

Ubahsicystis segurae nov. gen. y sp., nuevo Eocrinoide (Echinodermata) del Cámbrico Medio del Norte de España

Ubahsicystis segurae nov. gen. and sp., a new Eocrinoid (Echinodermata) of Middle Cambrian from Northern Spain

M. Dolores GIL CID & Patricio DOMÍNGUEZ ALONSO¹

Resumen: El registro de invertebrados en el Cámbrico Medio español es muy abundante y su biozonación está basada, fundamentalmente, en trilobites y arqueociatos. Esto justifica el interés que suscita la aparición de nuevos taxones, como los equinodermos, cuyo estudio aporta un cuadro estratigráfico más completo, unas condiciones ambientales mejor caracterizadas y mayor precisión en la valoración de los cambios de la biodiversidad. En este trabajo describimos un nuevo Eocrinoide de excepcional preservación, ya que conserva las brachiolas, la teca, el pedúnculo y el órgano de fijación distal, todo ello en conexión anatómica. El material estudiado procede de las pizarras del Cámbrico Medio (Caesaraugustiense) de los Barrios de Luna, León. La paleoasociación está en la biozona de *Solenopleuropsis simula*. Este hallazgo es excepcional, ya que los fósiles de equinodermos completos de esta edad son muy escasos en todo el mundo.

Palabras clave: Cámbrico Medio, España, Equinodermos, Pelmatozoos, Eocrinoide, Disco de fijación distal.

Abstract: The Middle Cambrian fossil record in Spain is abundant and biozonation is mainly based on Trilobita and Archaeociata. This justifies the interest the appearance of new taxa as echinoderms rouse. Its study gives a more complete stratigraphic model, a better characterized ambient conditions and more accuracy in the valuation of biodiversity changes. In this work we describe a new Eocrinoid with an exceptional preservation because it preserve brachioles, theca, stem and holdfast in anatomical connection. The studied material comes from the Middle Cambrian shales of Barrios de Luna (Leon). The paleoassociation is in the *Solenopleuropsis simula* biozone. This record is exceptional because complete echinoderms of this period are very rare worldwide.

Key words: Middle Cambrian, Spain, Echinodermata, Pelmatozoa, Eocrinoidea, Holdfast.

INTRODUCCIÓN

En las asociaciones marinas del Paleozoico inferior (Cámbrico-Ordovícico), los equinodermos aportan con sus restos fosilizados evidencias sobre uno de los grandes eventos de diversificación (SPRINKLE, 1992; SPRINKLE & GUENSBURG, 1997). Durante el Cámbrico Inferior tuvo lugar una radiación inicial de baja diversidad mientras que en el Cámbrico Medio se registra un incremento en la diversidad que dará paso, de manera gradual, a la gran biodiversificación ordovícica (SEPKOSKI, 1987). Dentro de los equinodermos, haremos referencia en este trabajo a la Clase Eocrinoidea JAEKEL 1918 y al registro del que actualmente hay evidencias en los sedimentos del Cámbrico (Inferior y Medio) en España.

La clase Eocrinoidea es un grupo parafilético de equinodermos del Paleozoico Inferior, que en un sentido filogenético, puede considerarse como grupo

nodal de los pelmatozoos y, en cualquier caso, como grupo parafilético de Crinozoa y Blastozoa. El concepto de Eocrinoide fue ideado por Jaekel en 1899 para agrupar y diferenciar unos fósiles considerados previamente por otros autores como cistoideos y que él, en cambio, consideraba crinoideos primitivos (del gr. *eos* aurora, figuradamente comienzo, crinoideos primitivos). El estatus formal de este grupo no fue establecido hasta 1918 cuando este mismo autor publica «Phylogenie und System der Pelmatozoen», una obra en la que establece las bases de la moderna sistemática de los pelmatozoos. JAEKEL (1899) separa varios géneros previamente considerados cistoideos y los incluye entre los Cladocrinoidea JAEKEL, 1894 (=Crinoidea Camerata). Con posterioridad, en su trabajo de 1918, los incluye entre los Crinoidea como Subclase Eocrinoidea («Unterklasse A. Eocrinoidea JAEKEL, 1899.»), aunque como observa UBAGHS (1967) el estatus formal debe ser establecido en 1918.

¹ Departamento de Paleontología, Inst. de Geología Económica (CSIC-UCM), Facultad de Ciencias Geológicas, Universidad Complutense de Madrid, Ciudad Universitaria s/n. 28040 Madrid, España.

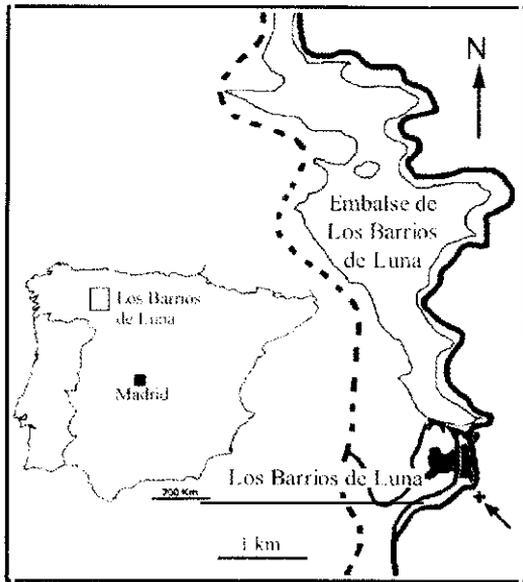


Figura 1.- Mapa de la zona de estudio.
Figure 1.- Location of the studied area.

Los eocrinoides son fósiles poco conocidos y la mayor parte de los problemas que plantea su caracterización como grupo son debidos: I) al escaso número de especies conocidas, las cuales están pobremente descritas por la conservación fragmentaria de los restos y II) al bajo número de ejemplares existentes. Adicionalmente hay que destacar la gran disparidad de formas y, por lo tanto, de criterios taxonómicos potencialmente aplicables. En consecuencia, los comentarios en el sentido de considerarlos un conjunto artificial o polifilético de pelmatozoos primitivos son frecuentes, ya que su «primitivismo» es, quizás, el criterio diagnóstico más adecuado.

J. SPRINKLE (1992, pág. 379) ofrece un cuadro sintético general en el que se incluyen los géneros de equinodermos citados para el Cámbrico Inferior y Medio. Respecto a los eocrinoides, este autor cita, en ese esquema, *Gogia* para el Cámbrico Inferior-Medio, *Cymbionites* y *Peridionites* para la parte inferior del Cámbrico Medio y *Akadocrinus*, *Acanthocystites*, *Luhocrinus*, *Eustypocystis* y *Eocystites* para el Cámbrico Medio; estas formas corresponden a localidades de Norte América, Europa y Australia. Además, se han citado elementos esqueléticos aislados de eocrinoides en el Cámbrico Inferior de Shropshire, Inglaterra (DONOVAN & PAUL, 1982) y en Rusia (ROZHNOV *et al.*, 1992).

Respecto al Cámbrico Inferior (Marianense) de España hemos de referirnos al trabajo de UBAGHS &

VIZCAÍNO 1990 en que se describe *Gogia (Alaniscystis) andalusiae*. Estos fósiles han sido colectados de las «Capas de *Saukianda*» en la localidad de Alanís, Sevilla (GIL CID, 1972). Placas aisladas de este Eocrinoide fueron citadas previamente por RICHTER & RICHTER, 1940 y HENINGSMOEN, 1958. En esta especie el pedúnculo se presenta como un adelgazamiento aboral de la teca y en su extremo distal está presente un disco de fijación al sustrato. El pedúnculo de *Gogia (Alaniscystis)* presenta caracteres primitivos con una transición abrupta del cáliz al disco de fijación («holdfast»); éste es corto, distalmente inflado y compuesto por numerosas y pequeñas placas ornamentadas (UBAGHS & VIZCAÍNO, 1991, pág. 250).

En las pizarras del Cámbrico Medio de Zafra (Badajoz) se han citado placas aisladas y elementos desarticulados de *Eocystites* (GIL CID & DOMÍNGUEZ, 1998) y una especie aún no descrita de *Gogia* procedente de Murero (Zaragoza) de la que se conocen fragmentos de la teca y brazos (GIL CID & DOMÍNGUEZ, 1999).

En resumen, los fósiles de eocrinoides conocidos en España proceden: A. - Cámbrico Inferior de las «Capas de *Saukianda*», en el área de Alanís (provincia de Sevilla); B. - Cámbrico Medio del área de Zafra (provincia de Badajoz), Murero (provincia de Zaragoza) y Los Barrios de Luna (provincia de León) y C. - Cámbrico Superior de la Sierra de la Demanda (provincia de Logroño). En esta última zona se han descrito los únicos restos conocidos de pelmatozoos procedentes del Cámbrico Superior ibérico (*Oryctoconus lobatus* COLCHEN & UBAGHS, 1969) que son placas columnares aisladas, y que interpretamos como un posible Eocrinoide (GIL CID & DOMÍNGUEZ, 1999b).

Las localidades con fósiles «completos» de equinodermos de edad Cámbrico Inferior y Medio son muy escasos. SPRINKLE, 1992 estima en 75 el número de localidades que en todo el mundo han proporcionado restos más o menos articulados, 21 de las cuales se concentran en las Montañas Rocosas. Recientemente, y gracias a la colaboración de D^o Concepción Segura y D. Luis Sarachaga, se han encontrado en la localidad de los Barrios de Luna, León (Figura 1). Estratigráficamente, este material está ubicado en la Formación Oville, parte alta del Cámbrico Medio (Caesaraugustiense superior), nivel de *Solenopleuropsis simula* y asociado con diversos trilobites y carpoideos Cinta (Figura 2).

A diferencia de otros pelmatozoos del Cámbrico español, este ejemplar se encuentra muy completo y

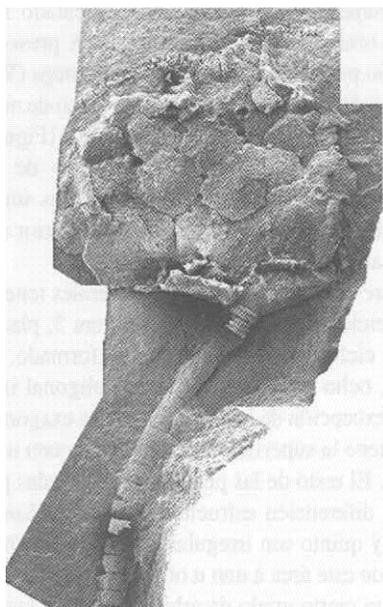


Figura 2.- Reconstrucción de *Ubahgsycystis segurae* nov. gen. et sp.
Figure 2.- Reconstruction of *Ubahgsycystis segurae* nov. gen. et sp.

articulado y, por ello, es posible una observación continuada de su estructura desde los extremos distales de las braquiolas hasta el órgano de fijación del pedúnculo («holdfast»).

PALEONTOLOGÍA SISTEMÁTICA

Clase EOCRINOIDEA JAEKEL, 1918

(Grupo Nodal de Pelmatozoa)

Género *Ubahgsycystis* nov. gen.

Derivación del nombre: género dedicado al Profesor Ubahgs, en reconocimiento a su dilatada labor en el estudio de los equinodermos paleozoicos así como por su continuas y cordiales opiniones en relación con los equinodermos paleozoicos españoles.

Especie tipo: *Ubahgsycystis segurae* nov. gen. et sp.

Diagnosis: eocrinoide con teca globosa formada por unas 40 placas. Epispiras presentes en la mitad superior de la teca y ausentes en la inferior. Pirámide anal en posición lateral por encima de la línea ecuatorial de la teca. Pedúnculo largo, homeomorfo, holomérico y con un disco de fijación distal. Columnares de sección circular, lumen estrecho y sin crenulacio-

nes articulares. Brazos delgados, biserials, con placas coberteras y sin braquiolas.

Especies atribuidas: género monoespecífico, *Ubahgsycystis segurae* nov. gen. et sp.

Ubahgsycystis segurae nov. gen. et sp.

Figs. 2-5

Derivación del nombre: epíteto específico dedicado a D^a Concepción Segura, recolectora del material estudiado.

Holotipo: ejemplar MNCN-I-30849, Museo Nacional de Ciencias Naturales de Madrid. Colección Sarachaga-Segura. Único ejemplar conocido.

Diagnosis: por tratarse *Ubahgsycystis* nov. gen. de un género monoespecífico, la diagnosis de la especie coincide con la dada para el género.

Localidad tipo: Los Barrios de Luna, provincia de León, Castilla-León, Norte de España (Figura 1). Mapa Topográfico a escala 1: 50.000, hoja 17-7 (102) «Los Barrios de Luna», yacimiento situado a 550 m SSE del vértice geodésico de tercer orden «Los Barrios de Luna» y a 450 m N del vértice geodésico de tercer orden «Las Canaletas». UTM 30TTN66574738.

Estrato tipo: Formación Oville. Parte alta del Cámbrico Medio, en la parte media del Caesaraugustiense Superior, Capas con *Solenopleuropsis* (SDZUY, 1971), Nivel de *Solenopleuropsis simula*.

En muestras obtenidas en el mismo nivel estratigráfico y topográfico aparecen fragmentos de moldes internos de cránidos de *Solenopleuropsis simula*, así como Carpoideos *Cincta* parcialmente desarticulados. FRIEDICH (1993; págs. 126-127, fig. 16) describe y figura para Los Barrios de Luna y para este mismo nivel (S. *simula*) un carpoideo *Cincta* como «*Incertae sedis* n. g. n. sp. A». Entre los trilobites asociados se encuentran especies de *Paradoxides*, *Peronopsis*, *Condylopyge*, *Conocoryphe* y *Solenopleuropsis*.

Descripción: el ejemplar aparece muy completo con braquiolas, teca, pedúnculo y anclaje en conexión anatómica; el fósil se encuentra conservado como molde natural en una pizarra arenosa de tonos verdosos. En la superficie del molde aparecen depósitos de óxido de hierro en tonos ocre-amarillentos y de aspecto pulverulento. El fósil está dividido en dos lajas de pizarra que denominaremos «parte» (Figura 3.1-2; Figura 4) y «contraparte» (Figura 3.4-6). La «parte» presenta dos braquiolas de unos 7 mm de longitud y 0,2-0,3 mm de sección; una teca de 5,5

mm de diámetro aparente (la teca se encuentra colapsada) y una altura (oral-aboral) de 5,5 mm; en la «parte» se conserva una porción de pedúnculo de 7 mm de longitud. En la «contraparte» está el pedúnculo en toda su longitud (10 mm) con un anclaje discoidal de 1,7 mm de diámetro; en el extremo opuesto se encuentra una porción basal de la teca de unos 4,5 mm de longitud y 2 de anchura.

Basándonos en el diagrama teselar hemos asignado a cada placa dos números separados por un punto: el primero indica el ciclo al que pertenece la placa (del 1 al 5) y el segundo la posición de esa placa dentro del ciclo (del 1 al 11). Al presentar *Ubaghsicystis seguræ* nov. gen. et sp. un patrón de distribución de placas que tiende hacia la irregularidad en las proximidades del área oral, encontramos una dificultad creciente de identificación de los ciclos 4,5, 6 y 7 (Figura 5).

Teca - La teca tiene forma ovoide y es más alta que ancha. El paso de la teca al pedúnculo es abrupto, mientras que el de los brazos es bastante progresivo (Figura 4.2; 4.8). Las placas tecaes tienen, por lo general, 6-7 lados y su superficie externa es lisa, abombada y, a veces, con un domo central (Figura 4.1). La superficie externa general de la teca es convexa.

En la mitad inferior de la teca, las placas tienen una disposición regular en ciclos, que va pasando a irregular en la mitad superior (Figura 4.2). Las placas de la mitad inferior son grandes y de contorno casi regular mientras que las de la mitad superior son pequeñas y tienen un contorno irregular algunas de ellas de borde cóncavo (Figura 5).

En la base de la teca se distingue claramente un ciclo basal formado por tres placas tan anchas como altas (Figura 5, placas 1.1, 1.2 y 1.3). Este ciclo representa la cuarta parte de la altura total de la teca. La porción superior de las placas es delgada, pero hacia la base se hacen más gruesas, quizá como un refuerzo mecánico a la inserción del pedúnculo. Las suturas laterales entre las placas basales son rectilíneas. La superficie externa de este ciclo es planoconvexa.

Por encima del ciclo basal se dispone un ciclo de placas que denominaremos, sin intención de establecer homologías con otros pelmatozoos, ciclo infralateral (Figura 5, placas 2.1-6). Este ciclo consta de al menos seis placas y son las de mayor tamaño de la teca. Su superficie externa es lisa, abombada y con un domo central. Una de las placas (2.3) presenta un domo de gran tamaño, de perfil asimétrico y cuyo

borde superior está bruscamente orientado hacia la región oral. Algunos moldes en látex presentan un pequeño poro alargado en forma de omega (W). Este poro puede ser un artefacto, pero en caso de no ser así podría tratarse del hidroporo-gonoporo (Figura 3.3). El examen al microscopio electrónico de barrido (SEM) no ha permitido confirmarlo. Las suturas de estas placas son rectas. En el borde superior de estas placas aparecen algunas epispiras.

Sobre el ciclo de placas infralaterales tenemos un tercer ciclo de placas laterales (Figura 5, placas 3.1-7). El ciclo lateral se encuentra formado, por al menos, ocho placas de contorno poligonal irregular con la excepción de la placa 3.2 que es exagonal. Esta placa tiene la superficie lisa, abombada con un domo central. El resto de las placas están curvadas pero sin que se diferencien estructuras centrales. Los ciclos cuarto y quinto son irregulares y la atribución de las placas de este área a uno u otro ciclo no puede hacerse sin un cierto grado de arbitrariedad. El tamaño de las placas de los ciclos tres a cinco decrece progresivamente hacia la zona oral, el contorno de estas placas llega a ser tan irregular que algunas de ellas llegan a hacerse casi triangulares (p. ej. las placas 4.4, 4.5, 5.4).

La zona anal es conspicua, se sitúa por encima de la línea ecuatorial de la teca entre los ciclos tres y cinco y está ligeramente desplazada con respecto al posible hidroporo-gonoporo. El periprocto es una pirámide formada por osículos triangulares espiniformes, muy alargados (cinco veces más largos que anchos). Se observan nueve osículos pero su número debió ser, por extrapolación, alrededor de quince. La pirámide anal es tan larga como ancha y, por la disposición de los osículos, es bilateral en sentido oral-aboral. La pirámide se articula sobre una ventana periproctal de contorno circular; el ápice (ano) se encuentra proyectado hacia las porciones más aborales de la pirámide. La ventana periproctal se encuentra formada por placas tecaes irregulares entre las que se insertan osículos de contorno triangular (placas 4.7 y 5.7).

Epispiras - Las epispiras son simples, de contorno redondeado y no hay diferencias apreciables entre sus diámetros (Figuras 4.2, 4.4, 4.8). No es posible observar estructuras coberteras. Las epispiras se encuentran bien separadas entre sí, aunque entre las placas 2.3 y 2.5 (Figura 4.5) encontramos dos epispiras confluentes, cuyo aspecto externo debió ser el de una gran epispira. Se observan 27 epispiras si bien estimamos que su número total debió ser algo menor

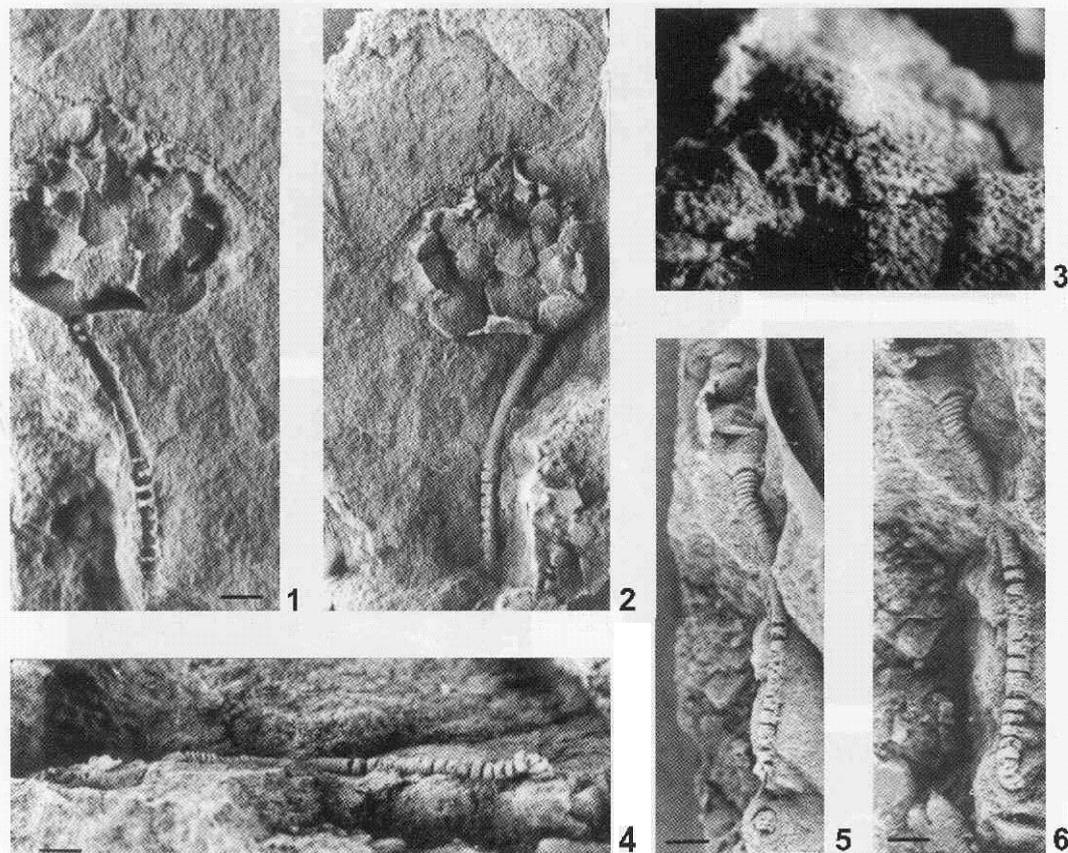


Figura 3 *Ubaghsicystis segurae* nov. gen. et sp. 1, «parte», molde natural. 2, «parte», réplica en látex, mostrando dos braquiolas, teca y pedúnculo proximal y medio. 3, vista oral de la placa 2.3 mostrando el posible gonoporo-hidroporo. 4, 5 y 6 «contraparte», réplica en látex mostrando la base de la teca, el pedúnculo completo y el disco de fijación («holdfast»); nótese en 4 la fuerte flexión del pedúnculo en la proximidad del disco de fijación. Todos blanqueados con óxido de magnesio.

Figure 3 *Ubaghsicystis segurae* nov. gen. et sp. 1, «part», natural mold. 2, «part», latex cast, showing two brachioles, theca and proximal and medial stem. 3, oral view of 2.3 plate showing the questionable gonopore-hidropore. 4, 5 and 6 «counterpart», latex cast with base of the theca, complete stem and holdfast; in picture 4 note the strong inflexion of the stem nearest to the holdfast.

de 50. Cada epispira está situada, normalmente, en la sutura de dos placas, si bien se da el caso de algunas epispiras situadas en el vértice de tres placas (por ejemplo entre las placas 2.2, 3.2 y 3.3 o entre las placas 3.2, 4.2 y 4.3). En otros casos, hay dos epispiras por sutura (por ejemplo entre las placas 3.3 y 4.3). Respecto a su estructura, presentan externamente un reborde semicircular elevado que resalta sobre la superficie general de las placas. El borde externo de estas estructuras es oblicuo y el interno es abrupto, casi perpendicular a la superficie de la placa. El fondo de las epispiras es cóncavo y en su interior se abre el poro tecal (Figura 4.4 y 4.5). Las epispiras se encuentran en la mitad superior de la teca en las zonas situadas por encima del borde de contacto

entre el segundo y tercer ciclo. Existe una zona situada en las proximidades del periprocto sin epispiras, posiblemente como consecuencia de la proximidad del tracto digestivo (Figura 4.8).

Región oral ■ No hay evidencias de la superficie oral, ni del número total de brazos. En la muestra tenemos dos brazos articulados casi completos (Figura 3.1). Cada brazo es biserial, con las placas de un lado alternándose con las del otro y sobre cada una de ellas se dispone directamente una placa cobertera (Figura 4.8). Las placas braquiolares son de dos a tres veces más altas que anchas y las coberteras de tres a cuatro veces más altas que anchas. Los brazos son tan largos como alta la teca y debieron ser flexibles, al menos en sentido oral, ya que ambos conservan una

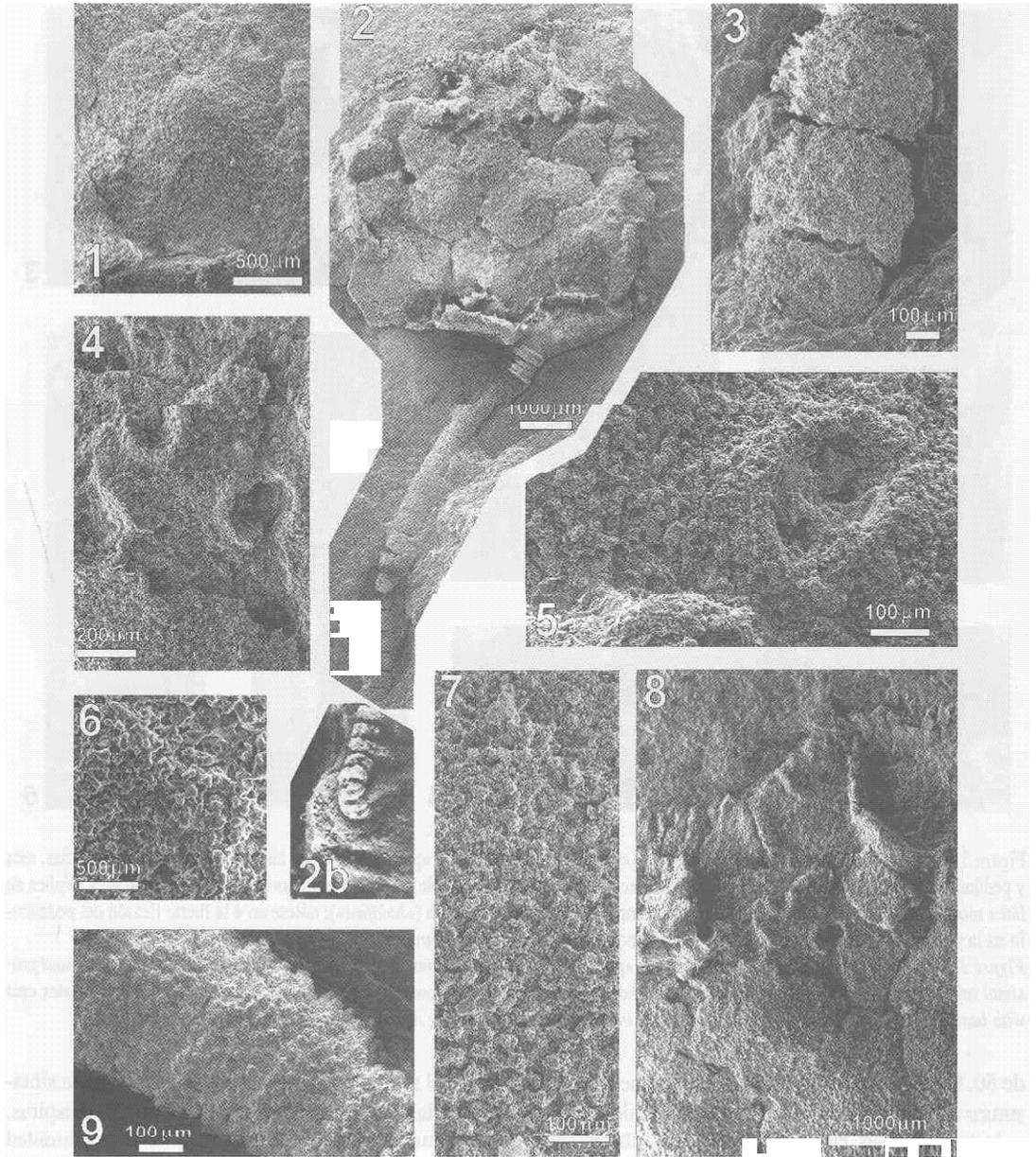


Figura 4 - *Ubahgsicystis segurae* nov. gen. et sp. Imágenes de microscopio electrónico de barrido (MEB) de réplicas en látex. Numeración de las placas como en la Figura 3. 1, detalle de la placa 2.3, en el borde superior del domo central se encuentra el posible gonoporo-hidroporo. 2, mosaico formado por siete fotografías cubriendo desde la base de los brazos hasta el pedúnculo distal; 2b, imagen de microscopía óptica «completando» el pedúnculo de 2. 3, columnares 24-26. 4, detalle de la placas 4. 4 mostrando la posición de sus epispiras. 5, detalle de la epispira situada entre las placas 2.3 y 3.5; esta epispira es doble. 6 y 7, detalles del estereoma superficial de la teca. 8, detalle de la zona oral y del área de inserción de los braquiolas. 9, detalle de la superficie estereómica de las columnares 8 a 12 (la columnar 8 está situada a la derecha de la imagen).

Figure 4 - *Ubahgsicystis segurae* nov. gen. et sp. Scanning electron Microscope images of latex cast. Plate notation follows Figure 3. 1, detail of plate 2.3, in the upper surface of central dome is the questionable hydropore-gonopore. 2, Mosaic image of seven SEM photographs; 2b Optic image «completing» the stem of 2. 3, columns 24-26. 4, detail of plate 4. 4 showing the position of its epispires. 5, detail of the double epispire placed among 2.3 and 3.5. 6 and 7, superficial stereom of theca. 8, detail of the oral area and bases of the brachioles. 9, superficial stereom of columns 8 to 12 (column 8 to the right).

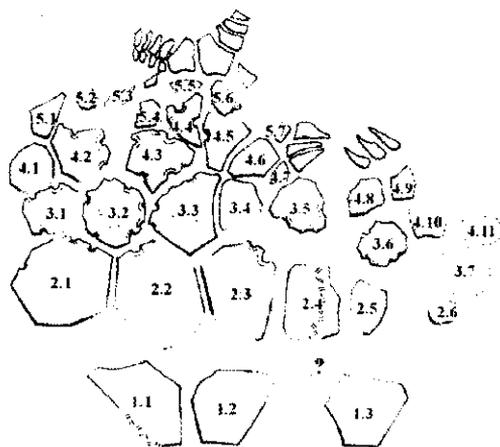


Figura 5.- Diagrama teselar de *Ubahgsicystis segurae* nov. gen. et sp.

Figure 5.- Plating diagram of *Ubahgsicystis segurae* nov. gen. et sp.

cierta curvatura de los ápices hacia la boca. En las porciones basales de encuentro con la teca, las placas son mucho más robustas, especialmente las coberteras. De hecho, las placas 6.1 y 6.2 podrían ser placas tecaes *s. str.*, placas braquiolares o bien ser placas orales.

Pedúnculo - El pedúnculo se encuentra completo desde la inserción en la teca (columnar 1) hasta el disco de fijación distal («holdfast») y tiene una longitud de casi el doble de la altura de la teca (7,8 mm). Es holomérico, delgado, con una sección circular (entre 0,8 mm y 0,5 mm de diámetro). Hay 33 placas columnares. Si bien el pedúnculo es homeomórfico, es posible distinguir varias regiones. En la región proximal hay cinco placas con *latera* de sección redondeada sin llegar a ser moliniformes, muy bajas (axial; 0,1 mm de altura) y ligeramente más anchas (transversal) que el resto (entre 0,8 mm de ancho la primera y 0,6 la quinta). A continuación hay un incremento de la altura (columnares 6 a 10). La siguiente región es muy uniforme con placas de aspecto cilíndrico, casi tan altas como anchas. Finalmente, se pueden diferenciar las 6 últimas placas (columnares 28 a 33) cuyo *latera* es abombado y que forman una zona de alta flexibilidad con el disco de fijación; de hecho, el ejemplar evidencia en esta región una flexión de 110°.

El disco de fijación distal es abombado con una pequeña foseta central donde se aloja la placa distal del pedúnculo (columnar 33). El disco tiene un contorno casi circular con un diámetro de 1,4-1,6 mm y

una altura de 0,4 mm en su centro y de 0,8 mm en la zona periférica.

Relaciones y diferencias: *Ubahgsicystis segurae* nov. gen. et sp. se diferencia con claridad del resto de las especies descritas de eocrinoides, siendo el único conocido con pedúnculo holomérico de longitud mayor que la teca y con epispiras situadas en la mitad superior de una teca formada por grandes placas.

Como ya hemos mencionado anteriormente, los eocrinoides son un grupo nodal de Plumatozoos del que derivan los demás (SPRINKLE & GUENSBURG, 1997; PAUL & SMITH, 1984; PAUL, 1988). En ocasiones, las especies de las diferentes estirpes de eocrinoides se incluyen en grupos derivados; el género *Macrocystella*, por ejemplo, ha sido tradicionalmente considerado como Eocrinóidea (UBAGHS, 1967) y recientemente lo fue entre los Rhombifera (PAUL, 1968; GIL CID *et al.*, 1996a). En este sentido restringiremos la comparación de *Ubahgsicystis segurae* nov. gen. et sp. con aquellos eocrinoides con los que se encuentra estrechamente emparentado y con los que pudieran presentar problemas de identificación. Estos eocrinoides son: *Gogia* WALCOTT, 1917; *Margumicystis* UBAGHS & ROBISON, 1985; *Eustypocystis* SPRINKLE, 1973; *Acanthocystites* BARRANDE, 1887; *Akadocrinus* PROKOP, 1962; *Luhocrinus* PROKOP & FATKA, 1985; *Peridionites* WHITEHOUSE, 1941; *Cymbionites* WHITEHOUSE, 1941; *Sinoeocrinus* ZHAO *et al.*, 1994; *Paragogia*; ZHAO *et al.*, 1994; ZHAO *et al.*, 1994; *Curtoeocrinus* ZHAO *et al.*, 1994; *Lichenoides* BARRANDE, 1887; *Pareocrinus* YAKOVLEV, 1956; *Trachelocrinus* ULRICH, 1929; *Tatonkacystis* SUMRALL *et al.*, 1997; *Nolichuckia* SPRINKLE, 1973; *Rhopalocystis* UBAGHS, 1963; *Ridersia* JELL *et al.*, 1985; *Cambrocrinus* DZIK & ORLOWSKI, 1993; *Bockia* GEKKER, 1938 y *Cryptocrinites* VON BUCH, 1840.

Para *Peridionites* y *Cymbionites* se propuso el Subfilum Haplozoa WHITEHOUSE, 1941, que en la actualidad se consideran eocrinoides; para una discusión sobre su posición taxonómica véase UBAGHS, 1967 y SMITH, 1982. *Ubahgsicystis* nov. gen. se diferencia de *Peridionites* y *Cymbionites* en que estos carecen de pedúnculo. La mitad superior de la teca de estos dos géneros es desconocida, quizás debido a la ausencia de esqueleto en esta región. Así mismo, *Lichenoides* también carece de pedúnculo, el cual presenta un patrón de epispiras muy diferente al de *Ubahgsicystis* nov. gen., con varias epispiras muy elongadas y dispuestas apretadamente por sutura.

Respecto a *Gogia*, entendemos que tal y como es conocida en la actualidad representa un conjunto hete-

rogéneo de especies que necesita revisión taxonómica y filogenética. En el género *Gogia* encontramos especies muy primitivas y otras con sinapomorfias propias de diferentes estirpes, incluso algunas vinculadas con otros grupos (órdenes) de pelmatozoos. Las diferentes especies de *Gogia* poseen pedúnculos o pseudopedúnculos formados por elementos esqueléticos esferoidales y tecas formadas por placas poligonales con epispiras en la mayor parte de ellas; adicionalmente las braquiolas tienen una inserción neta mientras que en *Ubahgsicystis* nov. gen. es gradual.

Acanthocystites y *Akadocrinus* tienen un tamaño mucho mayor que *Ubahgsicystis* nov. gen. Las tecas de los tres géneros son de forma sensiblemente distintas. *Acanthocystites* tiene una teca piriforme formada por numerosas placas poligonales con epispiras presentes en toda la superficie tecal. Las especies de *Akadocrinus* tienen forma cónica como en *A. jani* PROKOP, 1962 y *A. nuntius* PROKOP, 1962 o en forma de copa tal como *A. knizeki* FATKA & KORDULE, 1991. En *Akadocrinus jani* y *A. nuntius* existen placas tecales poligonales similares a las de *Acanthocystites briareus*. En estas tres especies, casi todas las placas tecales tienen epispiras mientras que la base de la teca de *Akadocrinus knizeki* carece de epispiras, como ocurre en *Ubahgsicystis* nov. gen.; sin embargo, en *A. knizeki* la máxima anchura se encuentra a un cuarto de la altura de la teca mientras que en *Ubahgsicystis* nov. gen. se sitúa en la línea ecuatorial. Por otro lado, la pirámide anal de *Ubahgsicystis* nov. gen. es conspicua y lateral mientras que en *Akadocrinus* y *Acanthocystites* debió situarse cerca de la región oral.

Luhocrinus monicae PROKOP & FATKA, 1985 posee un número menor de placas tecales (20-25) que *Ubahgsicystis* nov. gen. (más de 37 placas) y una mayor regularidad en la ordenación de las placas en ciclos, distinguiéndose claramente al menos tres ciclos. A partir de las figuras de PROKOP & FATKA 1985 (fig. 1 y lámina 2) podemos contar: 4 basales, 5? infralaterales y 6? laterales. *Ubahgsicystis* nov. gen. consta de 3 basales, 6? «infralaterales» y 8? «laterales».

Acanthocystites, *Akadocrinus* y *Luhocrinus* poseen pedúnculos méricos con lúmenes amplios y paredes delgadas, mientras que el pedúnculo de *Ubahgsicystis* nov. gen. es holomérico, delgado y con lumen estrecho.

Eustypocystis minor SPRINKLE, 1973 posee 20-25 placas tecales y carece de epispiras. La pirámide anal en ambas especies se encuentra a una altura similar. *Eustypocystis* posee un pedúnculo holomérico, corto

(menor que la longitud de la teca) y delgado con columnares de *latera* convexos. El pedúnculo de *Ubahgsicystis* nov. gen. es mayor que la longitud de la teca y los *latera*, a excepción de las placas próximas al disco de fijación, son rectilíneos.

Ubahgsicystis nov. gen. también se diferencia de otros eocrinoides como *Pareocrinus*, *Trachelocrinus*, *Nolichuckia*, *Bockia* y *Cryptocrinites* por tener una teca mucho menor, con epispiras y braquiolas no ramificadas. *Nolichuckia* posee un pedúnculo mérico, con placas tecales numerosas y de contorno y distribución irregular. *Bockia* posee, al igual que *Ubahgsicystis* nov. gen., tres placas basales, pero su teca es mucho mayor y con una distribución de placas irregular y sin epispiras y sus brazos son ramificados. *Trachelocrinus* posee brazos ramificados, en su pedúnculo hay una alternancia de tipos de placas columnares y algunas columnares tienen espinas laterales; por otro lado, no posee epispiras.

Rhopalocystis tiene una teca en forma de maza con placas de paredes gruesas. En la base se encuentra un único osículo basal muy grueso. Por encima de él se encuentran 4 placas infralaterales de gran tamaño seguidas de 6 laterales y 5 radiales. Sobre cada placa radial se disponen 2 ó 3 suprarradiales. Entre las 5 filas de radiales+suprarradiales se encuentran placas interradales. Desde el borde lateral o superior de las placas infralaterales aparecen epispiras. Esta organización tecal es muy diferente a la de *Ubahgsicystis* nov. gen. (UBAGHS, 1963 y 1967; CHAUVEL 1971).

Finalmente, *Cryptocrinites* tiene una forma globular y es mucho mayor que *Ubahgsicystis* nov. gen.; ambos géneros poseen un ciclo basal formado por tres placas, pero los ciclos superiores son mucho más regulares en *Cryptocrinites*. Por otra parte, el cono anal de *Cryptocrinites* está formado por 6 placas que forman un cono regular de poca elevación.

En resumen, entendemos que *Ubahgsicystis segurae* nov. gen. et sp. es una especie claramente diferente del resto de los Eocrinoidea conocidos, no pudiéndose confundir con ninguno de ellos.

Comentarios: Ubahgsicystis segurae nov. gen. et sp. presenta un pedúnculo holomérico en conexión anatómica; para el Cámbrico Medio de Europa tan sólo se conocen columnares aisladas en Zafra (GIL CID & DOMÍNGUEZ, 1998a) y Bornholm (BERG MADSEN, 1986). El más antiguo para Norteamérica sería *Eustypocystis* (Sprinkle, com. pers.).

Las relaciones filogenéticas de *Ubahgsicystis segurae* nov. gen. et sp. son difíciles de precisar ya

que presenta un mosaico de caracteres que son propios de diferentes clados. La forma general de la teca y la estructura y disposición de las epispiras sugieren relación con Gogiidae; la base de la teca muestra afinidades con *Bockia* y por lo tanto con Blastoidea (GIL CID *et al.*, 1996b); finalmente, la estructura de la base de los brazos sugiere un vínculo con Crinozoa ya que podrían contener en su interior expansiones de la cavidad corporal. En este caso, *Ubaghsicystis segurae* nov. gen. et sp. presentaría auténticos brazos y no braquiolas; sin embargo, para poder precisar si *Ubaghsicystis* nov. gen. presenta brazos o braquiolas, e incluso su número, deberemos esperar a que nuevos especímenes sean encontrados.

PEDÚNCULO DE LOS PRIMEROS EOCCRINOIDES

Los eocrinoides pedunculados son poco frecuentes en el Cámbrico Medio, si bien su número aumenta en el Cámbrico Superior y Ordovícico (SPRINKLE, 1992). El origen del pedúnculo lo encontramos, en los eocrinoides del Cámbrico Inferior, como un adelgazamiento de la porción aboral de la teca que penetraba parcialmente en el sustrato; tal es el caso de *Kinzericystis* y *Lepidocystis*, con tegumentos pedunculares flexibles y con unos osículos en forma de escama que se imbrican; en ambos géneros encontramos una estructura distal de anclaje con forma discoidal poco diferenciada. En *Gogia* (*Alanisicystis andalusiae* UBAGHS & VIZCAÍNO, 1991 vemos un adelgazamiento importante de la base de la teca con auténticos discos de fijación; este tipo de pedúnculo está formado por un tegumento en el que se disponen, dispersos, osículos esféricos heterométricos. En cualquier caso, todos los eocrinoides descritos para el Cámbrico Inferior son pedunculados y debemos esperar al Cámbrico Medio para encontrar formas apedunculadas. Podemos pues admitir que la condición primitiva de los eocrinoides era la prolongación de la teca y la ausencia de esta estructura es un carácter apomórfico.

Respecto a los eocrinoides del Cámbrico Medio, encontramos formas apedunculadas sin estructuras de fijación tal y como es el caso de *Lichenoides* (UBAGHS, 1953 y 1967), *Peridionites* y *Cymbionites* (WHITEHOUSE, 1941; UBAGHS, 1967; SMITH, 1982 y SPRINKLE, 1992). Un segundo grupo lo forman eocrinoides sin pedúnculo pero con estructuras tecaes de fijación como *Marjumicystis* (UBAGHS & ROBISON,

1985; SPRINKLE, 1992 y DALEY, 1995). Finalmente, un tercer grupo lo constituyen formas pedunculadas, si bien debemos distinguir dos tipos de pedúnculo bien definidos; el más primitivo es equivalente al ya comentado anteriormente para *Gogia* (*Alanisicystis andalusiae*) y lo podemos encontrar en diversas especies de *Gogia* (p. ej. *Gogia ojeani* y *Gogia gondi*; UBAGHS, 1987) y posiblemente sería también el de *Acanthocystites*. Lamentablemente los ejemplares conocidos carecen de la base de la teca y del pedúnculo, si bien en opinión de Jaekel *Lapillocystites fragilis* BARRANDE, 1887 puede ser un anclaje bulboso de *Acanthocystites* (UBAGHS, 1967). El segundo tipo de pedúnculo que encontramos en eocrinoides del Cámbrico Medio es holomérico, con osículos columnares bien definidos, como el que presentan *Acanthocystites*, *Akadocrinus*, *Luhocrinus*, *Eustipocystis* y *Ubaghsicystis segurae* nov. gen. et sp.; así mismo lo presentarían los eocrinoides de Bornholm (BERG MADSEN, 1986) y Zafra (GIL CID & DOMÍNGUEZ, 1998a). Los osículos columnares de Zafra han sido atribuidos a *Eocystites*, ya que las únicas placas tecaes halladas se corresponden con este género (BATHER, 1918). Las tres especies de *Akadocrinus* (*A. jani* PROKOP, 1962; *A. nuntius* PROKOP, 1962 y *A. kniezi* FATKA & KORDULE, 1991) presentan un pedúnculo con un gran lumen, las placas columnares son anulares y de poca altura; aparentemente con una tenue crenulación visible desde el exterior (UBAGHS, 1967) pero que no hemos podido observar ni en *A. nuntius* ni en *A. jani*. SMITH (1988), basándose en la redescipción de *Acanthocystites briareus* BARRANDE, 1887 tras el hallazgo de nuevo material de *Acanthocystites* que hicieron FATKA & KORDULE, 1984, considera *Akadocrinus* como «Synonyme le plus recent» de *Acanthocystites*. En nuestra opinión, basada en el estudio del material tipo de las especies de *Akadocrinus* y de *Acanthocystites* así como en la descripción y figuras de FATKA & KORDULE, 1984, esta sinonimia no está justificada.

Los osículos columnares de poca altura, gran diámetro y gran lumen son típicos del Cámbrico Medio, y las proporciones de los osículos columnares suelen mantenerse a lo largo de toda su longitud; en las formas ordovícicas los osículos presentan una altura relativa mayor con un canal axial o lumen pequeño, al menos en las porciones medias y distales del pedúnculo (BERG-MADSEN, 1986). Osículos de este tipo descritos por BERG-MADSEN, 1986, GIL CID & DOMÍNGUEZ, 1998, han sido estudiados por uno de los autores (P. Domínguez) en material procedente del

Cámbrico Medio de la Columbia Británica (Canadá) (Colecciones antiguas de la Col. Springer, Smithsonian Institution) y es el que presenta *Ubaghsicystis segurae* nov. gen. et. sp. En cualquier caso, los osículos pedunculados holoméricos aparecieron en diversas ocasiones entre los pelmatozoos (p.ej. en Blastoidea-Paracrinoidea, en Crinozoa y en Diploporita-Eocrinoides planos-Dichoporita).

Akadocrinus jani PROKOP, 1962 es la especie descrita más antigua (parte alta del Piso de *Paradoxides paradoxissimus*, s. BERG-MADSEN, 1985) y presenta un gran lumen con columnares holoméricas en forma de cuña. *Luhocrinus monicae* PROKOP & FATKA, 1985 posee un pedúnculo largo que se adelgaza distalmente, con un gran lumen y columnares anulares. *Eustipocystis minor* SPRINKLE, 1972, tiene columnares discoidales, aparentemente sin crenulación (SPRINKLE, 1972 y BERG-MADSEN, 1986). Finalmente, BERG-MADSEN, 1986 ha descrito, para la parte media del Cámbrico Medio de Bornholm, Dinamarca, dos series de osículos pedunculados holoméricos correspondientes, al menos a dos especies de eocrinoides. Uno de estos grupos corresponde a un tipo avanzado de osículos con facetas articulares crenuladas y *latera* con nódulos o espinas que muestran cierta similitud con las que se encuentran en el eocrinoide del Cámbrico Superior *Trachelocrinus resseri* ULRICH, 1929. El otro tipo de osículos corresponde a formas discoidales, moliniformes, de poca altura y canal axial estrecho. Ambos tipos de osículos representaron hasta el presente trabajo los restos de columnares atribuidas a eocrinoides más antiguos conocidos (parte baja del Piso de *Paradoxides paradoxissimus*, s. BERG-MADSEN, 1985).

Los eocrinoides pedunculados son escasos en el Cámbrico si bien hay un cierto incremento en el Cámbrico Superior y en el Ordovícico (SPRINKLE, 1992). Esta estructura penetra moderadamente en el sustrato (como en *Kinzericystis* y *Lepidocystis*) por medio de tegumentos aborales flexibles en los que vemos osículos en forma de escamas que se imbrican y representa, en cierta manera, un esbozo de pedúnculo; éste, en las formas más primitivas de pelmatozoos es un simple tubo o extensión de la teca en el que se disponen pequeños osículos esféricos. A partir de este tipo inicial de pedúnculo, los diferentes grupos han desarrollado independientemente otros con una disposición geométrica más regular. En el caso de *Gogia* encontramos una gran variedad estructural en las piezas aborales de fijación. Así, *Gogia guntheri* presenta una estructura aboral bul-

bosa, posiblemente apomórfica; *Gogia prolifica* presenta un pedúnculo que no es más que un adelgazamiento aboral de la teca y *Gogia kitchnerensis* presenta un pedúnculo bien diferenciado de la teca formado por osículos esféricos. Si bien todas las formas de eocrinoides del Cámbrico Inferior son pedunculadas, o al menos presentan diversas estructuras de fijación al sustrato, en el Cámbrico Medio aparecen citadas una gran variedad de formas de fijación al sustrato e incluso formas apedunculadas que no presentan órganos de fijación como *Lichenoides*, *Peridionites* y *Cymbionites* (WHITEHOUSE, 1941; UBAGHS, 1953 y 1967; SMITH, 1982 y SPRINKLE, 1992), o bien formas sin pedúnculo pero con estructuras adhesivas de fijación como *Marjumicystis* UBAGHS & ROBISON, 1985 (SPRINKLE, 1992 y DALEY, 1995). En algunos eocrinoides del Cámbrico Medio aparece un pedúnculo holomérico, largo, homeomorfo y con fijación distal; los elementos columnares presentan sección circular, lumen estrecho y sin crenulaciones articulares.

CONCLUSIONES

Ubaghsicystis segurae nov. gen. et sp. supone una nueva aportación al registro de invertebrados cámbricos y más concretamente al relativo a los equinodermos. En este sentido, desde una perspectiva paleoecológica, representa uno de los pocos ejemplos conocidos de organismos filtradores sésiles del Cámbrico Medio español, donde la mayor parte del registro conocido está formado fundamentalmente por trilobites. El nuevo Eocrinoidea es uno de los equinodermos con auténtico pedúnculo y con órgano de fijación más antiguos de Europa.

AGRADECIMIENTOS

Los autores deseamos agradecer al Prof. G. UBAGHS aceptar nuestra dedicatoria de este nuevo género, así como el constante seguimiento del manuscrito de este trabajo en sus diferentes etapas. El Profesor Ubaghs representa para los especialistas en equinodermos paleozoicos un referente muy valioso. También agradecemos la lectura crítica de este trabajo al Prof. B. DAVID. Al Prof. J. SPRINKLE por la revisión del manuscrito y las valiosas sugerencias al mismo. Nuestro reconocimiento a los esposos C. SEGURA y L. SARACHAGA, recolectores del material estudiado.

A F. ARROYO por el tratamiento informático del texto y las figuras.

Las fotografías que figuran en este trabajo han sido realizadas por D. J.L. GONZÁLEZ PACIÓN.

Las imágenes de SEM fueron obtenidas durante una estancia de investigación de P. Domínguez en la Smithsonian Institution (Washington D.C.) en 1997. Material de comparación fue estudiado en 1999 por el mismo autor en The Natural History Museum, (Londres) gracias a una beca I.SF del TMR Program de la Unión Europea.

Este trabajo es una contribución al proyecto «Interacciones no lineales de ondas y sus aplicaciones a la física, biología y paleontología» (BFM2001-0202 del M.C.Y.T.).

Recibido el día 1 de diciembre de 2001

Aceptado el día 29 de octubre de 2002

BIBLIOGRAFÍA

- BARRANDE, J. 1887. *Système Silurien du centre de la Bohème. 1e partie: Recherches Paléontologiques. V 7. Classe des Echinodermes. Ordre des Cystidées.* 233 págs. Ed. Rivnac. Leipzig & Praga. I-VII.
- BATIER, F. A. 1918. *Eocystis*, 1. *Eocystites primaevus* Hart. *Geological Magazine*, **V**: 49-57.
- BERG-MADSEN, V. 1985. The Middle Cambrian of Bornholm, Denmark: a revision of the lower alum shale and associated anthraconites. *Geologiska Föreningen i Stockholm Förhandlingar*, **107**: 357-376.
- 1986. Middle Cambrian cystoid (sensu lato) stem columnals from Bornholm, Denmark. *Lethaia*, **19** (1): 67-80.
- BROADHEAD, T.W. 1982 Reappraisal of class Eocrinoidea (Echinodermata). In: *Echinoderms - Proceedings of the international echinoderms conference, Tampa Bay.* J.M. LAWRENCE, Ed. págs. 125-131. Balkema, Rotterdam.
- BUCH, L. VON 1840. Über Sphaeronten und einige andere Geschlechter, aus welchen Crinoideen entstehen. *K. Preuss Akad. Wiss. Berlin, Bericht Bekanntmach. geeign., Verhandl.* 1841: 56-60.
- CHAUVEL, J. 1971. *Rhopalocystis* Ubaghs: un échinoderme eocrinoïde du Tremadocien de l'Anti-Atlas marocain. *Mémoires du Bureau des Recherches Géologiques et Minières*, **73**: 43-49.
- COLCHEN, M. & UBAGHS, G. P. 1969 Sur de restes d'Echinoderms (?) du Cambro-Ordovicien de la Sierra de la Demanda (Burgos-Logroño, Espagne). *Bulletin de la Société géologique de France* [7], **XI**: 649-654.
- DALEY, P. 1995. Anatomy, locomotion and ontogeny of the solute *Castericystis vali* from the Middle Cambrian of Utah. *Géobios*, **28** (5): 585-615.
- DONOVAN, S. K. & PAUL, C. R. C. 1982. Lower Cambrian echinoderm plates from Comley, Shropshire, England. *Geological Magazine*, **119**: 611-614.
- DZIK, J. & ORLOWSKI, S. 1993. Late Cambrian eocrinoid *Cambrocrinus*. *Acta Palaeontologica Polonica*, **138**: 21-34.
- FATKA, O. & KORDULE, V. 1984. *Acanthocystites* BARRANDE, 1887 (Eocrinoidea) from the Jince Formation (Middle Cambrian) of the Barrandian area. *Vestník Ústředního Ústavu Geologického*, **59**: 299-302.
- 1991. *Akadocrinus knizeki* sp. nov., gogiid eocrinoid from Czechoslovakia (Echinodermata, Middle Cambrian). *Vestník Ústředního Ústavu Geologického*, **66**: 239-243.
- FRIEDRICH, W. P. 1993. Systematik und Funktionsmorphologie mittelkambrischer Cincta (Carpoidea, Echinodermata). *Beringeria*, **7**: 1-190.
- GEKKER, R. F. [=HECKER, R. F.] 1938. Nouvye dannye o rode *Rhipidocystis* Jkl (otryad Digitata n. o., klass Carpoidea Jkl) i nouyy rod *Bockia* n. g. (podklass Eocrinoidea Jkl, Klass Crinoidea Mill.) iz nizhego silura Leningradskoy oblasti SSSR i Stonie. *Academy of Sciences SSRU, Comptes Rendus*, new ser. **19** (5) 421-424.
- GIL CID, M. D. 1972. *Strenueva melendezi* nov. sp. del Cámbrico inferior de Alanís (Sevilla). *Estudios geológicos*, **28**: 463-467.
- GIL CID, M. D. & DOMÍNGUEZ, P. 1998. «Carpoidea» and Pelmatozoa from de Middle Cambrian of Zafrá (SW Spain). In: *Echinoderms: San Francisco.* R. MOOI & M. TELFORD, Eds. págs. 93-98. Balkema, Rotterdam
- 1999a. Diversidad de equinodermos y carpoideos en el Cámbrico Inferior y Medio de la Península Ibérica. *Coloquios de Paleontología*, **50**: 105-116.
- 1999b. Eocrinodes del Cámbrico español y el origen del pedúnculo en Pelmatozoos. *Temas Geológico-Mineros ITGE*, **26**: 236-238.
- GIL CID, M.D., DOMÍNGUEZ, P., CRUZ, M.C. & ESCRIBANO, M. 1996a. Nuevo Macrocystellidae para el Ordovícico español. *Estudios geológicos*, **52** (3-4): 175-183.
- GIL CID, M.D., DOMÍNGUEZ, P., CRUZ M.C. & ESCRIBANO, M. 1996b. Primera cita de un Blastideo Coronado en el Ordovícico Superior de Sierra Morena Oriental. *Revista de la Sociedad geológica de España*, **9** (3-4): 253-267.
- HENINGSMOEN, G. 1958. Los trilobites de las capas de *Saukianda*. Cámbrico Inferior en Andalucía. *Estudios geológicos*, **14**: 251-271.
- JAEKEL, O. 1894. Entwurf einer morphogenie und Phylogenie der Crinoiden. *Gesell. Naturforscher Freunde Sitzungsber.* 101-121.
- 1899. *Stammesgeschichte der Pelmatozoen. 1. Thecoidea und Cystoidea.* 442 págs. Julius Springer, Berlin.
- 1918. Phylogenie und System der Pelmatozoen. *Palaeontologische Zeitschrift*, **3**: 1-128.
- JELL, P.A., BURRETT, C.F. & BANKS, M.R. 1985. Cambrian and Ordovician echinoderms from eastern Australia. *Alcheringa*, **9**: 183-208.
- PAUL, C.R.C. 1968. *Macrocystella* Callaway, the earliest Glyptocystitid Cystoid. *Palaeontology*, **11** (4): 580-600.
- PAUL, C.R.C. 1988. The phylogeny of cystoids. In: *Echinoderm Phylogeny and Evolution.* C.R.C. PAUL & A.B. SMITH, Eds. págs. 199-213. Clarendon Press, New York.
- PAUL, C.R.C. & SMITH, A.B. 1984. The early radiation and phylogeny of echinoderms. *Biological Review*, **59**: 443-481.

- PROKOP, R. 1962. *Akadocrinus* nov. gen., a new crinoid from the Cambrian of the Jince area (Eocrinoidea). *Vestník Ustředního Ústavu Geologického*, **27** (1960): 31-39.
- PROKOP, R. & FATKA, O. 1985. *Luhocrinus monicae* gen. et sp. n. (Eocrinoidea) from the Middle Cambrian of Bohemia. *Vestník Ustředního Ústavu Geologického*, **60** (4): 231-234.
- RICHTER, R. & RICHTER, E. 1940. Die *Saukianda*-Stufe von Andalusien, eine fremde Fauna im europäischen Ober-Kambrium. *Abhandlungen der Senckerbergischen Naturforschenden Gesellschaft*, **450**: 1-88.
- ROZHNIV, S.V., FEDOROV, A.B. & SAYUTINA, T.A. 1992. Lower Cambrian Echinodermata on the USSR territory. *Paleontological Journal*, **26**: 53-66.
- SDZUY, K. 1971. La subdivisión bioestratigráfica y la correlación del cámbrico Medio de España. I *Congreso Hispano Luso Americano. Geología Económica*, Sección I: 769-782.
- SEPKOSKI, J.J.Jr. 1987. Environmental trends in extinction during the Phanerozoic. *Science*, **235**: 64-66
- SMITH, A. B. 1982. The affinities of the Middle Cambrian Haplozoa (Echinodermata). *Alcheringa*, **6** (1-2): 93-101.
- SMITH, A. B. 1988. Patterns of diversification and extinction in early Palaeozoic echinoderms. *Palaeontology*, **31**: 799-828
- SPRINKLE, J. 1973. *Morphology and evolution of blastozoan echinoderms*. Special publication. Museum of Comparative Zoology. 283 págs. Harvard University. Cambridge, Mass.
- SPRINKLE, J. 1992. Radiation of Echinodermata. In: *Radiation of echinodermata. Origin and early evolution of the metazoa*. Topics in Geobiology, 10. J.H. LIPPS & P.W. SIGNOR, Eds. págs. 375-398. Plenum Press. Nueva York.
- SPRINKLE, J. 1995 Do Eocrinoids belong to the Cambrian or to the Paleozoic evolutionary Fauna? In: *Ordovician Odyssey: Short Papers for the Seventh International Symposium on the Ordovician System*, J.D. COOPER, M.L. DROSER & S.C. FINNEY, Eds. págs. 397-400. Pacific Section SEPM, Book 77.
- SPRINKLE, J. & GUENSBURG, T.E. 1997. Early radiation of echinoderms. In: *Geobiology of Echinoderms*. J.A. WATERS & C.G. MAPLES, págs. 205-224. *The Paleontological Society Papers*, **3**, Ohio, USA.
- SUMRALL, C.D., SPRINKLE, J. & GUENSBURG, T.E. 1997. Systematics and palaeoecology of late Cambrian echinoderms from the western United States. *Journal of Paleontology*, **71**: 1091-1109.
- UBAGHS, G. 1953. Notes sur *Lichenooides priscus* Barrande, Eocrinoide du Cambrien Moyen de la Tchécoslovaquie. *Inst. Royal Sci. Nat. Belgique. Bull.* **29** (34): 1-24.
- UBAGHS, G. 1963. *Rhopalocystis destombesi* n. g. n. sp., Eocrinoide de l'Ordovicien inférieur (Trémadocien supérieur) du Sud marocain. *Notes et Mémoires du Service Géologique du Maroc*, **23** (172): 25-40.
- UBAGHS, G. 1968. Eocrinoidea. In: *Treatise on Invertebrate Paleontology, Part 5. Echinodermata* 1 (2), R.C. MOORE, Ed. págs. 455-495, Geological Society of America, Univ. Kansas Press, Lawrence, Kansas.
- UBAGHS, G. 1987. Echinodermes nouveaux du Cambrien moyen de la Montagne Noire (France). *Annales de Paléontologie* (1982), **73** (1): 1-27.
- UBAGHS, G. & ROBISON, R. A. 1985. A new homoiostelcan and a new eocrinoid from the Middle Cambrian of Utah. *University of Kansas Paleontological Contributions Paper*, **115**: 1-24.
- UBAGHS, G. & VIZCAINO, D. 1990. A New Eocrinoid from the Lower Cambrian of Spain. *Palaeontology*, **33** (1): 249-256.
- ULRICH, E.O. 1929. *Trachelocrinus* a new genus of Upper Cambrian crinoids. *Journal of the Washington Academy of Sciences*, **19** (3): 63-66.
- WALCOTT, C. D. 1917 Cambrian geology and paleontology. IV, fauna of the Mount Whyte formation. *Smithsonian Miscellaneous Collection*, **67** (3): 61-114.
- WHITEHOUSE, F. W. 1941. Early Cambrian echinoderms similar to the larval stages of Recent forms. *Queensland Museum, Memoires*, **12** (1): 1-28.
- YAKOVLEV, V. N. 1956. Pervaya nakhodka morskoy lili u kembrii SSSR. *Akademi Nauka SSSR, Doklady*, **108** (4): 726-727.
- ZAO, Y-L., HUANG, Y-z. & GONG, X-y. 1994. Echinoderm fossils of Kaili fauna from Taijiang, Guizhou. *Acta Paleontologica Sinica*, **33**(3): 317-325.