

NUEVO MACROCYSTELLIDAE (ECHINODERMATA, CYSTOIDEA RHOMBIFERA) PARA EL ORDOVICICO ESPAÑOL

M. D. Gil Cid *, P. Domínguez Alonso *, M. C. Cruz González ** y M. Escribano Ródenas *

RESUMEN

Se describe un ejemplar de *Macrocystella* Callaway, 1877, procedente del Caradoc de El Viso del Marqués, provincia de Ciudad Real. El género *Macrocystella* es el único descrito para la familia Macrocystellidae y se trata de un taxón de especial interés al ser considerado uno de los Glyptocystitida más primitivos de los que derivarían los rombíferos con pectinirrombos. El género estaba hasta la fecha restringido al Ordovícico inferior y medio, resultando ser éste el primer hallazgo incuestionable de *Macrocystella* en materiales de edad Ordovícico superior; siendo, por otro lado, la primera especie que se describe para España, la cual proponemos denominar *Macrocystella pauli*.

Palabras clave: Ordovícico, Caradoc, Sierra Morena, *Macrocystella*, Glyptocystitida, Rhombifera, Cistideo, Echinodermata.

ABSTRACT

A new species of *Macrocystella* Callaway, 1877, based on a specimen, from the Caradoc of El Viso del Marqués (Ciudad Real province, Spain) is described and named *Macrocystella pauli*. The family Macrocystellidae contains only the one genus *Macrocystella* which is considered to be the most primitive glyptocystitid from which later rhombiferans with pectinirrombos were derived. This paper presents the first record of *Macrocystella* from Spain and the first undoubted record from the Upper Ordovician.

Key words: Ordovician, Caradoc, Sierra Morena, *Macrocystella*, Glyptocystitida, Rhombifera, Cystoids, Echinodermata.

Introducción

Bajo el nombre de Cistideos rombíferos (Clase Rhombifera Zittel, 1879) se agrupan tres grupos de equinodermos claramente diferentes: Fistuliporita, Hemicosmitida y Glyptocystitida. Las placas teca-les de la mayor parte de los Cistideos son demasiado gruesas para permitir un intercambio respiratorio eficaz y como consecuencia, cada uno de estos grupos desarrolló una estrategia respiratoria propia y distintiva que recibe el nombre colectivo de rombos. Sin embargo, las diferencias entre estos tres grupos son mucho más profundas que un mero cambio en el sistema respiratorio y la Clase Rhombifera se considera, al menos en parte, polifilética (Paul y Smith, 1984; Paul, 1988), aunque, debido a su uso tan extendido, el empleo de estos nombres continúa siendo conveniente.

De estos tres grupos de Rombíferos, el de los Fistulipóridos (Orden Fistuliporita Paul, 1968) es quizás el que más se separa de los otros dos (Superfamilias Gyptocystitida y Hemicosmitida agrupadas en el Orden Dichoporita Jaekel, 1899). Los Fistuliporita pueden poseer un pedúnculo mérico (Caryocystitida) y un número muy elevado de placas teca-les (de varias decenas a más de dos mil) en las que se desarrollan unas estructuras respiratorias exotecales características: los fistuliporos. Estos caracteres los diferencian claramente de los Glyptocystitida que tienen tecas con un número reducido de placas (generalmente 27) y estructuras respiratorias endotecales: los pectinirrombos. La posición filogenética de los Hemicosmitida es aún más difícil de determinar; se caracterizan por tener un número pequeño de grandes placas teca-les, estructuras respiratorias endotecales tipo criptorrombo y pedúnculo

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

** Dr. Fleming, 10, 28220 Majadahonda, Madrid.

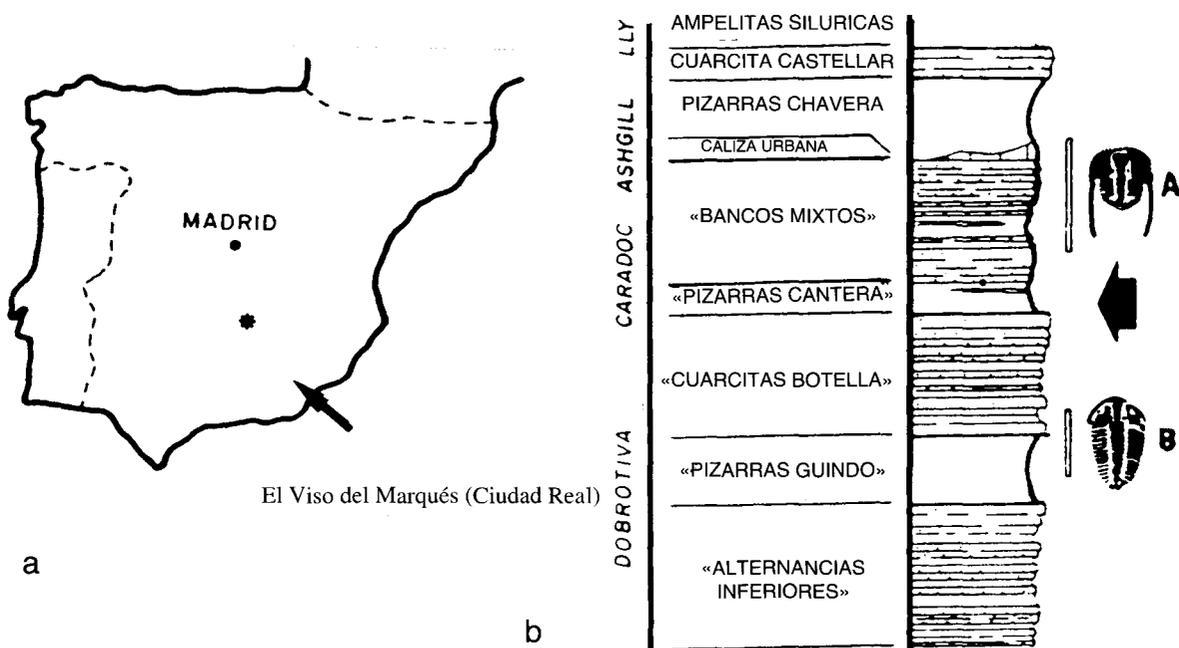


Fig. 1.—a. Situación geográfica del yacimiento de El Viso del Marqués. b. Posición estratigráfica del material objeto de este estudio (tomado de Gutiérrez, Rábano y Sarmiento, 1994), la posición de *M. pauli* nov. sp., aparece indicado por una flecha.

lo holomérico (Paul y Smith, 1984). A pesar de que los Hemicosmítidos son semejantes a los Glyptocystitida, esta semejanza parece tratarse de una homeoplasia pues, aunque tienen un número reducido y fijo de placas tecales, mantienen una estructura y distribución de osículos muy diferente: los Hemicosmítidos tienen tres ciclos de placas tecales y un tegmen oral mientras que los Gliptocistítidos tienen cinco ciclos bien definidos, careciendo de tegmen; por otro lado, los primeros tienen brazos (Braquiolas s. str.) pinnados y erectos, mientras que los segundos tienen braquiolas recumbentes no pinnadas. Sin embargo, las mayores diferencias entre estos dos grupos las encontramos en su sistema respiratorio, que si bien es endotecal en ambos casos, tiene un origen y estructura muy diferente.

El intercambio respiratorio en los Dichoporita (Superfamilias Glyptocystitida y Hemicosmitida) se efectúa mediante unas estructuras tecales especializadas de poco espesor: las paredes de los canales de los rombos. Sin embargo el género *Macrocytella* es una excepción entre los Dichoporita ya que no posee rombos, sino unos repliegues que, a manera de crestas, se distribuyen por la superficie de la teca, estas crestas tienen unas paredes tan delgadas que permiten un intercambio gaseoso eficaz (Paul, 1984). *Macrocytella* tiene la estructura tecal y forma general similar a la de los Cheirocrinidae, el

grupo más primitivo entre los Glyptocystitida con pectinirrombos. El origen de los Cheirocrinidae a partir de *Macrocytella*, tal y como sugiere Paul (1968, 1972, 1984, 1988), es una de las mejores evidencias del origen independiente de los dicoporos en Hemicosmitida y Glyptocystitida, ya que, además, es difícil imaginar que los Hemicosmítidos derivaran de *Macrocytella* (Paul, 1984). Para poder establecer el polifiletismo de los Dichoporita, sin embargo, será necesario el hallazgo de nuevos datos que arrojen alguna luz sobre este problema.

La caracterización del género *Macrocytella* se basa fundamentalmente en la estructura de su teca; posee una distribución de placas según un patrón regular y concreto y unas estructuras respiratorias primitivas en forma de crestas o corrugaciones. La teca está formada por cuatro anillos completos y superpuestos de placas, que llamaremos ciclos, y una superficie oral superior plana (fig. 2). Como en otros Glyptocystitida, la teca de *Macrocytella* tiene un ciclo basal (B), un ciclo infralateral (IL), un ciclo lateral (L) y un ciclo radial (R); en estos ciclos, que son completos, las placas se distribuyen según el patrón $4B + 5IL + 5L + 6R + 7O$ (4 placas basales, 5 placas infralaterales... 7 orales). Las placas son extremadamente finas si las comparamos con otros Glyptocystitida: *Macrocytella mariae* 0,1 mm (Paul, 1968 y 1972), *Cheirocytella antiqua*

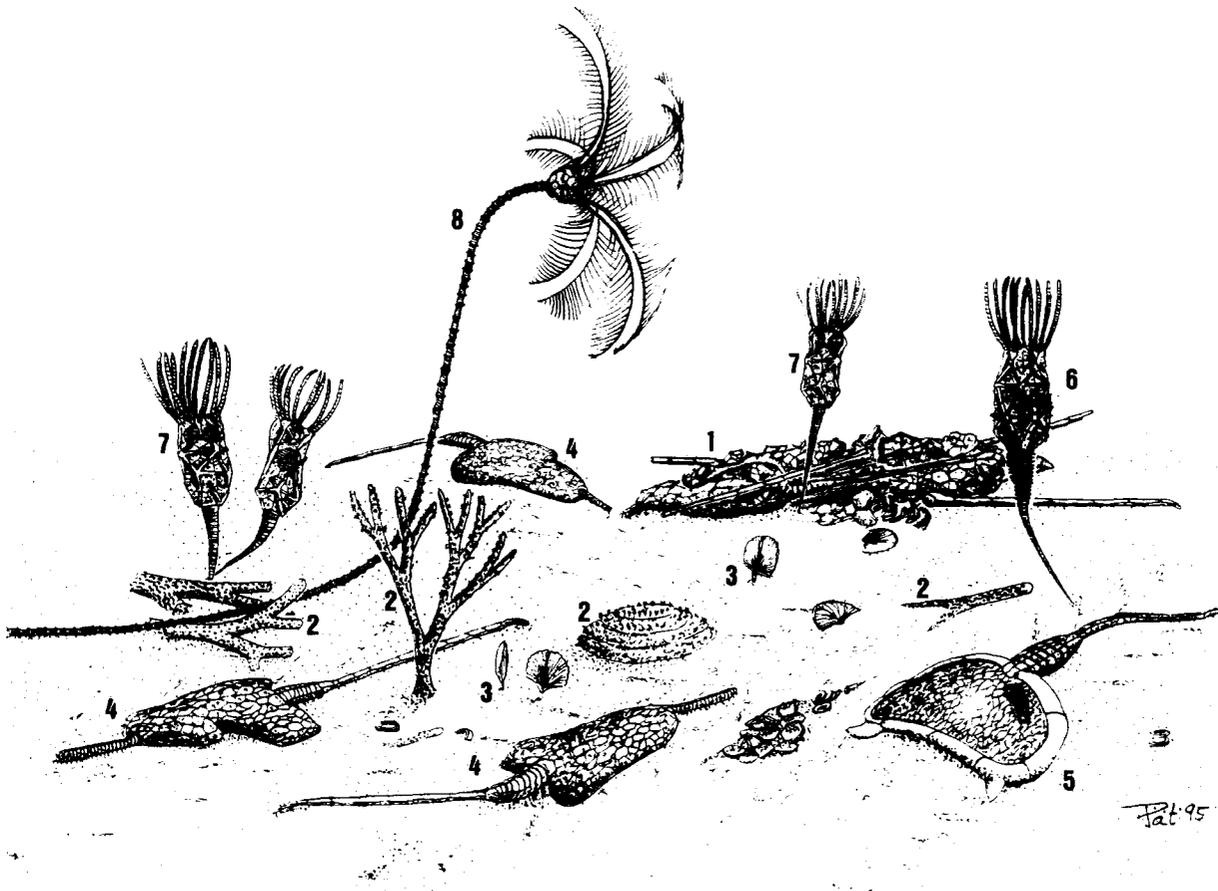


Fig. 1c.—Reconstrucción idealizada de la asociación de Carpoideos y Equinodermus presentes en el Viso del Marqués durante el Caradoc inferior. 1. Aglomeración de restos esqueléticos. 2. Diferentes colonias de briozoos. 3. Braquiópodos. 4. *Dendrocystites* n. sp. 5. *Bohemiaecystis jefferiesi*. 6. *Macrocytella pauli* n. sp. 7. *Homocystites geyeri*. 8. Cladida n. sp. (tomado de Gil, Domínguez, Escribano, Cruz, 1996).

1 mm (Paul, 1972), *Ch. languedociana* 0,5 mm, *Homocystites geyeri* 0,27 mm; lógicamente el grosor de las placas de *Macrocytella*, y por lo tanto su delicadeza, está en consonancia con la rareza de hallazgos de especímenes completos (Paul, 1972). No obstante, debemos tener en cuenta que la teca se encuentra fortalecida con la presencia en sus placas de repliegues en forma de crestas que fortalecen estructuralmente la teca a la vez que incrementan la superficie de intercambio gaseoso.

Las crestas de la superficie tecal forman en algunas especies de *Macrocytella* unas estructuras similares a pectinirrombos; Paul (1984) habla, refiriéndose a estas estructuras, de rombos groseros. Por nuestra parte opinamos que estas corrugaciones son el origen de los auténticos pectinirrombos ya que, en un sentido topológico, las diferencias entre ambas estructuras son mínimas. Al aumentar el

número de crestas, y por lo tanto la rigidez estructural de la teca, el espesor de sus paredes pudo disminuir y producirse el engrosamiento de la «nueva superficie tecal»: aquella que forman las aristas de las crestas accesorias (fig. 2b). Este proceso daría lugar a la aparición de demirrombos en los campos situados a ambos lados de las crestas principales, que resultan similares a los observados en *Cheirocytella*. Se establece, pues, un balance entre protección (en términos de rigidez estructural por engrosamiento o repliegue) y respiración (en términos de incremento de la superficie de intercambio y facilidad para la difusión de gases a través de una pared delgada). Una vez desarrolladas estructuras interiorizadas —y por lo tanto más protegidas— pudieron adelgazarse más aún y así mejorar el intercambio gaseoso, tras lo cual, estas estructuras pudieron concentrarse en determinadas áreas de la

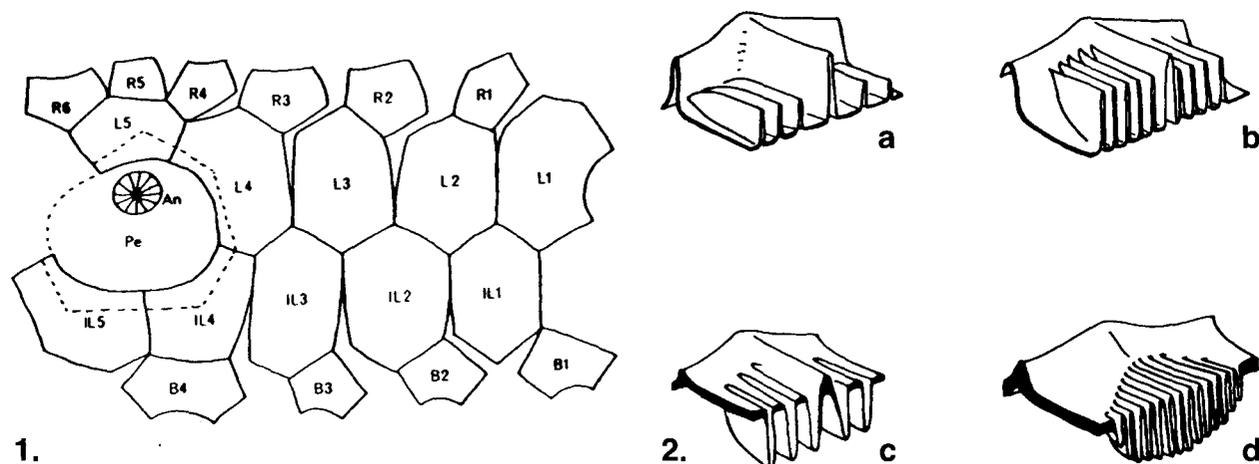


Fig. 2.— 1. Diagrama teselar de *Macrocystella mariae* Callaway, 1877 (tomado de Paul, 1984). 2. Origen propuesto de los pectinirrhombos a partir de las crestas de *Macrocystella*: a. *Macrocystella pauli*. b. *Macrocystella azaisi multicristata*. c. *Cheirocystella antiqua*. d. *Homocystites geyeri*.

teca permitiendo el engrosamiento de otras y mantener las mismas tasas de intercambio gaseoso.

Otra estructura interesante de la teca es el periprocto, se encuentra en un lateral de la teca. El periprocto es una lámina tegumentaria de gran tamaño con pequeñas placas poligonales donde se sitúa el ano en la cúspide de una pequeña pirámide. Paul (1968) le atribuye una función de compensación hidrostática. En la cara oral se sitúan el hidroporo y el gonoporo entre las placas O1 y O7. El sistema ambulacral tiene cinco ramas según el patrón 2-1-2. El suelo de los ambulacros está formado por unas placas que se sitúan entre las suturas de las placas orales y no sobre ellas (Paul, 1972).

El pedúnculo consiste en dos porciones bien diferenciadas: una región proximal y otra distal. El tramo proximal es mucho más grueso que el distal, tiene un gran lumen y está compuesto por dos tipos de osículos que se alternan. El osículo de mayor diámetro es el externo y su forma es un importante carácter diagnóstico. Los más pequeños, los internos, se intercalan entre los externos, los cuales ocultan parcialmente al interno. La articulación entre estos osículos es de tipo sinartrial. El pedúnculo distal es largo, muy fino, adelgazándose distalmente; sus osículos son cilíndricos con un diámetro mucho menor que su altura.

Paleontología sistemática

Superphylum DEXIOTHETICA Jefferies, 1979
 Phylum ECHINODERMATA Klein, 1734
 Subphylum BLASTOZOA Sprinkle, 1973
 Clase RHOMBIFERA Zittel, 1879

Orden DICHOPORITA Jaekel, 1899

Superfamilia GLYPTOCYSTITIDA Bather, 1899

Diagnosis: Una superfamilia de Rhombifera con pedúnculo xenomórfico bien desarrollado. La teca está formada por 4 basales, 5 interradales, 5-6 radiales y 7 orales. Si existen poros son pectinirrhombos (Paul, 1984).

Familia MACROCYSTELLIDAE Bather, 1899 enmendada Jaekel, 1918

Diagnosis: Una familia de Glyptocystitida sin pectinirrhombos, con una teca cilíndrica; con 6 placas radiales; un periprocto grande y flexible, formado por placas pequeñas y rodeado por 5 placas teca-les; braquiolas confinadas a la cara superior de la teca, elevándose desde los cinco ambulacros que se sitúan entre las placas orales (Paul, 1984).

Género incluido: *Macrocystella* Callaway, 1877.

Género *Macrocystella* Callaway, 1877

Diagnosis: Por ser *Macrocystella* Callaway el único género de la familia Macrocystellidae, la diagnosis del género coincide con la dada para la familia.

Sinónimos: *Cystidea* Barrande, 1868; *Mimocystites* Barrande, 1887; *Mimocystis* Barrande (nombre inválido; Carpenter, 1891; Haeckel, 1896 y Bather, 1900).

Paul (1967) recurrió ante la Comisión Internacional de Nomenclatura Zoológica la validación del nombre genérico *Macrocystella* frente a *Cystidea*, la decisión favorable fue anunciada en Melville y China (1970) efectuándose la suspensión del nombre *Cystidea* bajo poderes plenarios.

El nombre genérico *Mimocystites* se considera sinónimo de *Macrocystella*, prevaleciendo este último (Cuénot, 1953; Havlicek y Vanek, 1966; Paul, 1968; Chauvel, 1969). La descripción original de *Macrocystella mariae* Callaway, 1877 era insuficiente para separar claramente ambos géneros (Ubaghs, 1967); sin embargo la redescrición de esta especie realizada por Paul (1968) demuestra esta sinonimia (Paul, 1968; Chauvel, 1969).

Especies atribuidas: *M. mariae* Callaway, 1877 (Tremadoc, Inglaterra y Gales); *M. bavarica* (Barrande, 1868) (Tremadoc, Baviera); *M. bohémica* (Barrande, 1887) (Tremadoc, Bohemia); *M. azaisi* (Thoral, 1935) (Tremadoc superior, Montaña Negra); *M. tasseftensis* Chauvel, 1969 (Arenig inferior, Marruecos); *M. pauli* n. sp. (Caradoc inferior, Castilla-La Mancha); *non M. pachecoi* Meléndez, 1944 [= *Heliocrinites pachecoi* (Meléndez, 1944) en Chauvel, Meléndez y Le Menn, 1975, pág. 356].

Adicionalmente se ha descrito la subespecie *M. azaisi multicristata* Thoral, 1935 (*M. azaisi paucicristata* Thoral, 1935, sería equivalente al taxón nominal), así como varias formas descritas en nomenclatura abierta: *M. cf. mariae* Callaway, 1877 (Chauvel, 1969), procedente del Tremadoc superior de diversas localidades de Marruecos; *M. cf. mariae* Callaway, 1877 (Paul, 1984), del Tremadoc inferior de Gales; *Macrocystella cf. M. mariae* Callaway, 1877 (F. G. Aceñolaza, 1986), del Tremadoc inferior de varias localidades de Salta y Jujuy (Argentina).

Macrocystella pauli n. sp.

Derivación del nombre: Especie dedicada al Profesor C. R. C. Paul, de la Universidad de Liverpool, en reconocimiento a su labor en el estudio de los Cistideos, así como por el apoyo personal que nos ha brindado.

Diagnosis: Una especie de *Macrocystella* con placas columnares proximales externas de contorno circular, con unas epifacetas amplias, finas, de borde agudo y con prolongaciones del fulcrum. Las crestas principales de las placas tecales, son finas, de borde redondeado, destacan moderadamente sobre las accesorias y pueden no alcanzar el umbo; a cada lado de las crestas principales se disponen una o dos crestas accesorias.

Holotipo: Sólo se conoce un único ejemplar parcialmente desarticulado que queda designado como holotipo, ejemplar EO-151, colección de los autores, Departamento de Paleontología de la Universidad Complutense de Madrid.

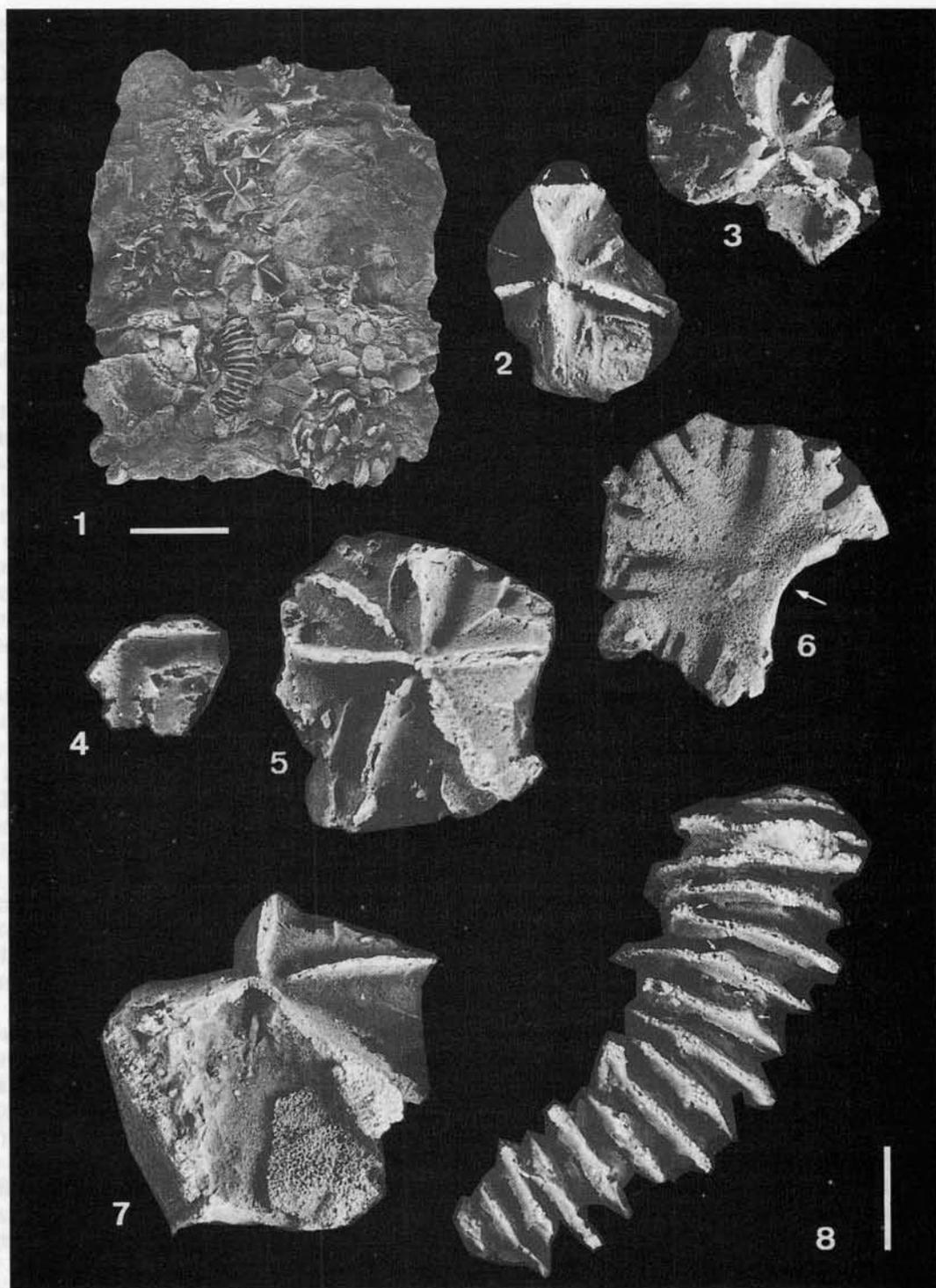
Localidad y estrato tipo: «Niveles ferruginosos de las Pizarras Cantera» de edad Caradoc inferior, situadas en el paraje de La Palomera, término municipal El Viso del Marqués, provincia de Ciudad

Real, España. Este punto y estrato tipo lo son también del rombífero *Homocystites geyesi*, 1996 (Gil, Domínguez, Escribano y Silván) y del Cornuta *Bohemiaecystis jefferiesi*, 1996 (Gil, Domínguez, Silván y Escribano).

Este hallazgo representa la verificación de la presencia de *Macrocystella* en materiales de edad Ordovícico superior. Placas aisladas de características similares encontradas en el Caradoc del País de Gales y en Escocia habían sido interpretadas previamente como homeomórficas de *Macrocystella* que posiblemente pudieron pertenecer a crinoides, ya que todas las especies conocidas se distribuían estratigráficamente desde el Tremadoc al Llandeilo; el descubrimiento de *M. pauli* en materiales de edad Caradoc ha permitido la ampliación de este rango en sus términos superiores y la reinterpretación de estas placas como pertenecientes a *Macrocystella* (comunicación personal de Paul, abril de 1996). Adicionalmente G. F. Aceñolaza (comunicación personal, mayo de 1996) nos informa de la presencia de placas de *Macrocystella* en los tramos superiores del Cámbrico superior de la Cordillera Oriental Argentina, provincia de Jujuy; lo cual amplía la distribución de este género en sus términos inferiores.

Descripción: El ejemplar estudiado presenta la teca desarticulada, si bien se han podido identificar algunas de las placas tecales dispersas, las cuales corresponden a cada uno de los cuatro ciclos de placas: basal (B), infralateral (IL), lateral (L) y radial (R). La teca debió tener una altura estimada en 19,5 mm y un diámetro de 8,6 mm. Por otro lado ha sido posible hacer una estimación del diámetro del tegumento periproctal. Respecto al pedúnculo es posible describir con detalle el área con más importancia sistemática: el pedúnculo proximal, que además se encuentra articulado.

Las placas tecales de *Macrocystella pauli* n. sp. tienen unas crestas, tanto las principales como las accesorias, delgadas y de borde redondeado; las crestas principales destacan en altura respecto a las accesorias y pueden no llegar al umbo (fig. 3.5 y 7); a cada lado de las crestas principales se sitúan una o dos crestas accesorias. La placa B4 tiene una cresta accesoria a cada lado de cada cresta principal (fig. 3.7); las placas del ciclo lateral (o infralateral) tienen una o dos (fig. 3.4, 5 y 6); finalmente las placas del ciclo radial tienen dos (fig. 3.3) o quizás tres crestas accesorias (fig. 3.2). En la placa del ciclo radial de la figura 3.2 una de las crestas accesorias tiene paredes de 0,03 mm; en las crestas de la placa del ciclo lateral (o infralateral) de la figura 3.3 se han medido espesores de 0,04 mm, 0,05 mm, 0,03 mm y 0,1 mm;



s i

Fig. 3.—*Macrocytella pauli* nov. sp. 1. Vista general del holotipo, en el extremo superior aparecen osículos tecaes de *Homocystites geyeri* y abajo a la derecha una teca desarticulada de *Dendrocystites* nov. sp.; se indican mediante flechas las placas que se figuran a continuación. La barra indica 10 mm. 2. Placa R5 (R4?). 3. Placa radial (R1, R2 o R3). 4. Placa del ciclo lateral o infralateral. 5. Placa del ciclo lateral o infralateral (L2, L3, IL1, IL2 o IL3). 6. Placa del marco periproctal, posiblemente L1. 7. Placa B4, en el extremo inferior derecho se sitúa superpuesta una placa teca de *Dendrocystites*. 8. Pedúnculo proximal. La barra indica 2 mm para la figura 2.8.

bien esta última medida se ha realizado cerca del plano de la placa donde las crestas tienen un espesor máximo y parece equivalente al espesor general de la teca.

Entre las placas tecales identificadas destaca por su tamaño y conservación una placa del ciclo basal (fig. 3.7). Esta placa es más grande que las placas de los ciclos infralateral, lateral y radial; su borde superior parece ancho y por otro lado presenta una cresta principal vertical por lo que la identificamos sin duda como la placa zigal o B4. En esta placa se ve claramente un borde inferior cóncavo, lo cual indica que la base de la teca era cóncava, además, los osículos superiores del pedúnculo tienen un diámetro ligeramente inferior a los inmediatamente siguientes (fig. 3.1 y 8) y se introducirían en la concavidad de la base de la teca. Desde la región umbonal de la placa B4 parten dos crestas de gran espesor que descienden oblicuamente hacia las articulaciones B4-B3 y B4-B1¹. En esta misma placa, otras crestas principales, aunque de grosor normal, se dirigen hacia arriba y hacia arriba a la derecha (articulaciones B4-IL4 y B4-IL3, respectivamente), ninguna de estas crestas alcanza el área umbonal; por otro lado una minúscula cresta, corta y muy poco elevada se dirige hacia abajo en dirección al pedúnculo. Se distinguen un total de tres crestas accesorias: una por encima de la cresta B4-IL3, otra por encima de la cresta B4-B3 y una tercera vertical a la derecha de la cresta vertical (B4-IL4), esta última indica que esta placa tiene un borde superior ancho (articulación B4-IL4); carácter que nos permite identificarla inequívocamente como B4.

En la figura 3.1 se observa una placa de superficie lisa, sin crestas y aspecto petaloideo, esta misma placa se ha ampliado en la figura 3.6 y representa la cara interna de una placa en la que se aprecia un contorno general poligonal con una escotadura de contorno redondeado, que permite identificarla como una placa del marco del periprocto (placas L5, L4, L3, IL4, IL5). La placa L5 tiene cinco facetas de articulación¹ (con las placas L4, R4, R5, R6 y L1); la placa IL4 tiene cuatro (L4, IL3, B4 e IL5) y la placa IL5 tiene cinco facetas (con las placas IL4, B4, B1, IL1 y L1); la placa L4 tiene seis (IL4, IL3, L3, R3, R4 y L5) y la L1 otras seis facetas (IL5, IL1, L2, R1, R6 y L5). Por todo lo expuesto, tan sólo podría tratarse de las placas L1 o L4 si bien, la forma general y el modelo propuesto de desarticulación nos hacen

pensar en L1, pero no podemos descartar que se trate de la placa L4. Con esta placa podemos estimar el diámetro del periprocto en unos 5-6 mm.

Se han identificado dos placas radiales que han quedado muy separadas entre sí. La placa de la figura 3.2 tiene un borde inferior horizontal, que aunque no es bien visible puede ser inferido por el trazado de las crestas verticales, ya que éstas siempre son perpendiculares al borde de la placa. Esta placa ha de ser la R5 o lo que es menos probable la R4. En la placa de la figura 3.3 se observa que no hay crestas verticales por debajo del umbo, sino que tiene dos crestas oblicuas descendentes; por lo tanto, esta placa posee un vértice en su extremo inferior y puede ser identificada con una de las siguientes placas: R1, R2 o R3, sin poder precisar más. En cualquier caso debemos destacar la existencia de dos prominencias en los bordes superiores en las que se articulaban las braquiolas en un número aparente de, al menos, dos por ambulacro.

Respecto a la placa ilustrada en la figura 3.5, puede tratarse de una placa del ciclo lateral (L2 o L3) o bien del ciclo infralateral (IL1, IL2 o IL3). Tres de las crestas principales se unen en la región umbonal mientras que las otras tres no lo alcanzan; hay una o dos crestas accesorias a cada lado de las crestas principales, son más delgadas y de menor altura que éstas.

El resto de las placas tecales del fósil son de difícil identificación debido al carácter fragmentario de las mismas o por permanecer por debajo de otras y por lo tanto, no ser observables.

Del pedúnculo sólo se ha conservado la región proximal; en este tramo se observa la característica, y mal denominada, «estructura telescópica», en la que existen unos osículos externos anulares grandes y otros internos menores que se intercalan entre los externos. Unos y otros se unen mediante articulaciones sinartriales, en las que el eje del *fulcrum* rota 18° entre articulación y articulación. Las placas columnares proximales externas tienen un perímetro circular y presentan una amplia epifaceta laminar de borde muy agudo (fig. 3.8). La articulación de las columnares externas con las internas se realiza mediante un *fulcrum* visible desde el exterior, que se prolonga exteriormente como una cresta en las epifacetas superiores de las columnares externas y como dos crestas pequeñas separadas por un surco en las epifacetas inferiores de las mismas, si bien estas últimas son menos evidentes (fig. 3.8).

Comparación con otras especies: Chauvel (1969) ofrece una clave de identificación para las especies de *Macrocystella*; que se estructura según dos entradas: 1. forma de las placas pedunculares proximales y 2. ornamentación de las placas tecales. Efectivamente, estos dos son los caracteres más

¹ Empleamos el término *articulación* en su sentido anatómico clásico, tal y como lo recoge el Diccionario de la Lengua Española de la Real Academia Española: «Unión de un hueso u órgano esquelético con otro, ya sea del dermatoesqueleto o del neuroesqueleto» y no en su acepción más general «Unión entre dos piezas rígidas que permite el movimiento relativo entre ellas».

relevantes en la determinación de los ejemplares de *Macrocystella* (Paul, 1984). Entre las especies descritas, *Macrocystella pauli* nov. sp. tiene un aspecto general similar a *M. mariae*, si bien estas especies se diferencian claramente tanto por las crestas de las placas tecaes como por la estructura del pedúnculo (Paul, comunicación personal, febrero de 1996).

Las placas tecaes de *Macrocystella pauli* nov. sp. tienen 1 ó 2 crestas accesorias a cada lado de las crestas axiales principales; una tercera cresta pudo estar presente en algún punto del ciclo radial (fig. 3.2). Este carácter lo diferencia claramente de *M. mariae* (con al menos 2 crestas accesorias), *M. bohémica* (con 2-3 crestas accesorias), *M. azaisi* (con 3 crestas en las placas del ciclo lateral e infralateral y 5 ó 6 en el ciclo basal), *M. azaisi multicristata* (con 5-8 crestas accesorias en cada placa tecal) y *M. bavarica* (con crestas muy numerosas que forman, en posición radial, al unirse con las crestas del campo paraxial contiguo, una fina línea sobreelevada que se une al umbo). Las crestas principales y accesorias de *Macrocystella pauli* nov. sp. son finas y de borde redondeado, contrastando con las presentes en el resto de las especies descritas; por otro lado, las crestas principales destacan moderadamente en altura, lo que la diferencia de *M. azaisi* y *M. tasseftensis*. Las crestas principales en *M. azaisi* son gruesas, de borde afilado y mucho más elevadas que las accesorias, diferenciándose con claridad de las crestas de *Macrocystella pauli* nov. sp. La nueva especie tiene las crestas principales con el borde menos agudo que *M. bohémica* o *M. mariae* (Paul, comunicación personal, febrero de 1996). En *Macrocystella pauli* nov. sp. las crestas principales pueden no alcanzar completamente el umbo, lo que la diferencia de *M. bavarica*, *M. bohémica*, *M. mariae* y *M. azaisi*, siendo esta separación mucho menos acusada que en *M. tasseftensis*.

Respecto al pedúnculo, las columnares proximales externas de *Macrocystella pauli* nov. sp. tan sólo se parecen, entre las especies descritas, a las de *M. mariae*, ya que ambas especies tienen amplias epifacetes de contorno circular, finas y de borde agudo. Las otras especies presentan epifacetes engrosadas y más cortas que las que presentan *Macrocystella pauli* nov. sp. y *M. mariae*; tanto en *M. azaisi* como en *M. tasseftensis* el borde de estos osículos son gruesos, teniendo el osículo aspecto cilíndrico de superficie lisa en *M. tasseftensis* y finamente ornamentado en *M. azaisi*; en *M. bohémica* el borde es agudo con una epifaceta superior convexa y la inferior plano-cóncava; finalmente en *M. bavarica* aunque el borde de estas placas es agudo, está festoneado por diez prolongaciones a manera de espinas. El pedúnculo de *Macrocystella pauli* nov. sp. se diferencia del de *M. mariae* en que en esta última carecen de las prolongaciones de las crestas del *fulcrum*

en las epifacetes superiores (fig. 3.8). Por otro lado en *M. mariae*, el *fulcrum* de la cara inferior de las placas columnares externas está desplazado 45° respecto al superior y en los osículos internos los *fulcra* son coaxiales (Paul, 1968), mientras que en *M. pauli* nov. sp. hay un desfase de 18° entre los *fulcra* de articulaciones consecutivas. Una especie aún no descrita procedente de Bolivia tiene un pedúnculo similar (Paul, comunicación personal, febrero de 1996).

AGRADECIMIENTOS

Los autores deseamos expresar nuestro agradecimiento en primer lugar al Profesor C. R. C. Paul de la Universidad de Liverpool por aceptar la dedicatoria de la nueva especie así como las constantes aportaciones a los trabajos sobre pelmatozoos actualmente en curso. Además queremos dedicarle nuestro reconocimiento al revisor anónimo que sin duda ha contribuido a la mejora del texto.

Referencias

- Aceñolaza, F. G. (1986). El género *Macrocystella* (Cystoidea) en el Tremadociano de Salta y Jujuy. *Actas Congreso Paleontológico y Bioestratigráfico de Argentina*, 133-137.
- Barrande, J. (1868). Silurische Fauna aus der Umgebung von Hof in Bayern. *Neues. Jb. Miner. Geol. Paläont.*, 641-696.
- Barrande, J. (1887). *Système silurien du Centre de la Bohême*, tomo VII, Classe des Echinodermes. Ordre des cystidées, Prague-Leipzig, 233 págs.
- Bather, F. A. (1899). A phylogenetic classification of the pelmatozoa. *Rep. Brit. Assoc.*, 1898, 916-923.
- Bather, F. A. (1900). The Echinodermata. The Pelmatozoa. En: E. R. Lankester (ed.), *A Treatise on Zoology*, Londres, 3, 1-344.
- Callaway, C. (1877). On a new area of Upper Cambrian rocks in South Shropshire, with a description of a new fauna. *Q. Jl. geol. Soc. London*, 33, 652-672.
- Carpenter, P. H. (1891). On certain points in the morphology of the Cystoidea. *J. Linn. Soc. Zool.*, 24, 1-52.
- Chauvel, J. (1969). Les échinodermes macrocystellides de l'Anti-Atlas marocain. *Bull. Soc. géol. minéral. Bretagne*, 1, 21-32.
- Chauvel, Meléndez y Le Menn (1975). Les échinodermes (Cystoïdes et Crinoïdes) de l'Ordovicien supérieur de Luesma (Sud de l'Aragon, Espagne). *Estudios Geol.*, 31, 351-364.
- Cuenot, L. (1953). Classe de Cystidés. En: *Traité de Paléontologie*, tomo III, Masson Éditeurs, París, 607-628.
- Gil Cid, M. D., Domínguez, P., Escribano, M., y Cruz, M. C. (1996). Una paleoasociación del Ordovícico superior de Sierra Morena Oriental: equinodermos y cordados. *IX Simposio Ibérico de Estudios del Bentos Marino*. J. M. Vieitez y J. Junoy (eds.), Alcalá de Henares, 342-343.
- Gil Cid, M. D., Domínguez, P., Silván, E., y Escribano, M. (1996). *Bohemiaecystis jefferiesi*. Primer Cornuta para el Ordovícico español (Estudios Geológicos).
- Gil Cid, M. D., Domínguez, P., Escribano, M., y Silván,

- E. (1996). Un nuevo Rombífero, *Homocystites geyeri* n. sp., en el Ordovícico de El Viso del Marqués (Ciudad Real). *Geogaceta* 20 (1), 216-219.
- Haeckel, E. (1896). Die Cambrische Stammgruppe des Echinodermen. *Jena Z. Natur.*, 30, 393-404.
- Havlíček, V., y Vaněk, J. (1966). The biostratigraphy of the Ordovician of Bohemica. *Sborn. geol. ved. Paleont.*, 8, 7-69.
- Jaekel, O. (1899). *Stammesgeschichte der Pelmatozoen*, 1, Thecoidea und Cystoidea, Berlín, 1-442.
- Jefferies, R. P. S. (1979). The Origin of Major Invertebrate Groups. En: M. R. House (ed.), *Systematics Association*, sp. vol., 12, 443-477.
- Meléndez, B. (1944). Contribución al estudio del Paleozoico aragonés. *Trab. Inst. Cienc. Nat.*, Madrid, 3, 1-149.
- Melville, R. V., y China, W. E. (1970). Opinion 927. Cystidea Barrande, 1898 (cystoides): suppressed under the plenary powers. *Bull. zool. Nomencl.*, 27, 91-92.
- Paul, C. R. C. (1967). Cystidea Barrande, 1868 (cystoidea: Glyptocystitida): proposed suppression under the plenary powers Z. N. (S.) 1913. *Bull. Zool. Nomencl.*, 24, 304-307.
- Paul, C. R. C. (1968). *Macrocystella* Callaway, the earliest Glyptocystitid Cystoid. *Palaentology*, 11, 580-600.
- Paul, C. R. C. (1972). *Cheirocystella antiqua* gen. et sp. nov. from the Lower Ordovician of Western Utah, and Its bearing on the Evolution of the Cheirocrinidae (Rhombifera: Glyptocystitida). *Geol. studies of Brigham Young University*, 19, 15-63.
- Paul, C. R. C. (1984). British Ordovician Cystoids, part 2: *Dichoporita rhombifera*. *Monogr. palaentogr. Soc. London*, public. n.º 563, part. of vol. 136 for 1982, 65-152.
- Sprinkle, J. (1973). Morphology and evolution of Blastozoans echinoderms. *Spec. Publ. Mus. Comp. Zool. of Harvard*, Cambridge, 1-284.
- Thoral, M. (1935). *Contribution a l'étude Paléontologique de l'Ordovicien inférieur de la Montagne Noire et revision sommaire de la fauna cambrienne de la Montagne Noire*, Montpellier, 1-362.
- Ubaghs, G. (1967). Eocrinoids. En: R. C. Moore (ed.), *Treatise on invertebrate paleontology. S. Echinodermata*, Univ. of Kansas Press, y *Geol. Soc. Amer.*, Boulder y Lawrence, S455-S494.
- Zittel, K. von (1879). Protozoa, Coelenterata, Echinodermata und Molluscoidea. *Handbuch der Paläontologie*, 1, *Paläozoologie*, 1: 1-767.

Recibido el 25 de mayo de 1996.

Aceptado el 30 de julio de 1996.