

BOHEMIAECYSTIS JEFFERIESI N. SP.; PRIMER CORNUTA PARA EL ORDOVICICO ESPAÑOL

M. D. Gil Cid *, P. Domínguez Alonso *, E. Silván Pobes ** y M. Escribano Ródenas *.

RESUMEN

Se describe la nueva especie *Bohemiaecystis jefferiesi* n. sp., un nuevo Carpoideo encontrado en los materiales de edad Caradoc inferior de Sierra Morena oriental en las cercanías de El Viso del Marqués, provincia de Ciudad Real. Este hallazgo supone el primer representante de la Clase Cornuta para el Ordovícico español y su interés incide especialmente en la comprensión del género *Bohemiaecystis*, ya que hasta la fecha estaba descrito a partir de un único ejemplar procedente del Ordovícico medio de Bohemia. Gracias al hallazgo de estos ejemplares se completa la filogenia de los Scotiaecystidae al establecerse un claro vínculo entre *Bohemiaecystis* y *Scotiaecystis*. Adicionalmente se completa una laguna en el registro fósil de los Cornuta durante el Caradoc.

Palabras clave: *Bohemiaecystis*, *Scotiaecystidae*, *Cornuta*, *Carpoidea*, *Calcichordata*, *Caradoc*, *España*.

ABSTRACT

This paper describes the new species *Bohemiaecystis jefferiesi* n. sp., a new Carpoide found in the lower Caradoc materials of eastern Sierra Morena in the neighbourhood of El Viso de El Marqués, in the province of Ciudad Real, SW Spain. This find represents the first representative of the Class Cornuta for the Iberian Ordovician and is especially important for the comprehension of the genus *Bohemiaecystis*, since to date this was described only from one specimen from the middle Ordovician of Bohemia. Thanks to this material, the phylogeny of the Scotiaecystidae may be properly established, since a clear link between *Bohemiaecystis* and *Scotiaecystis* is observed. Moreover it has filled a gap in the fossil record of the Cornuta during the Caradoc.

Key words: *Bohemiaecystis*, *Scotiaecystidae*, *Cornuta*, *Carpoidea*, *Calcichordata*, *Caradoc*, *Spain*.

Introducción

El objeto del presente trabajo es dar a conocer un nuevo Carpoideo Cornuta: *Bohemiaecystis jefferiesi* n. sp. para el Caradoc Inferior de Sierra Morena oriental (fig. 1). El género *Bohemiaecystis* fue descrito por Caster en el *Treatise of Paleontology* basándose en el único ejemplar conocido, y que se encuentra actualmente depositado en el Museo Nacional de Praga (*B. bouceki* Caster in Ubaghs, 1967); la incorporación del nuevo material supone por lo tanto, un incremento cuantitativo y cualitativo que completa el conocimiento de este género así como las relaciones evolutivas entre los Scotiaecys-

tidae. Los primeros carpoideos se conocieron, casi simultáneamente, a mediados del siglo XIX para Bohemia (Barrande, 1859) y España (Prado, Verneuil y Barrande, 1860), lugares donde se encontraron y describieron ejemplares de *Trochocystites*, que caracterizaban la «Fauna Primordial» (el actual Cámbrico Medio). En relación con España, las Clases Cincta y Mitrata aparecen citadas en la bibliografía paleontológica desde 1860 y 1978 respectivamente. Para la Clase Cincta, podemos citar entre otros: Gislén, 1927; H. Sampelayo, 1933 y 1935; Meléndez, 1952a, 1952b y otros; Schroeder, 1972 y 1973; Friedrich, 1993; Szdzy, 1982 y 1993; Gil y Domínguez, 1995 y 1996. Para la Clase Mitrata:

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

** Departamento de Didáctica de las Ciencias Experimentales. Facultad de Educación. Centro de Formación del Profesorado. Universidad Complutense de Madrid. 28040 Madrid.

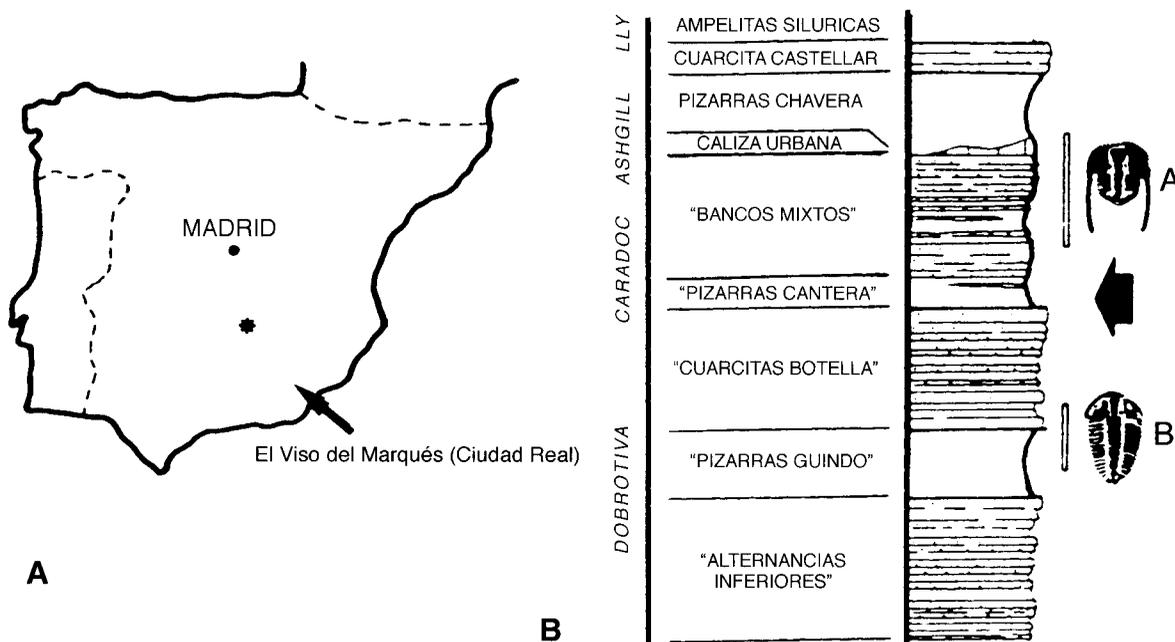


Fig. 1.—a: Mapa de situación geográfica de El Viso del Marqués. b: Posición estratigráfica del material objeto de este estudio (modificado de Gutiérrez, Rábano y Sarmiento, 1994).

Chauvel y Meléndez, 1978; Gutiérrez, Chauvel, Meléndez y Smith, 1984; Gutiérrez y Meléndez, 1987; Domínguez y Gutiérrez, 1990).

Consideraciones filogenéticas

Los primeros restos de Cornuta españoles fueron identificados en 1992 en materiales de edad Cámbrico Medio procedentes de la localidad extremeña de Zafra; se trata de una nueva especie de *Ceratocystis*, y que fue dada a conocer en 1995 en el IV European Echinoderms Colloquium celebrado en Londres (Gil, Domínguez y Silván, 1995). A principios de ese mismo año identificamos una nueva forma de Cornuta en el Ordovícico Superior de Sierra Morena oriental, del que hasta la actualidad hemos obtenido cinco ejemplares especialmente completos así como varios osículos aislados. Por otro lado, y acompañando a este nuevo Cornuta, se encuentran los primeros fósiles españoles de Soluta, cuyo estudio es el objeto del presente trabajo (Gil, Domínguez, Escribano y Cruz, 1996 y Gil, Domínguez, Cruz y Escribano, en prensa b).

Los carpoideos forman un grupo parafilético de invertebrados marinos del Paleozoico inferior y medio que dieron origen a equinodermos y cordados (Jefferies, 1986). Fueron organismos epibentónicos con una forma general muy asimétrica fruto

de la recumbencia sobre el costado derecho de un animal bilateral sésil similar al actual *Cephalodiscus* (arquetipo *Dexiothetica*; Jefferies, 1986), con la consiguiente atrofia de este flanco; sin embargo, tanto en la línea evolutiva que dio lugar a equinodermos como la que dio lugar a cordados aparece una marcada tendencia hacia una nueva simetría bilateral que en equinodermos quedaría enmascarada finalmente por la adquisición de una pseudosimetría radial pentámera, posteriormente modificada en algunas de sus estirpes mediante nuevas tendencias bilaterales. La teoría del *Dexiothetica* explica satisfactoriamente las asimetrías observadas, especialmente durante el desarrollo, en equinodermos, cordados y obviamente en los diferentes Carpoideos. El nuevo plan general de organización adquirido y la posterior aparición de un esqueleto dérmico calcítico con microestructura estereómica (el que aún mantienen los actuales equinodermos) posibilitó la diversificación de estos animales y la aparición de los Carpoideos. Los caracteres estructurales básicos característicos de este grupo son la posesión de una *cabeza* o *teca* que engloba las cavidades corporales principales y una *cola* o *estela* que se inserta en su extremo posterior.

Hasta el momento se han descrito cinco grupos de carpoideos: Clase Soluta, Clase Cornuta, Clase Mitrata, Clase Cincta y Clase Ctenocystoidea. Los estudios de anatomía comparada muestran unos cla-

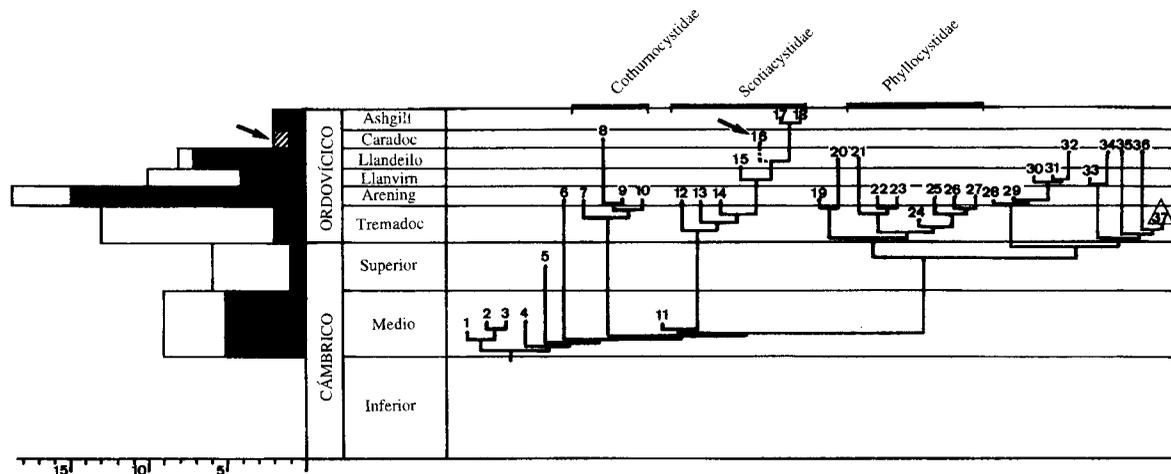


Fig. 2.—Esquema filogenético de los Cornuta, basado en Smith 1994 sobre datos de Cripps 1991. Se han superpuesto los datos estratigráficos y cladísticos para mostrar los rangos de distribución y el número de taxones presentes en cada división temporal. Estos se muestran en negro en el gráfico de barras de la izquierda; las barras en blanco indican los taxones fantasma que deberían estar presentes para hacer congruente la filogenia con la distribución temporal. Se indica en rayado el taxón fantasma postulado para el ordovícico y ahora identificado con *Bohemiaecystis jefferiesi* n. sp. Los taxones son: 1. *Ceratocystis* n. sp. de Zafra; 2. *Ceratocystis perneri*; 3. *Ceratocystis vizcainoi*; 4. *Protocystites menevensis*; 5. *Nevadaecystis americana*; 6. *Cothurnocystis primaeva*; 7. *Cothurnocystis fellinensis*. 8. *Procothurnocystis owensi*; 9. *Cothurnocystis courtesollei*; 10. *Cothurnocystis elizae*; 11. *Cothurnocystis bifida*; 12. *Thoralicystis melchiori*; 13. *Thoralicystis zagoraensis*; 14. *Thoralicystis griffei*; 15. *Bohemiaecystis bouceki*; 16. *Bohemiaecystis jefferiesi* n. sp.; 17. *Scotiacystis collapsa*; 18. *Scotiacystis curvata*; 19. *Amygdalotheca griffei*; 20. *Milonicystis kerfernei*; 21. *Phyllocystis salairica*; 22. *Phyllocystis blayaci*; 23. *Phyllocystis crassimarginata*; 24. *Prochauvelicystis semispinosa*; 25. *Chauvelicystis spinosa*; 26. *Chauvelicystis ubaghsi*; 27. *Chauvelicystis vizcainoi*; 28. *Galliacystis lignieresii*; 29. *Progalliacystis ubaghsi*; 30. *Hanusia prilepensis*; 31. *Hanusia sarkensis*; 32. *Hanusia obtusa*; 33. *Reticulocarpos hanusi*; 34. *Beryllia miranda*; 35. *Domfrontia pissotensis*; 36. *Prokopicystis mergli*; 37. Clase Mitrata.

ros vínculos entre carpoideos, equinodermos y cordados, existiendo en los primeros una separación temprana en dos linajes: la línea de los cordados (Clases Cornuta y Mitrata) y la línea que daría lugar a los equinodermos (Clases Cineta y Ctenocystoidea); el quinto grupo de carpoideos, los Soluta, se sitúa filogenéticamente como grupo nodal de los anteriores es decir, es interpretado como el grupo de carpoideos más primitivo del que derivarían las otras cuatro clases.

Se conocen cerca de cuarenta especies de Cornuta difícilmente agrupables en categorías sistemáticas linneanas concretas, resultando especialmente útil la ordenación de éstas según un esquema filogenético cladista, siguiendo los principios de la sistemática evolutiva. En su conjunto podemos estimar sin reservas que los fósiles de Cornuta son muy escasos, pudiendo ser considerados bioindicadores de condiciones ambientales muy concretas debido a su especial vinculación con el sustrato; adicionalmente es destacable, desde un punto de vista antropocéntrico, su importancia filogenética al constituir la Clase Cornuta una parte importante del grupo troncal («Stem Group» en la terminología sajona) de todos los Cordados actuales.

Uno de los grandes problemas de esta Clase es su distribución restringida tanto temporal como geo-

gráfica. Aunque localmente hay especies muy abundantes (v. g. *Ceratocystis perneri* Jaekel, 1901 en el Cámbrico Medio de Skrije, Bohemia), hay otras descritas en base a un único ejemplar fragmentario (v. g. *Nevadaecystis americana* (Ubaghs, 1963)). Considerados en su conjunto, los Cornuta tendrían la distribución cronológica que comprende el período Cámbrico Medio-Ashgill, según se ilustra en el filograma de la figura 2; en esta misma figura se indican mediante barras en negro las especies conocidas y en blanco las especies esperadas para cada división temporal concreta. Estas especies esperadas constituyen lo que Norell (1992) denominó «linaje fantasma» y hace referencia a aquella estirpe evolutiva de la cual no existe registro fósil pero que por coherencia filogenética y estratigráfica ha de ser hipotetizada ya que constituye en sí misma una laguna en el registro fósil. Para los *Scotiacystis* (Ashgill) debió de existir necesariamente un antecesor. *Bohemiaecystis bouceki* (Llanvirn?-Llandeilo) cubriría hasta el momento este hueco. Aún así, entre ambas edades existe un lapso de tiempo lo suficientemente amplio como para hacer sospechar la existencia de una especie intermedia. Cripps (1991) postuló la existencia de un linaje fantasma durante el Caradoc; *Bohemiaecystis jefferiesi* nov. sp. sería, por lo tanto, dicho taxón.

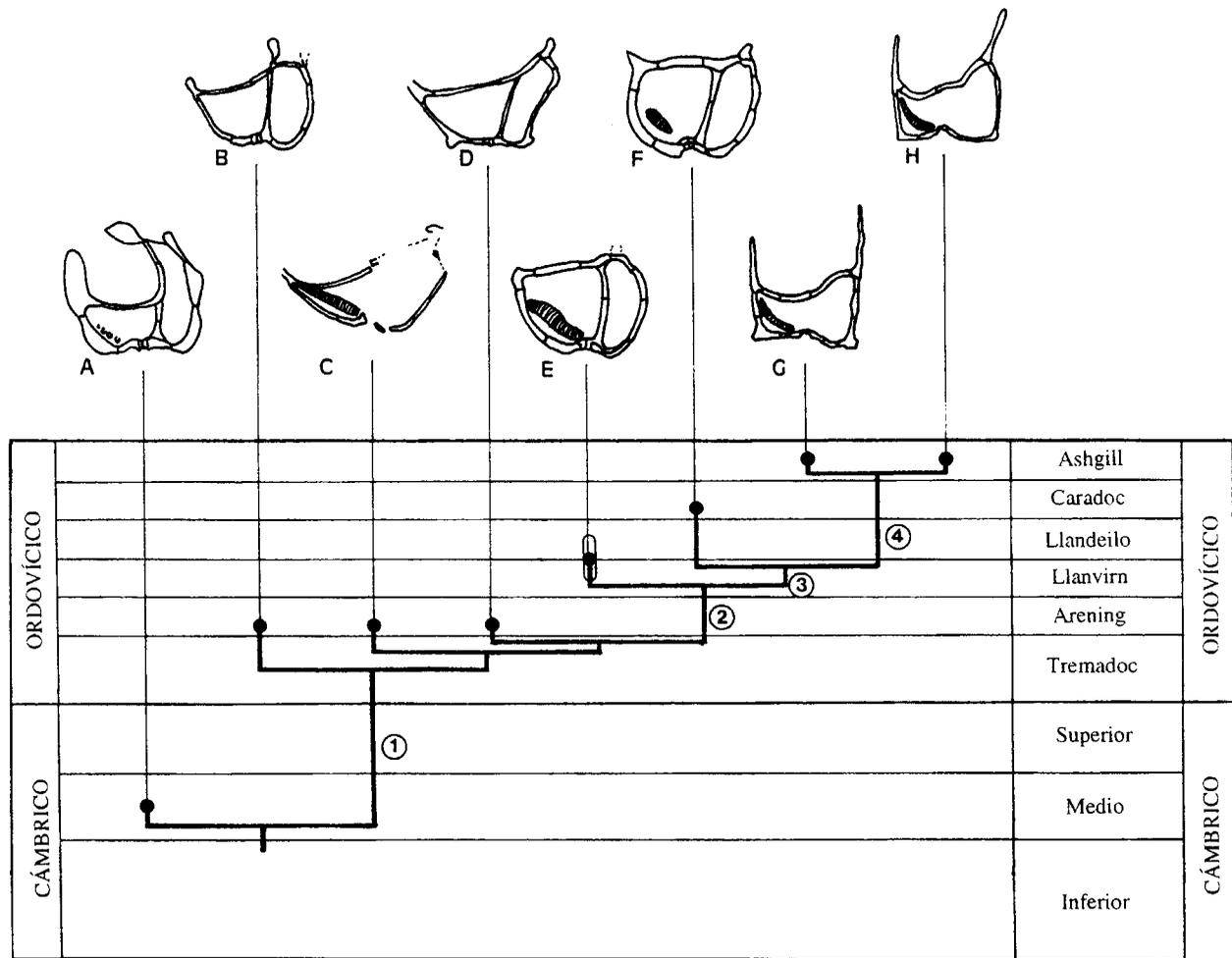


Fig. 3.—Filogenia de los Scotiaecystidae; se ha incluido *Cothurnocystis bifida* como grupo externo ya que es el Cornuta no Scotiaecystidae más próximo a esta familia. **A:** *Cothurnocystis bifida*; **B:** *Thoralicystis melchiori*; **C:** *Thoralicystis zagoraensis*; **D:** *Thoralicystis griffei*; **E:** *Bohemiaecystis bouceki*; **F:** *Bohemiaecystis jefferiesi*; **G:** *Scotiaecystis collapsa*; **H:** *Scotiaecystis curvata*. **Internodo 1:** Aparición del osículo *s*, barras interbranquiales integradas por un único osículo. **Internodo 2:** Boca súpera, pérdida del apéndice perioral *c*, aparece el osículo *r*. **Internodo 3:** Curvatura dorsoventral de la cabeza, callosidades ventrales, flexión del osículo *k*. **Internodo 4:** osículos tegumentarios altos y delgados, desarrollo de protuberancias en la cara inferior, barras interbranquiales no lamelares.

Existen diversas reconstrucciones filogenéticas que difieren en la ubicación de algunas especies; sin embargo hay un consenso general en considerar la existencia de tres grupos claramente monofiléticos: Cothurnocystidae, Scotiaecystidae y Phyllocystidae (fig. 2); de estos tres clados, el de los Cothurnocystidae es el más primitivo y en él se agrupan *Procothurnocystis owensis* y algunas de las especies atribuidas a *Cothurnocystis*. El más avanzado de estos grupos es el de los Phyllocystidae, que comprende tres géneros: *Phyllocystis*, *Prochauvelocystis* y *Chauvelocystis*. Ocupando una posición intermedia entre Cothurnocystidae y Phyllocystidae se encuentran los

Scotiaecystidae, que quizás sea el grupo más homogéneo que podemos encontrar entre los Cornuta. Los Scotiaecystidae se caracterizan por la estructura peculiar de sus hendiduras branquiales y por la presencia de un osículo exclusivo de este grupo situado en el borde anterior del marco de la cabeza: se trata del osículo *s*. Hasta ahora se han descrito seis especies de Scotiaecystidae agrupadas en tres géneros (fig. 3): *Thoralicystis* (*Th. melchiori*, *Th. zagoraensis* y *Th. griffei*), *Bohemiaecystis* (*B. bouceki*) y *Scotiaecystis* (*S. curvata* y *S. collapsa*). De estas especies la mejor conocida hasta ahora es *Scotiaecystis curvata* (Bather, 1913).

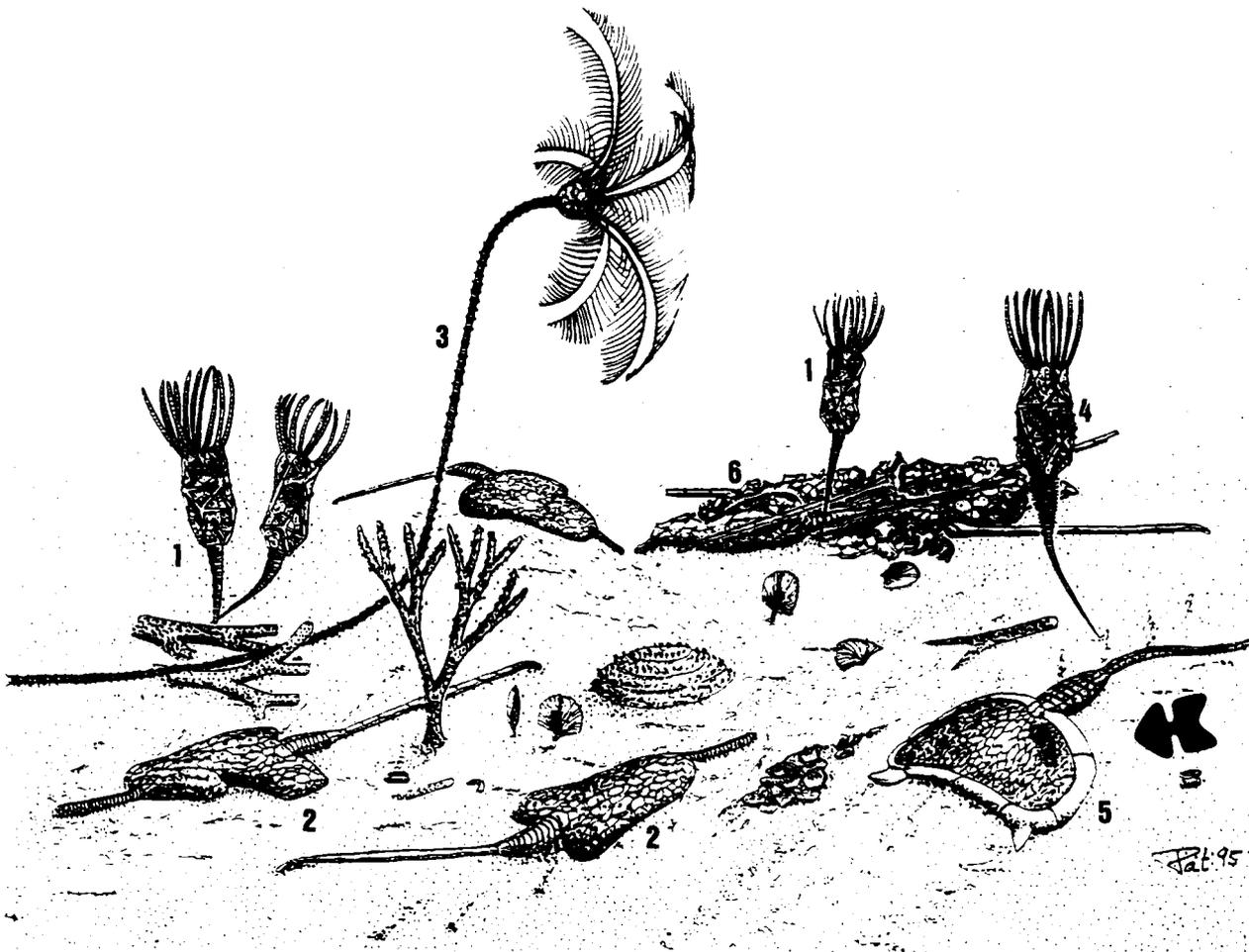


Fig. 4.—Reconstrucción idealizada de la asociación de equinodermos y carpoideos presentes en El Viso del Marqués durante el Caradoc inferior (tomado de Gil, Domínguez, Escribano y Cruz, 1996). 1. *Homocystites* n. sp. (Rhombifera Cheirocrinidae, Gil, Domínguez, Escribano y Silván, en prensa. 2. *Dendrocystites* n. sp. (Soluta Dendrocystidae; Gil, Domínguez, Cruz y Escribano, en prensa b). 3. Crinoidea Cladida n. gen n. sp. 4. *Macrocystella*, Rhombifera Macrocystellidae, Gil, Domínguez, Cruz y Escribano, en prensa b). 5. *Bohemiaecystis jefferiesi* n. sp. (Cornuta Scotiaecystidae). 6. Cúmulo de oscículos formado por rodadura y aglutinación; en este caso se representan restos de *Dendrocystites* y de *Homocystites*.

Consideraciones paleoecológicas¹

Entendemos que estos organismos se desarrollaron en fondos marinos relativamente someros sobre sustratos blandos (arenas fangosas), en una rica y variada asociación en la que coexistían trilobites, braquiópodos, briozoos, equinodermos y cordados; se trataba de un ambiente con corrientes moderadas que permitía la formación de cúmulos de oscículos por rodadura de restos cadavéricos de Carpoideos y Equinodermos. Las características bióticas y abióticas encontradas permiten atribuir a esta paleoasociación un grado de autoctonía elevado y refleja,

con una buena aproximación la composición original de la comunidad. El único elemento neotónico detectado, y posiblemente alóctono, son los escasos restos encontrados de Cefalópodos ortoconos.

La práctica totalidad de los fósiles colectados corresponde a organismos epibentónicos, no habiendo sido detectados elementos endobentónicos ni planctónicos. Por otro lado debemos destacar la abundancia de organismos filtradores (tanto pasivos como activos, lo que incluye algunos Trilobites) y detritívoros ramoneadores (los Carpoideos Soluta), indicativo de nutrientes en suspensión así como depositados sobre el sustrato. En este sentido, es interesante destacar que ambos carpoideos ocupaban nichos diferentes, ya que *Dendrocystites* reco-

¹ Este apartado es un avance de un trabajo específico que actualmente se encuentra en fase de redacción.

gía partículas del sustrato mediante su brazo anterior, mientras que *Bohemiaecystis* aspiraba el agua situada justo por encima del sustrato separando, presumiblemente, las partículas en suspensión mediante un filtro faríngeo mucoso (fig. 4).

Paleontología sistemática

Superphylum DEXIOTHETICA Jefferies, 1979.
Phylum CHORDATA Bateson, 1886.
(«Stem group» Chordata.)
Clase CORNUTA Jaekel, 1900.
Familia Scotiaecystidae Caster y Ubaghs, in Ubaghs, 1967

Descripción: Los representantes de esta familia se caracterizan por tener una cabeza muy aplanada, con un patrón concreto de placas marginales (poseen la placa *s*), una boca súpera y, sobre todo, por la peculiar estructura en barras de las hendiduras branquiales.

Géneros atribuidos y distribución: *Thoralicystis* (Ordovícico inferior de Marruecos y Sur de Francia), *Bohemiaecystis* (Llanvirn?-Caradoc de Bohemia, Bretaña y Castilla-La Mancha); *Scotiaecystis* (Ashgill de Escocia e Irlanda del Norte).

Tribu *Scotiaecystini* Cripps, 1988

Géneros atribuidos: *Bohemiaecystis* y *Scotiaecystis*.

Observaciones: Scotiaecystini forma un grupo coherente frente a *Thoralicystis*; este último posee una boca parcialmente frontalizada y no supera y presenta dos apéndices orales (osículos *c* y *b*) en lugar de uno (osículo *b*).

Género *Bohemiaecystis* Caster, in Ubaghs, 1967

Diagnosis (enmendada): La cabeza es subrectangular, algo acorazonada, estrechándose cerca de la inserción de la cola. Los tegumentos supra e infracentrales están integrados por placas poligonales planas; las barras interbranquiales son lamelares y sobresalen de la superficie general del tegumento dorsal.

Especies atribuidas: *B. bouceki* Caster 1967 (Llanvirn?-Lleandei de Bohemia), *B. jefferiesi* n. sp.

Observaciones: *Bohemiaecystis* fue descrito por primera vez en el contexto del *Treatise of Invertebrate Paleontology* donde Caster (Caster in Ubaghs, 1967), siguiendo la estructura de esta obra, realizó una diagnosis conjunta para los taxones correspondientes a género y especie, lo que supone una información muy escueta (Ubaghs, 1967). Con posterioridad, Cripps (1988) incluye algunos datos adicionales en el seno de una tabla de caracteres de los Cornuta previa a un análisis cladístico. Henry encontró una especie aún no descrita en el Ordovícico medio de Bretaña (Jefferies comunicación personal, 1995), cuya réplica en látex tuvimos ocasión de estudiar en el British Museum (Natural History) de Londres y en la cual se aprecian diferencias significativas con *B. bouceki* y *B. jefferiesi* nov. sp.

Bohemiaecystis bouceki Caster, in Ubaghs 1967.

Figura 12.E

1967: *Bohemiaecystis bouceki* Caster: Caster in Ubaghs 1967; p. S550.

1967: *Bohemiaecystis bouceki* Caster: Ubaghs, fig. 338.2.a-c; Fig. 349; p.S503, S511, S521, S546.

1988: *Bohemiaecystis bouceki* Caster, Ubaghs y Robison, p. 14; fig. 11.

1988: *Bohemiaecystis bouceki* Caster: Cripps, tabla 2.

Diagnosis (enmendada): una especie de *Bohemiaecystis* que se caracteriza por poseer unas hendiduras branquiales largas,



Fig. 5.—*Bohemiaecystis jefferiesi* nov. sp. Paratipo, ejemplar EO-036, réplicas en látex, la barra representa 10 mm para ambas figuras. 1. Vista dorsal, EO-036a. 2. Vista ventral, EO-036b.

con una longitud equivalente a la mitad de la anchura de la cabeza y con más de cincuenta barras interbranquiales. Carece de espina en la placa *l*.

Bohemiaecystis jefferiesi n. sp.

Derivación del nombre: especie dedicada al Dr. R. P. S. Jefferies, del British Museum (Natural History) de Londres, en reconocimiento a su dilatada labor en el estudio de los Carpoideos Cordados y, muy especialmente, por el apoyo personal y científico que nos ofrece.

Diagnosis: una especie de *Bohemiaecystis* que se caracteriza por poseer unas hendiduras branquiales cortas, con una longitud equivalente a un cuarto de la anchura de la cabeza y con menos de treinta barras interbranquiales. Posee una espina corta en la placa *l*.

Holotipo: ejemplar EO-035-a y b (fig. 10; fig. 12: 1, 2, 4, 5 y fig. 8: 1, 2). Dos partes de una misma muestra en la que se encuentra la cara ventral (EO-035-b) y dorsal (EO-035-a) del mismo ejemplar. Colección de los autores, Depto. de Paleontología, U.C.M.

Paratipos: ejemplares EO-036-a y b (fig. 5; fig. 12: 3; fig. 8: 3, 4); EO-037-a, b y c (fig. 11; 1, 2; fig. 8: 7, 8); EO-038 (fig. 11: 3, 4; fig. 8: 6); EO-040 (fig. 8: 5). Colección de los autores, Depto. de Paleontología, U.C.M.

Localidad y estrato tipo: «Pizarras Cantera», nivel ferruginoso con *Colpocoryphe grandis* Snajdr, 1956, en materiales de edad Caradoc Inferior situadas en el paraje conocido como La Palomera en el término municipal de El Viso del Marqués, provincia de Ciudad Real, Castilla-La Mancha. Este punto y estrato típico lo son también de *Homocystites* n. sp. (Anónimo, 1995; Gil, Domínguez, Escribano y Silván) y de *Macrocystella* n. sp. (Gil, Domínguez, Cruz y Escribano), 1996.

La sucesión estratigráfica comprende un muro de pizarras, sobre el que hemos identificado 22 metros de cuarcitas areniscosas de color pardo oscuro con niveles verdosos y otros más claros distribuidos en pequeños paquetes que oscilan entre los 30 cm y los 2 m; en este tramo se observa una cierta homogeneidad litológica si bien se identifican materiales de diferentes competencias. El siguiente tramo está formado por 30,5 m de pizarras arenosas de color entre verde oscuro y pardo claro (en fresco); en este bloque hemos diferenciado un primer tramo de 15,7 metros de pizarra ocre y gris con abundancia de ripples con geometría suave; los pequeños niveles diferenciables son de espesor centimétrico. El segundo tramo, de 14,8 m, está formado por pizarras verdes y negras alternando niveles de diferente competencia con potencias que oscilan entre 1 y 3,5 m. En los últimos metros de este intervalo hemos obtenido abundantes ejemplares de *Colpocoryphe grandis* Snajdr, 1956, Hárpidos y Trinucleidos; así como una variada asociación de equinodermos y cordados (Gil, Domínguez, Escribano y Cruz, 1996). Por último se puede observar un tramo de al menos 20 metros de areniscas de grano fino, grises en corte fresco pudiendo alternarse con tonos amarillentos. Este tramo, en sus términos más superiores, nos ha proporcionado *Mespilocystites lemmeri* Gutiérrez, 1996 (Gutiérrez in Gutiérrez, Chauvel y Meléndez, 1996; Gil, Domínguez, Cruz y Escribano, 1995 y 1996).

Material estudiado y técnicas empleadas

Se han estudiado cinco ejemplares relativamente completos (EO-035-a y b; EO-036-a y b (fig. 5); EO-037-a, b y c; EO-038; EO-040), un ejemplar muy desarticulado (EO-080) y tres muestras que contienen elementos esqueléticos aislados (EO-039-a y b (fig. 6); EO-041-a y b; EO-081). Todas las muestras constituyen moldes naturales, tanto internos como externos, recubiertos por una pátina de óxidos de hierro que fue eliminada mediante ataque químico con ácido clorhídrico diluido. De ellas se han obtenido réplicas en látex que posteriormente se han blanqueado con óxido de magnesio para estudio de detalles o toma de fotografías. Simultáneamente al estudio de las copias en látex se han examinado los moldes internos naturales, ya que éstos son una réplica de los órganos del animal; si bien el análisis de estos datos forma parte de un estudio específico por parte de uno de los autores (P. Domínguez) sobre la reconstrucción anatómica de Carpoideos en el marco de los trabajos relativos a su Tesis Doctoral.



Fig. 6.—*Bohemiaecystis jefferiesi* nov. sp. Ejemplar EO-039, vista ventral de un osículo *k* aislado, junto a él se disponen los restos de una teca de *Homocystites* n. sp. (Gil, Domínguez, Escribano y Silván, en prensa) no figurada anteriormente; se observa el pectinirombo B2-IL2, las placas B3, B2, IL3, IL2, IL1, las columnares proximales y parcialmente el osículo B1. La barra representa 5 mm.

Descripción anatómica

Bohemiaecystis jefferiesi n. sp. posee una cabeza aplanada de contorno subcuadrangular con el borde posterior redondeado, sin la habitual forma de «bota» de los Cothurnocystidae y Scotiaecystidae. La cabeza tiene poco espesor y se curva ligeramente de manera que en su cara inferior sólo toman contacto con el sustrato las callosidades de los laterales; en el extremo posterior se inserta una cola con tres regiones bien diferenciadas. Emplearemos para identificar las placas el sistema propuesto por Jefferies y Prokop (1972) y que viene siendo empleado desde entonces por diferentes autores; la ventaja fundamental de este método es que placas homólogas de diferentes especies reciben siempre el mismo nombre y se facilita el posterior estudio comparativo (fig. 7).

Cabeza

La cabeza, como es habitual en la mayoría de los Cornuta, tiene un marco de grandes placas marginales y cerrándolo en su cara inferior y superior, se

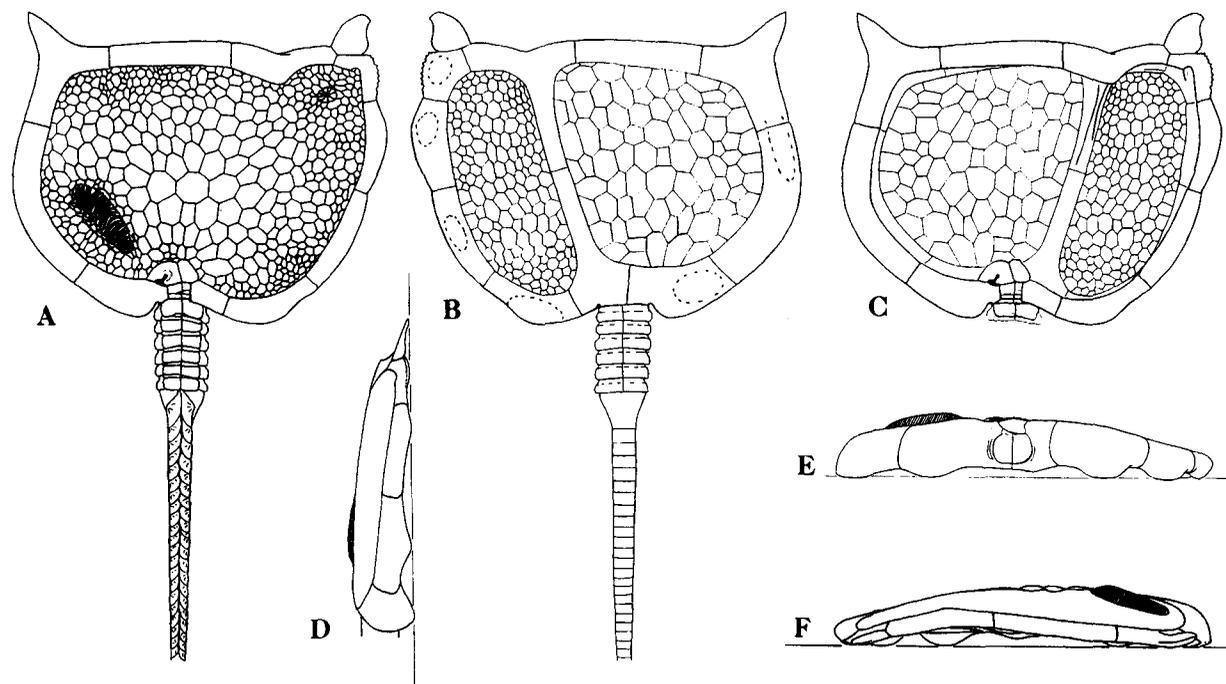


Fig. 7.—Reconstrucción de *Bohemiaecystis jefferiesi* nov. sp. **a:** *norma dorsal*, la forma de la boca está basada en ejemplares de la misma familia; obsérvese la forma general de la cabeza, la forma y tamaño de las hendiduras branquiales y el teselado del tegumento dorsal. **b:** *norma ventral*, obsérvese el contrafuerte que separa el tegumento ventral en dos porciones diferenciadas así como la distribución de las callosidades. **c:** *norma dorsal* con el tegumento dorsal eliminado, se observa el contrafuerte entre las placas *a* y *g*, la posición del septo que separa lateralmente la cavida bucal y la faringe, la estructura de la zona perioral y la diferente estructura de los dos sectores del tegumento ventral. **d:** *norma lateral derecha*, obsérvese la posición de las callosidades que elevan la cabeza sobre el sustrato. **e:** *norma posterior* de la cabeza, se aprecian igualmente las callosidades ventrales, también se aprecia el espacio ocupado por el cerebro y las hendiduras branquiales que sobresalen sobre la superficie del tegumento dorsal. **f:** *norma anterior*, se aprecia el área anterior arqueada y el apoyo en el sustrato de los apéndices anteriores.

disponen sendas láminas tegumentarias de placas planas, delgadas y poligonales. Según se puede apreciar en la figura 7, el borde anterior de la cabeza está formado por la placa *s* (una característica de los *Scotiaecystidae*) y por la placa *a*. La placa *s* presenta un trazado rectilíneo. La placa *a* forma, en norma dorsal, una inflexión con un ángulo muy abierto; la cual en norma frontal (fig. 7) da lugar a la curvatura anterior que supone una aproximación al arco frontal de *Scotiaecystis*. En posición posterior las placas *g* y *j* forman la articulación de la cola con la cabeza; el lateral derecho está formado por cuatro placas con sendas callosidades en su cara inferior (placas *r*, *f*, *e* y *d*); en el holotipo (EO-035) la placa *d* muestra una denticulación en el borde lateral derecho. En el lateral izquierdo de la cabeza se sitúan las placas *k* y *l*; la placa *k* aparece, en norma dorsal, curvada. Adicionalmente, cubriendo el borde superior de la articulación de la cola se disponen las placas *h* e *i*. Como es normal en los *Cornuta*, en el borde anterior se disponen unos apéndices, uno de ellos es fijo y se corresponde con una espina de la placa *l*, la cual tiene forma de lanceta;

en su ángulo anterior-izquierdo, con una orientación de unos 45° respecto al eje principal del animal; es un apéndice corto y aplanado de bordes agudos; en el vértice anterior derecho se sitúa un apéndice único con forma de espátula, se trata de la placa *b*. Las placas *a* y *g* desarrollan un contrafuerte que divide el tegumento ventral en dos sectores bien diferenciados, dando rigidez al marco de placas marginales.

Aberturas de la cabeza

La abertura más evidente de *Bohemiaecystis jefferiesi* n. sp. es el conjunto formado por las hendiduras branquiales separadas por barras interbranquiales; éstas son elementos esqueléticos lamelares más altos que anchos. El conjunto de barras sobresale, a manera de cresta o resalte, sobre el tegumento dorsal.

No tenemos suficiente información de la zona oral como para realizar una descripción detallada, si bien en el holotipo (EO-035) de *Bohemiaecystis jefferiesi*

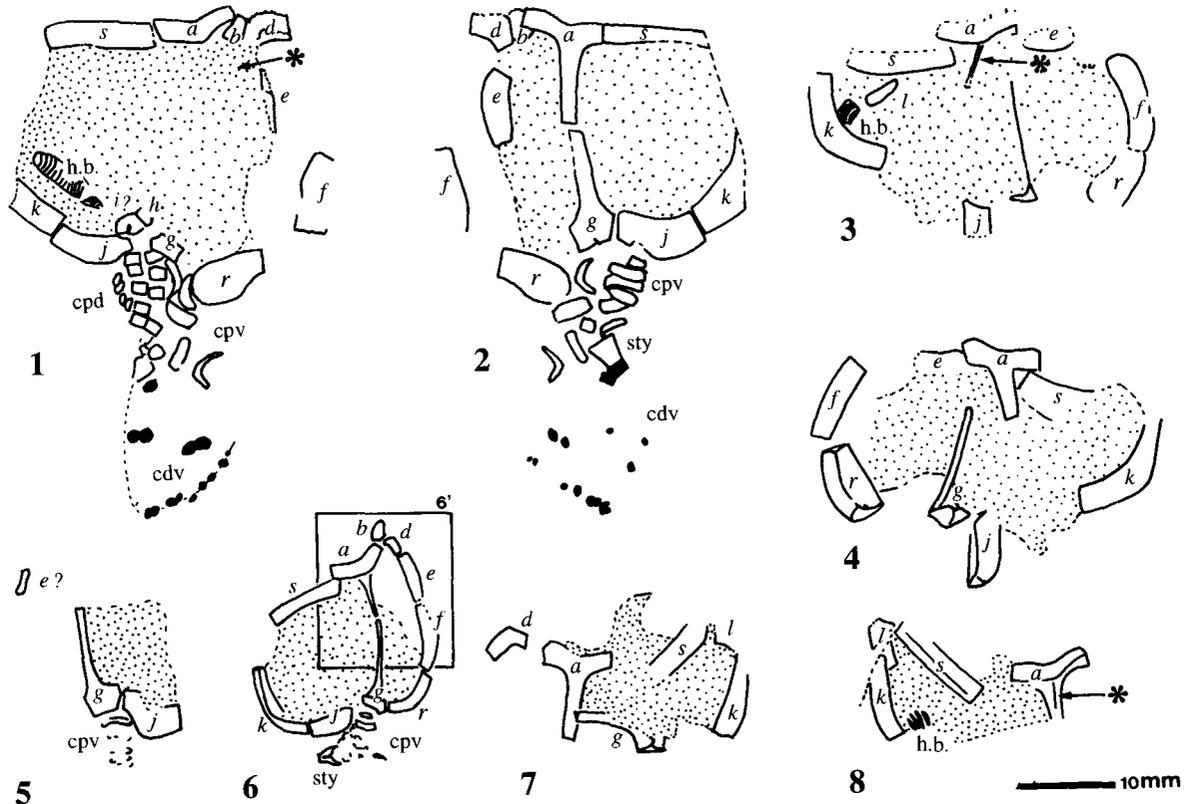


Fig. 8.—*Bohemiaecystis jefferiesi* nov. sp. Esquemas explicativos de la serie tipo. 1 y 2. Explicación de la figura 5, holotipo, ejemplar EO-035. 3 y 4. Explicación de la figura 6, paratipo ejemplar EO-036. 5. Ejemplar EO-040; paratipo. 6. Explicación de la figura 7: 3, en el recuadro (6') se indica el área de la figura 7: 4; paratipo, ejemplar EO-038. 7 y 8. Explicación de la figura 7: 1-2; paratipo, ejemplar EO-037.

n. sp. se distinguen unos osículos periorales parcialmente engrosados en su base que se sitúan en el área anterior derecha del tegumento dorsal (fig. 8: 1.*). En otros *Scotiaecystidae* se ha descrito una abertura oral pequeña, con osículos dispuestos en una roseta que posiblemente sería muy extensible (Jefferies, 1986 y comunicación personal, abril 1995).

El ano-gonoporo se abre en posición súpera entre los osículos *i* y *j*; en el osículo *i* esta abertura se extiende anteriormente en un pequeño ojal.

Anatomía interna de la cabeza

Para la comprensión de la anatomía interna de la cabeza hemos de recurrir al estudio de sus moldes internos, ya que éstos resultan ser una réplica de los órganos del animal. La evidencia de las distintas cámaras o cavidades de la cabeza las encontramos como un conjunto de surcos y crestas en la cara interna de las placas marginales. La cavidad bucal se dispone en el área anterior derecha de la cabeza

por debajo de la situación estimada de la boca; se encuentra flanqueada por las placas *e*, *d* y *a*; el borde interno del contrafuerte de la placa *a* presenta evidencias de un septo que lo separa de la faringe (fig. 8: 3.* y 8.*).

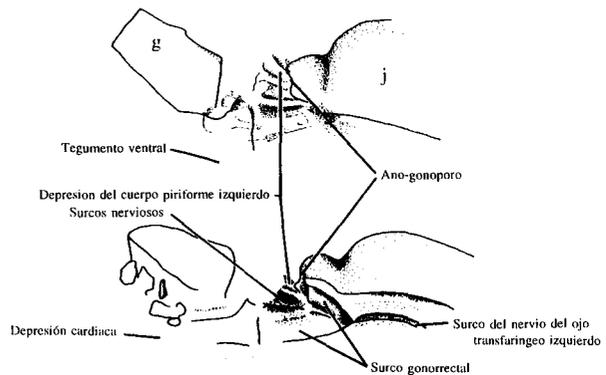


Fig. 9.—*Bohemiaecystis jefferiesi* nov. sp. Interpretación de las estructuras de la región perianal del holotipo, ejemplar EO-035.



Fig. 10.—*Bohemiaecystis jefferiesi* nov. sp. Holotipo, ejemplar EO-035, réplicas en látex, la barra representa 10 mm para ambas figuras. 1. Cara dorsal EO-035a. 2. Cara ventral, EO-035b.

El celoma anterior derecho se dispone entre las placas *e* y *g* ocupando las porciones inferiores de la cavidad corporal y en su interior se dispondrían las principales vísceras. El resto de la cavidad corporal estaría ocupado casi en su totalidad por la faringe que se abriría al exterior por las hendiduras branquiales.

En la unión de las placas *g* y *j* se disponen un gran número de estructuras interpretadas como un surco gonorectal, ganglio cerebral y estructuras anejas (fig. 9).

La cola

La descripción de esta estructura se basa fundamentalmente en la información proporcionada por los ejemplares EO-035 y EO-038 (fig. 10; fig. 11: 3; fig. 12: 1, 2, 4, 5). Este apéndice puede dividirse en tres regiones bien diferenciadas. La región proximal está formada por anillos imbricados de varios osículos cada uno. La región media es un área de transición entre la región proximal y la distal y está for-

mada por el estilocono y las placas dorsales correspondientes. La región posterior está formada por unos osículos ventrales masivos y por unos dorsales aplanados en forma de escama.

La porción proximal de la cola de *Bohemiaecystis jefferiesi* n. sp., presenta una porción proximal de seis anillos de sección cuadrangular. Cada anillo muestra una simetría bilateral, por lo que sólo describiremos la mitad izquierda al resultar la derecha una imagen especular de la primera; la cara inferior y lateral de cada anillo está formada por un osículo grande en forma de arco (otro en la mitad derecha); el área anterior es deprimida y se introduce por debajo del anillo anterior. La cara superior está formada por dos osículos rectangulares (otros dos en la mitad derecha del anillo); el anterior posee una longitud equivalente a un tercio de la longitud del posterior; ambos osículos dorsales presentan una ornamentación acusada (estereoma crenulado).

La región media está formada, en su cara ventral, por el estilocono, el cual es muy característico. El estilocono de *Bohemiaecystis jefferiesi* n. sp. tiene forma troncocónica cuya base se orienta hacia

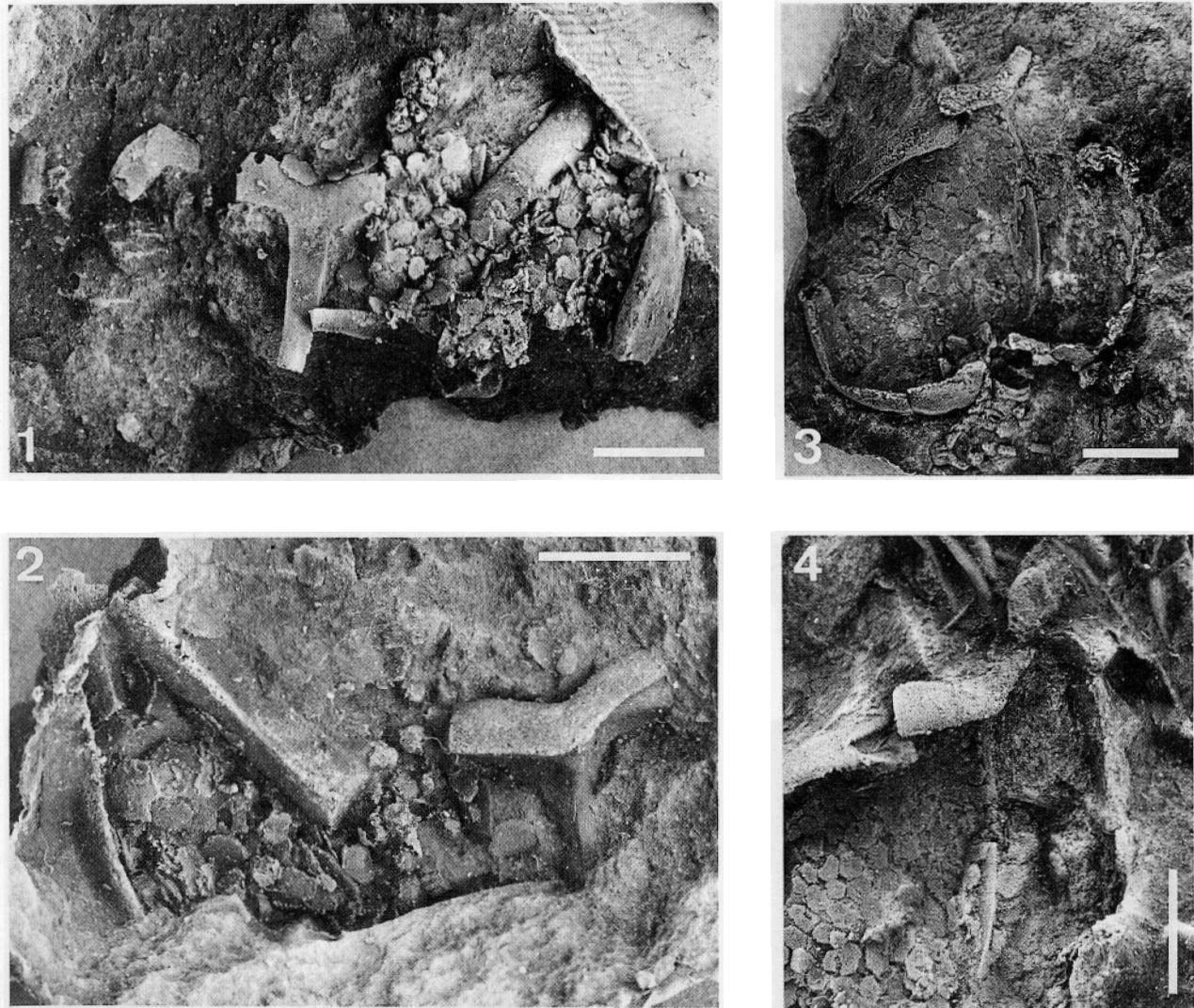


Fig. 11.—*Bohemiaecystis jefferiesi* nov. sp. Paratipos. 1 y 2: ejemplar EO-037; 3 y 4: ejemplar EO-038, réplicas en látex, en cada figura las barras representan 5 mm. 1. Vista ventral, EO-037b. 2. Vista dorsal, EO-037a y c. 3. Ejemplar EO-038, vista dorsal. 4. Detalle del ángulo anterior derecho del ejemplar EO-038 en el que se aprecia el apéndice en forma de pequeña espátula una vez preparada en el ejemplar esta área.

delante, donde presenta una depresión hemisférica. En la cara superior comienza a ser manifiesto el surco medio donde se alojaba la notocorda y los surcos transversales. Finalmente, entre todos los ejemplares estudiados, únicamente el holotipo (EO-035) presenta osículos de la región posterior de la cola; éstos aparecen desarticulados y diseminados en las cercanías de lo que debió ser su posición original. La reconstrucción de este tramo indica que se adelgazaba distalmente. Los osículos ventrales son masivos y no se observan estructuras anquilosantes. Los osículos dorsales tienen forma de escama con tenues crestas que irradian desde el punto de articulación con los osículos ventrales.

Comparación con otras especies

El estudio y reconstrucción de *Bohemiaecystis jefferiesi* n. sp. indica que es la especie más avanzada del género y por lo tanto la más cercana a los *Scotiaecystis* (fig. 3); siendo las callosidades ventrales y la incipiente incurvación dorso-ventral del área frontal los caracteres más evidentes para apoyar este argumento.

Las barras interbranquiales formadas por un único osículo, junto a la presencia del osículo *s* son los caracteres básicos para la distinción de un *Scotiaecystidae* (fig. 3, internodo 1). La boca parcialmente frontalizada y la presencia de dos apéndices

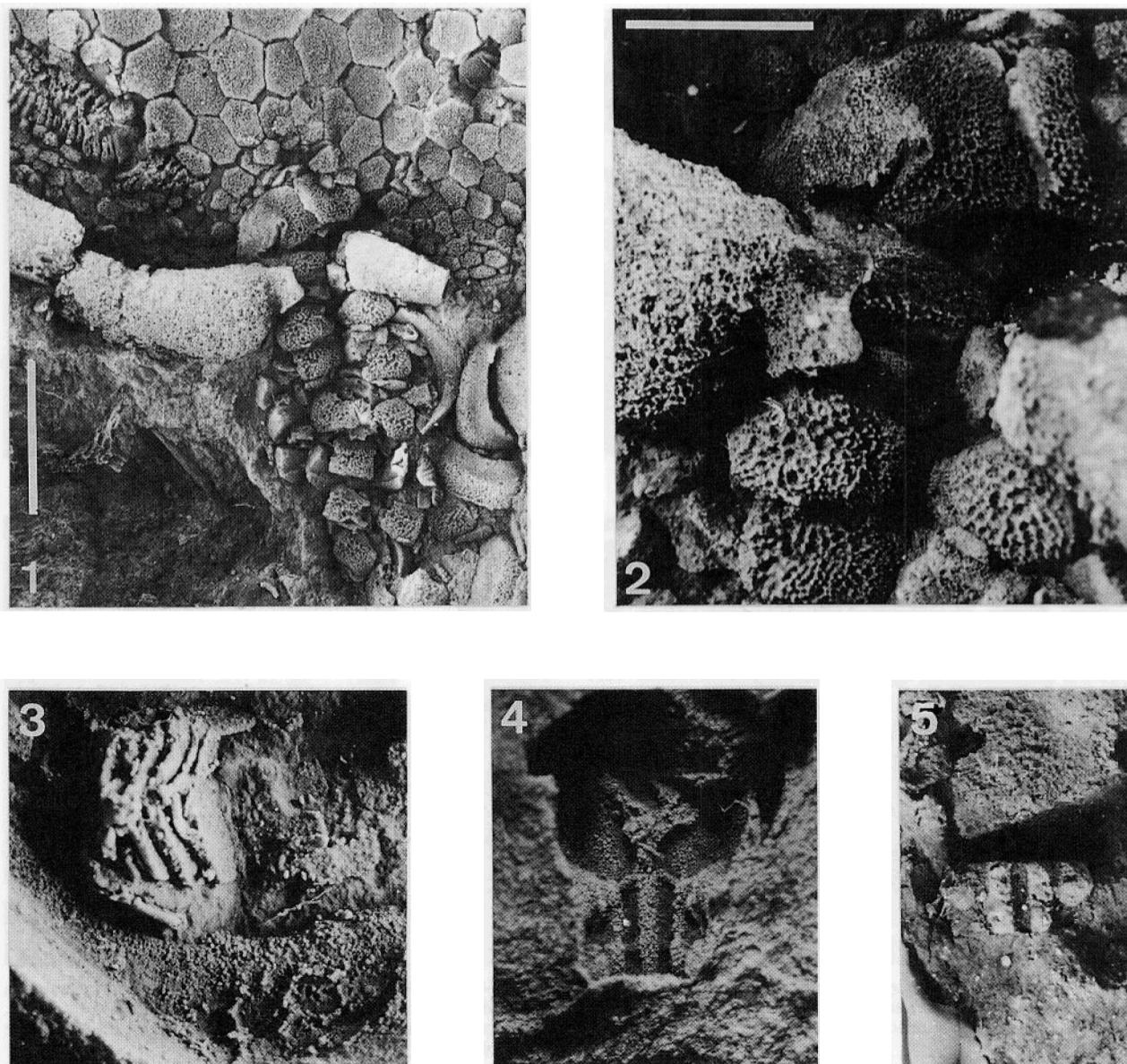


Fig. 12.—*Bohemiaecystis jefferiesi* nov. sp. **1**, **2** y **5** detalles del Holotipo, ejemplar EO-035. **3**. Detalle del paratipo EO-036. **4**. Detalle del paratipo EO-038. Réplicas en látex, excepto 4 que es molde natural; la barra de la figura 1 representa 5 mm, la barra de la figura 2 representa 2 mm para las figuras 2-5. **1**. EO-035a, detalle de la región posterior de la cabeza y de la cola proximal. **2**. EO-035a, detalle placas j, h (y?), i, g. **3**. EO-036a, detalle de las barras interbranchiales, obsérvense las estructuras crateriformes sobre la cara interna de la placa marginal k que interpretamos como quistes producidos por un parásito endofaríngeo. **4**. EO-038, molde natural del estilocono en vista ventral, se aprecia la réplica de la notocorda, los vasos sanguíneos laterales y las articulaciones de las placas dorsales. **5**. EO-035a, vista dorsal de un osículo ventral de la porción anterior de la cola distal, se aprecian los surcos de la notocorda, los vasos laterales y los cóndilos articulares para las placas dorsales, el extremo anterior está orientado hacia arriba.

periorales (*c* y *b*) diferencia los *Thoralicystis* de los *Scotiaecystini* (*Bohemiaecystis* y *Scotiaecystis*; fig. 3, internodo 2). Finalmente las diferencias entre *Bohemiaecystis* y *Scotiaecystis* son evidentes y numerosas, formando dos géneros claramente distinguibles y homogéneos (fig. 3, internodo 4). Las dos especies descritas de *Scotiaecystis* (*S. collapsa*

y *S. curvata*) tienen una cabeza muy asimétrica y muy curvada dorso-ventralmente, es más ancha que larga y el osículo *s* es muy curvado; los apéndices (osículos *l* y *b*) son tan largos como la cabeza y las barras interbranchiales no sobresalen de la superficie tegumentaria dorsal. Todos estos caracteres son claramente diferentes de los que presenta *Bohemia-*

ecystis. Con todo ello la comparación de *Bohemiaecystis jefferiesi* nov. sp. con otras especies queda restringida a su diferenciación de *B. bouceki* y queda expresada en los siguientes puntos:

Bohemiaecystis bouceki Caster, 1967:

- Aspecto general comparativamente grácil.
- Sin curvatura dorsoventral en el área anterior.
- Placa *l* sin espina².
- Placas infracentrales pequeñas.
- Placas dorsales de la porción proximal de la cola cuadrangulares.
- Hendidura branquial larga, con una longitud de la mitad de la anchura de la cabeza.
- Más de 50 barras interbranquiales.
- Osículo *j* moderadamente estrecho.
- Osículo *k* poco flexionado.
- Osículo *d* formando un ángulo abierto.
- Osículo *r* muy curvado y estrecho.

Bohemiaecystis jefferiesi nov. sp.:

- Aspecto general comparativamente robusto.
- Con curvatura dorsoventral en el área anterior.
- Placa *l* con una espina corta y aguda.
- Placas infracentrales comparativamente grandes.
- Placas dorsales de la porción proximal de la cola rectangulares, más anchas que largas.
- Hendidura branquial corta, con una longitud de un cuarto de la anchura de la cabeza.
- Menos de 30 barras interbranquiales.
- Osículo *j* masivo.
- Osículo *k* muy flexionado.
- Osículo *d* corto, con los bordes externos casi perpendiculares y el borde derecho denticulado.
- Osículo *r* moderadamente curvado y masivo.

Conclusiones

Los carpoideos aparecen citados ya desde mediados del siglo XIX para España, casi coincidiendo con el descubrimiento de este grupo en Bohemia (Prado, Verneuil y Barrande, 1860). Se trataba de carpoideos Cincta y hemos de esperar casi un siglo para que un segundo grupo de carpoideos (Clase Mitrata) sea citado en los Montes de Toledo (Chauvel y Meléndez, 1978). En 1992 se identifican los primeros restos de Carpoideos Cornuta en el Cámbrico Medio de

Zafra y cuyos resultados preliminares se expusieron en Gil, Domínguez y Silván, 1995.

Recientemente y dentro de las investigaciones que se están llevando a cabo en el Ordovícico del Suroeste de España, hemos obtenido los primeros representantes de la Clase Cornuta para el Ordovícico español, tratándose de una nueva especie del género *Bohemiaecystis*. Este género estaba hasta el momento descrito de una forma muy escueta ya que sólo se contó con un único e incompleto ejemplar. El nuevo material de Sierra Morena posee una calidad excepcional y arroja un sustancial incremento de información para la correcta comprensión del género así como de las relaciones evolutivas entre el género *Bohemiaecystis* y sus descendientes los *Scotiaecystis*.

AGRADECIMIENTOS

Los autores deseamos expresar nuestro agradecimiento al Dr. R. P. S. Jefferies, por su apoyo, seguimiento y valiosos comentarios efectuados con motivo de este trabajo; igualmente queremos agradecer al Prof. G. Ubaghs los comentarios realizados al borrador inicial.

Referencias

- Anónimo (1995). Portada. *Geogaceta*, 18.
- Barrande, J. (1859). Etat actuel des connaissances acquises sur la faune primordiale. *Bull. Soc. Géol. France*, 2, 516-546, París.
- Bather, F. A. (1913). Caradocian Cystidea from Girvan. *Trans. Roy. Soc. Edinburg*, 49, 359-529.
- Chauvel, J. y Meléndez, B. (1978). Les Echinodermes (Cystoïdes, Asterozoaires, Homalozoaires) de l'Ordovicien moyen des Monts de Toléde (Espagne). *Estudios Geol.*, 34, 75-87.
- Cripps, A. P. (1988). A new species of stem-group chordate from the upper Ordovician of northern Ireland. *Palaeontology*, 31, 1053-1077.
- (1991). A cladistic analysis of the Cornutes (Stem Chordates). *Zool. J. Linn. Soc.*, 102, 333-366.
- Domínguez, P. y Gutiérrez, J. C. (1990). Primeros representantes ibéricos del género *Anatifopsis* Barrande, 1972 (Homalozoa, Stylophora; Ordovícico) y su posición sistemática. *Acta Geol. Salmant.*, 68, 121-131.
- Friedrich, W. P. (1993). Systematik und Funktionsmorphologie mittelkambrischer Cincta (Carpoidea, Echinodermata). *Beringeria*, 7, 1-190 págs.
- Gil Cid, M. D. y Domínguez, P. (1995). Nuevo Carpoideo para el Ordovícico superior de Sierra Morena oriental. In: *Resúmenes de las XI Jorn. Paleontol.* (G. López, A. Obrador y E. Vicens, Eds.), 91-94.
- (1995). Presencia de *Gyrocystis* Jaekel, 1918 en el Cámbrico medio de Zafra (Badajoz). *Rev. Soc. Geol. España*, 8, 99-110.
- (1996). *Gyrocystis cruzae* n. sp. una nueva especie de Cincta (Echinodermata carpoidea) del Cámbrico medio de El Ferredal de Quintana (Asturias, España). *Bol. Geol. y Min.*, 106, 517-531.

² Con posterioridad a la entrega de este trabajo a la editorial, el profesor Jefferies nos ha comunicado la existencia de nuevos ejemplares de *B. bouceki*, manifestando que la ausencia de espina en la placa *l* es dudosa.

- Gil Cid, M. D.; Domínguez, P.; Cruz, M. C. y Escribano, M. (1995). Un nuevo Blastoideo Coronado (Echinodermata, Blastozoa) en el Ordovícico Superior de Sierra Morena oriental. In: *Resúmenes de las XI Jorn. Paleontol.* (G. López, A. Obrador y E. Vicens, Eds.), 95-97.
- Primera cita de un blastoideo Coronado en el Ordovícico Superior de Sierra Morena Oriental. *Rev. Soc. geol. España*, 1996.
- Nuevo Macrocystellidae para el Ordovícico español. *Estudios Geol.*, 1996.
- (1996). Una paleoasociación del Ordovícico Superior de Sierra Morena Oriental: Equinodermos y Cordados. In: *Resúmenes del IX Simposio de Estudios del Bentos Marino* (J. M. Viéitez y J. Junoy, Eds.), 342-343.
- Gil Cid, M. D.; Domínguez, P.; Escribano, M. y Silván, E. Un nuevo rombífero, *Homocystites* n. sp., en el Ordovícico Superior de El Viso del Marqués (C. Real). *Geogaceta*, 1996.
- Gil Cid, M. D.; Domínguez, P. y Silván, E. (1995). Lower Paleozoic Carpooids from the Ossa-Morena Zone (SW Spain). *4th European Echinoderms Colloquium* (A. B. Smith, Coord.), Londres.
- Gutiérrez, J. C.; Chauvel, J. y Meléndez, B. (1996). Nuevos Equinodermos (Cistídeos y Blastozoos) del Ordovícico de la Cordillera Ibérica (España). *Revista de la Soc. Esp. de Paleont.*, 11, 99-119.
- Gutiérrez, J. C.; Chauvel, J.; Meléndez, B. y Smith, A. B. (1984). Los Equinodermos (Cystoidea, Homalozoa, Stelleroidea, Crinoidea) del Paleozoico inferior de los Montes de Toledo y Sierra Morena (España). *Estudios Geol.*, 40, 421-453.
- Gutiérrez, J. C. y Meléndez, B. (1987). Nuevos hallazgos de Estilóforos (Homalozoos) en los materiales ordovícicos de la zona centroibérica. *Colpa*, 41, 41-50.
- Gutiérrez, J. C.; Rábano, I. y Sarmiento, G. N. (1994). Los materiales del Ordovícico medio y superior del Sinclinorio de Corral de Calatrava (Ciudad Real). *Excursión A de las X Jorn. Paleontol.* In: *Comunicaciones de las X Jornadas de Paleontología* (S. Fernández López, Coord.), 221-227.
- Gislén, T. (1927). A new Spanish Carpooid. *Arkiv Zoologi.*, 19B(2): 1-3.
- Hernández Sampelayo, P. (1933). El Cambriano en España. Memoria presentada en el XVI Congreso Geológico Internacional de Washington de 1933. Inst. Geol. Minero de España: 1-199, Madrid.
- (1935). El Sistema Cambriano. In: *Explicación del nuevo mapa geológico de España a escala 1:1.000.000*, tomo I. Mem. Inst. Geol. Minero España: 297-514, Madrid.
- Hamman, W. (1983). Calymenacea (Trilobita) aus dem Ordovizium von Spanien; ihre Biostratigraphie, Ökologie und Systematik. *Abh. Senckenberg. Naturf. Ges.*, 543, 1-177.
- Jaekel, O. (1900). Ueber Carpoideen, eine neue Classe von Pelmatozoen. *Z. dtsh. geol. Ges.*, 52, 661-677, 11 fig., Berlín.
- Jefferies, R. P. S. (1979). The origin of Chordates — a methodological essay. In: *The origin of the major invertebrate groups* (M. R. House, Ed.). *Systematics Association Special Volume*, 12, 443-447.
- (1986). *The ancestry of the Vertebrates*. British Museum (Natural History), 376 págs., Londres.
- Jefferies, R. P. S. y Prokop, R. (1972). A new calcichordate from the Ordovician of Bohemia and its anatomy, adaptations and relationships. *Biol. J. Linn. Soc.*, 4, 69-115.
- Meléndez, B. (1952a). Los Carpoideos de España. *Las Ciencias*, 17, 497-516, 8 fig., 2 lám., Madrid.
- (1952b). Un carpoideo nuevo de España (trad. Gislén, 1927 y consideraciones). *Publ. Extr. Geol. España*, 4, 185-191.
- Norell, M. A. (1992). Taxic origin and temporal diversity: the effect of phylogeny. In: *Extinction and Phylogeny* (M. J. Novacek y Q. D. Wheeler, Ed.), 88-118. Columbia University Press, New York.
- Prado, C. de; Verneuil, E. y Barrande, J. (1860). Sur l'existence de la faune primordiale dans la Chaîne Cantabrique. *Bull. Soc. géol. France*, 18, 516-554.
- Schroeder, R. (1972). Nota preliminar sobre los Carpoideos del Cámbrico medio de Asturias y León. *Brev. Geol. Asturica*, 1972, 17-22.
- (1973). Carpoideen aus dem Mittelkambrium Nordspaniens. *Palaeontographica A*, 141, 119-142.
- Sdzuy, K. (1993). Early Cincta (Carpoidea) from the Middle Cambrian of Spain. *Beringeria*, 8, 189-207.
- Smith, A. B. (1994). *Systematics and the fossil record, documenting evolutionary patterns*. Blackwell, Oxford, 223 págs.
- Ubaghs, G. (1967). Stylophora. In: Ubaghs, G. y Caster, K. E.; Homalozoans. In: *Treatise on Invertebrate Paleontology* (R. C. Moore, Ed.) Part 5. *Echinodermata* 1(2): S565-S581, *Geol. Soc. Amer.*, Univ. Kansas Press.

Recibido el 27 de abril de 1996
 Aceptado el 17 de junio de 1996