geología de España. Tomo I*. IGME, Madrid, 117-191.

Zamarreño, I. y Julivert, M. 1968. Estratigrafía del Cámbrico del Oriente de Asturias y estudio petrográfico de las facies carbonatadas. *Trabajos de Geología, Universidad de Oviedo*, **1** (año 1967), 135-163.

Zamora Iranzo, S. A. 2005. *Equinodermos en el Cámbrico de la Sierra de Tablado (Provincia de Zaragoza)*. Tesis de Licenciatura, Universidad de Zaragoza, 97 pp. (inédita).

Zamora, S. y Rahman, I. A. 2008. Nuevos datos sobre el género *Sucocystis* (Cincta, Echinodermata) en el Cámbrico medio de España: Implicaciones bioestratigráficas y filogenéticas. *Revista Española de Paleontología*, **23**, 301-313.

Zamora, S. and Smith, A. B. 2008. A new Middle Cambrian stem-group echinoderm from Spain: Palaeobiological implications of a highly asymmetric cinctan. *Acta Paleontologica Polonica*, **53**, 207-220.

Zamora Iranzo, S. A., Domínguez Alonso, P. and Liñán, E., 2005. Cambrian echinoderms and carpoids from the Murero area (Cadenas Ibéricas, Spain). *Schriftenreihe der Deutschen Gesellschaft für Geowissenschaften, 39 (GeoErlangen 2005. System Earth - Biosphere Coupling. Regional Geology of Central Europe. Program and Abstracts)*, 420-421.

Zamora Iranzo, S. A., Liñán, E., Gozalo, R., Domínguez Alonso, P. and Gámez-Vintaned, J. A. 2006. Cambrian echinoderms (Eocrinoidea and Edrioasteroidea) from the Murero area (Cadenas Ibéricas, NE Spain). *Journees G. Ubaghs, Biogeosciences, Université de Bourgogne. Dijon, Programme and Abstracts*, 49-50.

Zamora, S., Liñán, E., Gámez Vintaned J. A., Domínguez Alonso, P. and Gozalo, R. 2007a. Nuevo carpoideo de la clase Cincta Jaekel, 1918 del norte de España: inferencias sobre la morfología funcional del opérculo. *Ameghiniana*, **44**, 727-738.

Zamora, S., Liñán, E., Domínguez Alonso, P., Gozalo, R. and Gámez Vintaned, J. A. 2007b. A Middle Cambrian edrioasteroid from the Murero biota (NE Spain) with Australian affinities. *Annales de Paléontologie*, **93**, 249-260.

Zamora, S., Álvaro J. J. and Vizvaïno, D. in press a. Pelmatozoan echinoderms from the Cambrian-Ordovician transition of the Iberian Chains, NE Spain: an early diversification of anchoring strategies. *Swiss Journal of Geosciences*.

Zamora, S., **Gozalo, R. and Liñán E., in press b.** Middle Cambrian gogiids (Eocrinoidea, Echinodermata) from the Murero Formation (Northeast Spain): Taxonomy, palaeoecology and palaeogeographic implications. *Acta Paleontologica Polonica*.

Zeng, L. and Swalla, B. J. 2005. Molecular phylogeny of the protochordates: chordate evolution. *Canadian Journal of Zoology*, **83**, 24–33.

Zhao, Y-L., Huang, Y-Z. and Gong, X-Y. 1994. Echinoderm fossils of Kaili fauna from Taijiang, Guizhou. *Acta Paleontologica Sinica*, **33**, 317-325.

Zhao, Y-L., Parsley, R. L. and Peng, J. 2007. Early Cambrian echinoderms from Guizhou Province, South China. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **254**, 317-327.

Zhao, Y-L., Parsley, R. L. and Peng, J. 2008. Basal Middle Cambrian short-stalked eocrinoids from the Kaili biota: Guizhou province, China. *Journal of Paleontology*, **82**, 415-422

Zhu, M.-Y., Babcock, L. E. and Peng, S.-C. 2006. Advances in Cambrian stratigraphy and paleontology: Integrating correlation techniques, paleobiology, taphonomy and paleoenvironmental reconstruction. *Palaeoworld*, **15**, 217-222.

Zittel, K.A. 1879. *Protozoa, Coelenterata, Echinodermata and Moluscoidea*. *Handbuch der Paläontologie, Band 1, Paläozoologie*. Munich and Leipzig, 765 pp.

Żylińska, A., 2001. Late Cambrian trilobites from the Holy Cross Mountains, central Poland. *Acta Geologica Polonica*, **51**, 333-383.