Equinodermos en el Cámbrico. Las primeras armaduras naturales sobre los mares de Aragón

Samuel A. Zamora
Eladio Liñán
José Antonio Gámez Vintaned

Área y Museo de Paleontología. Universidad de Zaragoza. C/ Pedro Cerbuna, nº 12. E-50009 Zaragoza.

Introducción

Los equinodermos son un grupo muy primitivo de animales exclusivamente marinos que pueden encontrarse en todos los ecosistemas actuales que van desde el ambiente litoral hasta el abisal. Sus primeros fósiles aparecen en el Cámbrico (hace unos 540 millones de años), aunque por su grado de organización debieron de originarse ya en el Precámbrico, donde el problemático género *Arkadia*, un componente de la «biota de Ediacara» de unos seiscientos millones de años de antigüedad, ha sido interpretado como un posible edrioasteroideo primitivo.

El nombre equinodermo hace referencia a la presencia de espinas o protuberancias en su exterior, bien conocidas por los bañistas. La principal característica de los equinodermos es la presencia, bajo una fina y delicada membrana externa, de un esqueleto calcáreo (esqueleto interno o endoesqueleto) que está formado por placas u osículos de calcita bien ensamblados y cuyo resultado es una coraza, más o menos flexible pero a la vez muy compacta y resistente que pro-

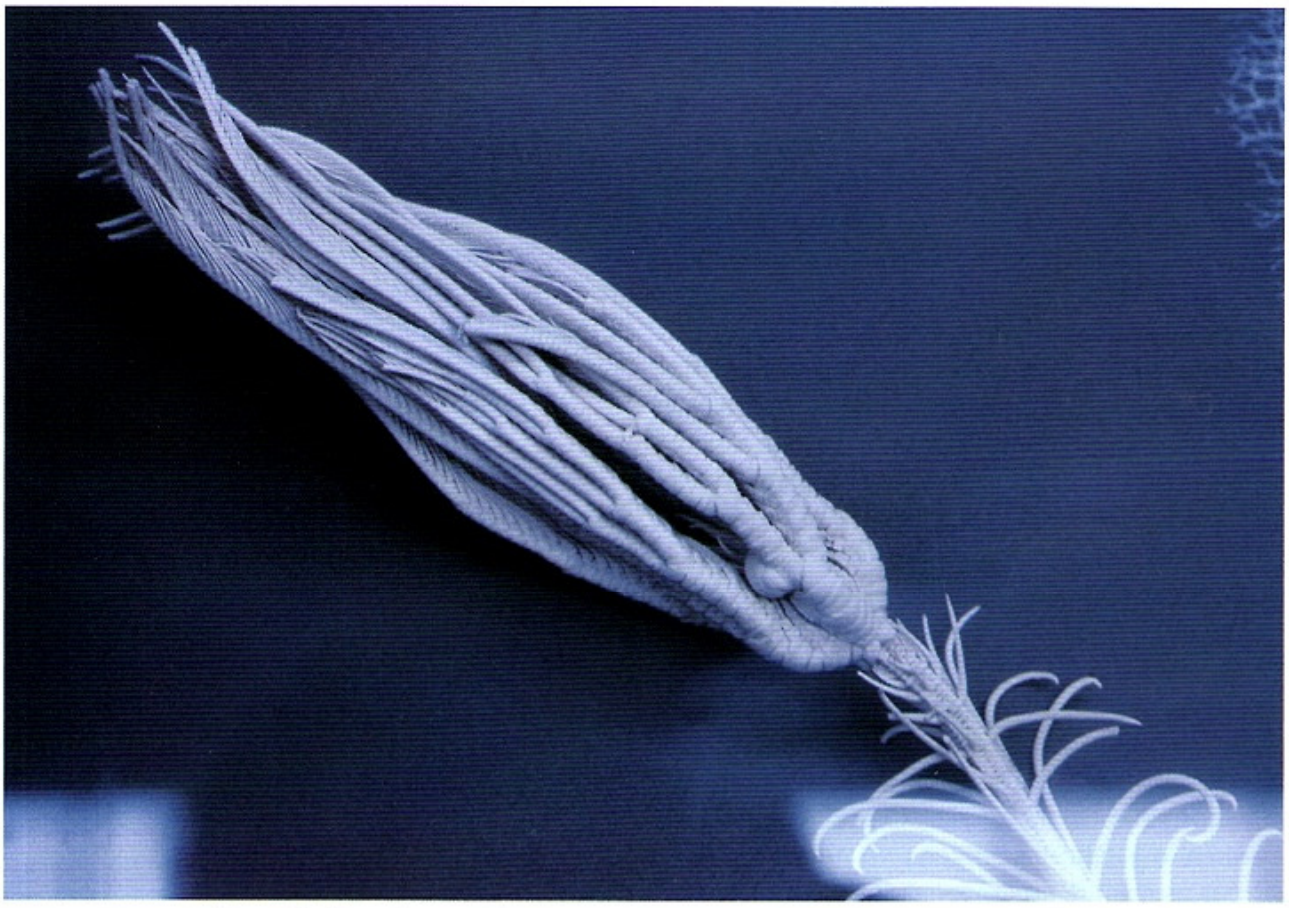


Foto: Enrique Villas Pedruelo.

Figura 1. Crinoideo actual en un acuario del Natural History Museum, *Londres.*

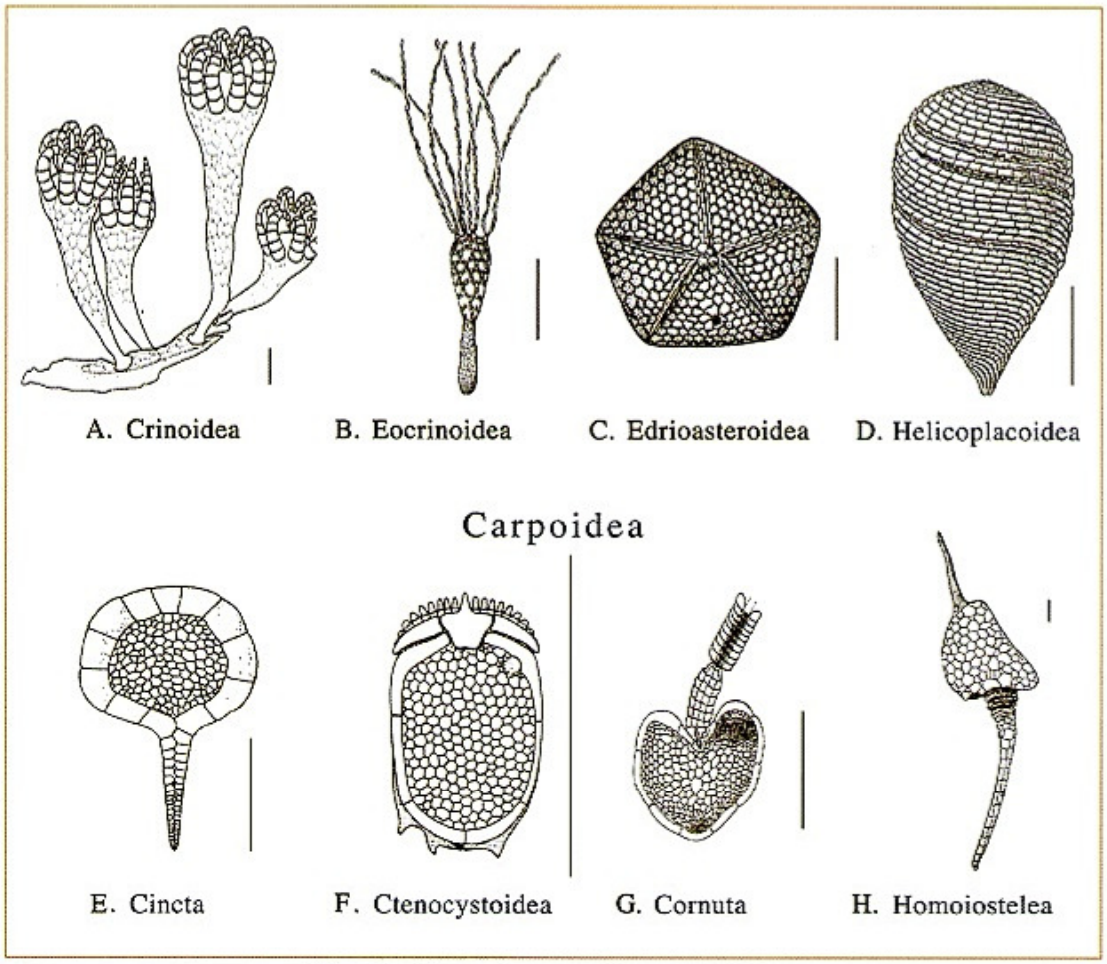


Figura 2. Clases de equinodermos cámbricos.
***A.** Reproducido con permiso de* «Revision of Echmatocrinus from the Middle Cambrian Burgess Shale of British Columbia» *por J. SPRINKLE and D. COLLINS en* Lethaia, *<www.tandf.no/leth>, 1998, v. **31**, pp. 269-282, con permiso de Taylor & Francis AS. **B.** Reproducido con permiso. © SEPM (Society for Sedimentary Geology). De ROBISON, R. A. 1965. Middle Cambrian eocrinoids from western North America.* Journal of Paleontology, ***39** (3), 355-364. Tulsa. **C.** Reproducido con permiso de MOORE, R. C. (ed.)* «Treatise on Invertebrate Paleontology. Part U. Echinodermata 3. Volume 1», *cortesía y © 1966 de* The Geological Society of America and The University of Kansas. ***D.** Reproducido de Durham, J. W. and Caster, K. E. 1963. Helicoplacoidea: a new class of echinoderms.* Science, ***140** (3568), 820-822. Washington. **E, G, H.** Reproducidos con permiso de MOORE, R. C. (ed.)* «Treatise on Invertebrate Paleontology. Part S. Echinodermata 1. Volume 2», *cortesía y © 1967 de* The Geological Society of America and The University of Kansas. ***F.** Reproducido con permiso de ROBISON, R. A. and SPRINKLE, J. 1969. Ctenocystoidea: new class of primitive echinoderms.* Science, ***166** (3912), 1512-1514. Washington.*

tege la masa visceral interna donde se encuentran los centros sensibles del organismo. Este sistema de placas puede ser considerado como la primera armadura natural, articulada, que crea la vida dentro de un grupo biológico con el fin de que éste pueda protegerse mejor de los golpes, de la presión o de los ataques de depredadores, al tiempo que constituye una estructura de sostén.

Los equinodermos tienen principalmente simetría radial (es decir, se puede dividir su cuerpo en partes iguales mediante dos o más planos que contengan a un eje longitudinal), de tipo pentámera (porque son cinco los planos que dividen al organismo en cinco partes iguales), aunque en ocasiones observamos una tendencia hacia la simetría bilateral (con sólo un plano, el sagital, dividiendo al organismo en dos partes iguales). Otra característica común a los equinodermos es la presencia de un sistema ambulacral, formado por una serie de tubos internos que realizan funciones diversas como la alimentación, locomoción, respiración... Miembros actuales de este grupo son: los erizos de mar (Equinoideos), las estrellas de mar (Asteroideos), las ofiuras (Ofiuroideos), los cohombros o pepinos marinos (Holoturoideos) y los lirios de mar (Crinoideos; Fig. 1), aunque en el pasado hubo muchos más grupos, que se fueron extinguiendo a lo largo de los tiempos geológicos.

En las rocas depositadas durante el Periodo Cámbrico se conocen ocho clases taxonómicas de equinodermos (Fig. 2), siete de las cuales son

exclusivamente fósiles y se extinguieron a lo largo de la Era Paleozoica. La clase **Crinoidea** incluye representantes actuales (los llamados lirios de mar) y posee un cuerpo formado por tallo, cáliz y brazos. La clase **Eocrinoidea** tiene una morfología similar pero sus placas presentan poros suturales. La clase **Edrioasteroidea** posee un esqueleto globuloso y placas ambulacrales dispuestas en estrella. La clase **Helicoplacoidea** tiene un cuerpo ovoidal con placas en disposición helicoidal. Finalmente tenemos las clases **Cincta** (u Homostelea, con un esqueleto en forma de raqueta), **Ctenocystoidea** (con forma de peine), **Cornuta** (o Stylophora, con un cuerpo asimétrico en forma de cetro) y **Homoiostelea** (o Soluta), que constituyen el grupo denominado carpoideos, relacionado por algunos autores con cordados primitivos.

co yacimiento de Murero, se conozcan ahora once nuevas localidades. En todas ellas se encuentran excelentes registros de equinodermos completos, por lo que podemos decir que Aragón, las Montañas Rocosas de Norteamérica (donde se localizan veintiuna localidades con ejemplares completamente conservados), Australia y la República Checa son la tierra prometida para la prospección y estudio de este primitivo y enigmático grupo de seres que fueron los primeros capaces de construir con el agua del mar un esqueleto mineral de placas calcificadas ya desde las primeras fases de su crecimiento y, luego, seguir fabricándolo a su medida mientras aumentaban de tamaño por medio de la adición polar de nuevas placas, combinada con el crecimiento periférico continuado de las placas iniciales.

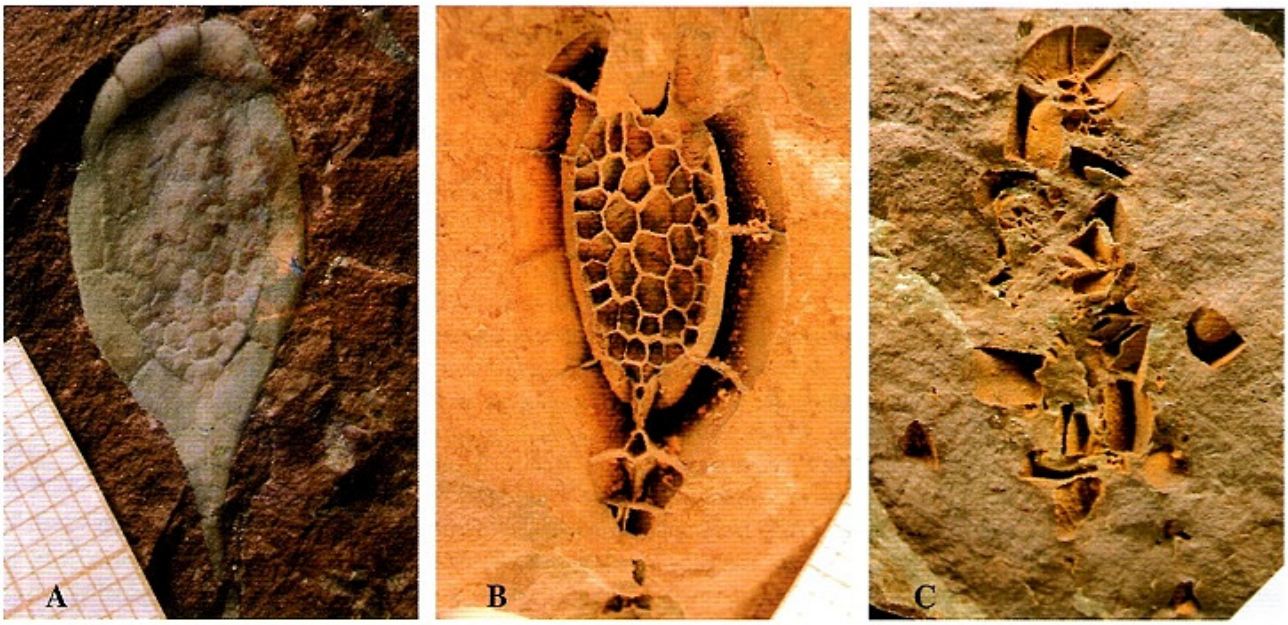


Foto: Cortesía del Museo Paleontológico Univ. de Zaragoza.

*Figura 3. Tipos de fósiles en los cincta. **A**. Fósil corporal del esqueleto de un individuo, compuesto por placas de calcita. **B**. Molde externo del esqueleto de un cincta. **C**. Ejemplar mostrando una desarticulación parcial de sus placas debida a la acción de débiles corrientes de fondo previas al enterramiento del esqueleto.*

Como hemos explicado anteriormente, los equinodermos poseen un esqueleto interno, formado por numerosas placas de calcita, mineral muy estable que se conserva con facilidad y que permite que los equinodermos sean muy frecuentes en los depósitos marinos de épocas pasadas. En ocasiones, es tal su abundancia que llegan a constituir importantes depósitos de roca caliza. En el Cámbrico, la mayor parte del registro se manifiesta mediante placas desarticuladas, y son sólo alrededor de un centenar las localidades mundiales donde se han citado ejemplares completos. En la provincia de Zaragoza las recientes investigaciones –todavía por concluir– han dado como resultado que, además del clási-

Modo de conservación

El modo de conservación de los equinodermos del Cámbrico es muy variado. El estudio de aspectos tales como el tipo de fósil, la desarticulación y la fragmentación del endoesqueleto aportan importantes datos a los investigadores. Todos estos factores son objeto de estudio de la disciplina paleontológica llamada Tafonomía.

Tipos de fósiles

Normalmente los equinodermos se encuentran conservados como réplicas, moldes o fósiles corporales. ¿Cómo diferenciar ante qué tipo de

fósil nos encontramos? Para explicar esto pondremos el ejemplo de una caracola cuya concha es de naturaleza calcítica; supongamos que la caracola muere, es rellenada por sedimento y queda enterrada. El sedimento se consolida. Debido a diversos factores, la concha se disuelve y se genera un hueco; si éste es posteriormente rellenado por otro material distinto al original

Foto: Cortesía del Museo Paleontológico Univ. de Zaragoza.

Figura 4. Edrioasteroideo del Cámbrico Medio de Murero (Zaragoza).

–como por ejemplo la pirita– estaremos ante una **réplica** –en pirita– de la caracola original. Ahora bien, supongamos que la concha se disuelve y tenemos el mismo hueco que teníamos anteriormente. Podría ocurrir que en el fino sedimento que rodeó a la concha por fuera y por dentro quedaran marcadas algunas de las características (externas e internas) de la caracola como las estrías, las espinas, las impresiones musculares.., y en este caso estaríamos ante un **molde** (externo o interno). Es como si cogiéramos una moneda y la apretáramos fuertemente contra un trozo de arcilla; en la arcilla nos quedaría marcada la moneda, pero no sería la moneda original sino un molde de la misma. Por último, supongamos que la conservación ha sido tan buena que lo que tenemos es la caracola con su concha original: nos encontraríamos ante un **fósil corporal**. Extrapolemos todo esto a los equinodermos del Cámbrico: el cincta de la figura 3A se conserva perfectamente, con su concha calcítica de aspecto blanquecino muy parecida a la concha original; nos encontramos por lo tanto ante un fósil corporal. La concha original puede ser reemplazada –mediante un complejo proceso– por algún otro mineral (limonita, pirita, etc.), dando lugar a una réplica del cincta. Por último, en el cincta de la figura 3B no observamos ningún tipo de placa mineralizada sino únicamente el hueco que éstas han dejado tras disolverse: nos encontramos por lo tanto ante un molde de las placas del esqueleto.

Desarticulación y fragmentación

La desarticulación es un proceso que consiste en la separación de las partes de un organismo por las juntas de unión de sus piezas constituyentes, mientras que en la fragmentación las placas se rompen. Es importante no confundir desarticulación con fragmentación, ya que cada proceso está condicionado por factores diferentes. Para explicar esta diferencia podemos hacer referencia a las articulaciones entre las falanges de la mano; la desarticulación consistiría en la separación por las uniones naturales, mientras que la fragmentación sería la rotura por cualquier otra superficie. Puesto que todos los equinodermos están constituidos por placas, a través del grado de desarticulación podemos obtener datos acerca de la energía del medio y otros factores previos al enterramiento (Fig. 3C). Los equinodermos del Cámbrico eran organismos extremadamente delicados y la presencia de ejemplares bien conservados en los yacimientos indica la existencia de un medio poco agitado que impide la desarticulación del organismo por las corrientes, o bien un enterramiento rápido del animal que lo aísla de los procesos destructivos

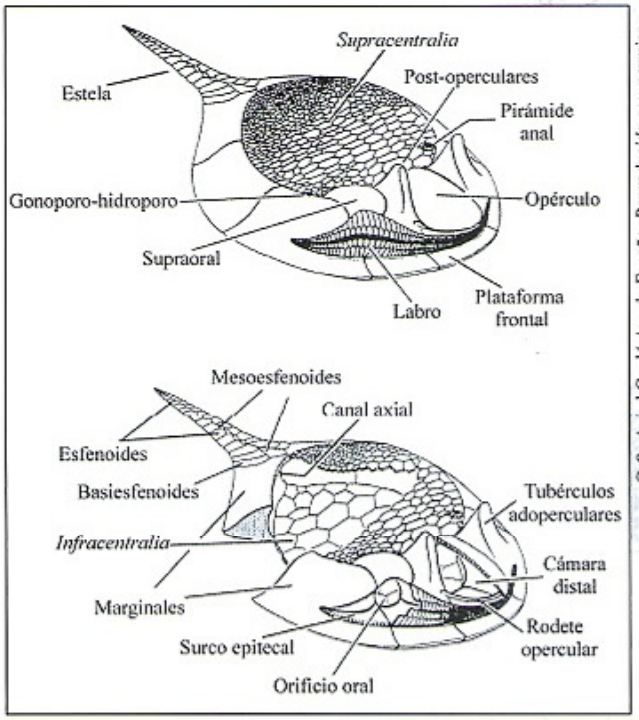


Figura 5. Nomenclatura del esqueleto de un cincta. (De Gil Cid, M. D. y Domínguez Alonso, P. 1995. Presencia de Gyrocystis *Jaekel 1918 en el Cámbrico Medio de Zafra (Badajoz).* Revista de la Sociedad Geológica de España, *8, 99-110. Madrid.)*

© Sociedad Geológica de España. Reproducido con permiso.

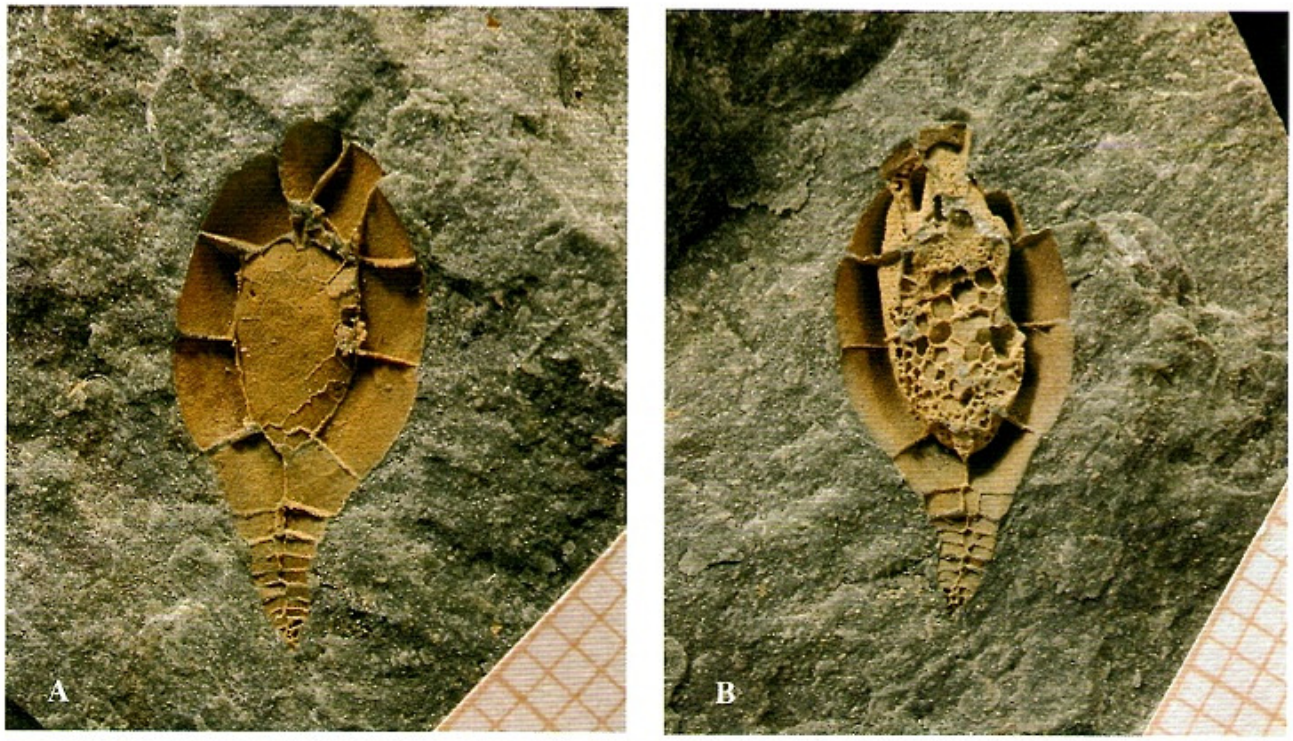


Foto: Cortesía del Museo Paleontológico Univ. de Zaragoza.

*Figura 6. Diferentes vistas de un mismo ejemplar de cincta perteneciente a la familia Gyrocystidae, con las diez placas marginales características. **A**. Vista ventral. **B**. Vista dorsal.*

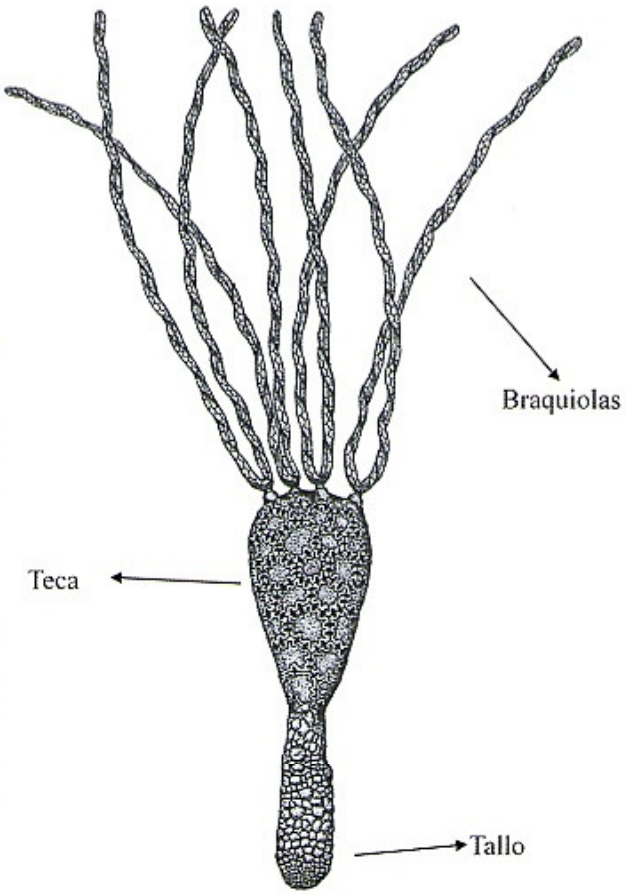
como el oleaje, las corrientes, la actividad de carroñeros, etc. Si las placas, en vez de desarticuladas, aparecieran fragmentadas indicarían que los individuos estuvieron expuestos a fuertes corrientes o a una acción continuada del oleaje. Estas observaciones nos permiten interpretar aspectos energéticos del ambiente en que vivieron y murieron estos organismos. El estudio tafonómico de la disposición de las placas nos ayuda también a comprender el tipo de articulaciones que presentaban. Por ejemplo, la mayoría de los cincta aparecen conservados sin la estela o apéndice caudal adherido al cuerpo o teca. Si la articulación entre la estela y la teca fuera la más débil, podríamos explicar esta separación porque una vez muerto el organismo, y pasado un breve espacio de tiempo, la estela y la teca se separarían de forma natural tras la desaparición de la membrana externa, ya fuera por la acción de corrientes o por la resuspensión del cuerpo tras la putrefacción de las partes blandas.

Los equinodermos cámbricos encontrados en Aragón

Los equinodermos más antiguos de la Península Ibérica son de la clase Eocrinoidea, encontrados en el Cámbrico Inferior de Sierra Morena (provincia de Sevilla), dentro de estratos del Piso Marianiense (UBAGHS y VIZCAÏNO, 1990). Pero la mayor abundancia de equinodermos se da en el Cámbrico Medio: en Sierra Morena (Badajoz y Córdoba), la Cordillera Cantábrica (Asturias y León), el Pirineo (Gerona) y, sobre todo, en las Cadenas Ibéricas (La Rioja, Zaragoza y Teruel) donde se encuentran mayoritariamente cincta y eocrinoideos, siendo más raros los ctenocistoideos y edrioasteroideos. Estos últimos son citados por primera vez en el Cámbrico de España en el presente trabajo (Fig. 4).

Foto: Cortesía del Museo Paleontológico Univ. de Zaragoza.

Figura 7. Ejemplar de cincta perteneciente a la familia Gyrocystidae, en vista ventral. Se observan doce placas marginales. (Se encuentra deformado tectónicamente.)



© SEPM (Society for Sedimentary Geology). Reproducido con permiso.

Figura 8. Organización general del eocrinoideo Gogia spiralis. *(De* Robison, R. A. *1965. Middle Cambrian eocrinoids from western North America.* Journal of Paleontology, ***39*** *(3), 355-364. Tulsa.)*

Como los dos grandes grupos de equinodermos que aparecen en el Cámbrico aragonés son los cincta y los eocrinoideos, analizaremos sus caracteres con más detalle.

Cincta

Los cincta son un grupo de equinodermos carpoideos que se encuentra únicamente en el Cámbrico Medio y su morfología recuerda a una raqueta. Poseen un esqueleto constituido por numerosas placas de diferentes morfologías, que encierran una cavidad en su interior. En él se distingue un cuerpo central llamado **teca** y un apéndice caudal denominado **estela** con forma de espadilla. En la figura 5 se resumen los elementos anatómicos que podemos distinguir en los cincta.

La teca se divide a su vez en tres partes generales. En la periferia está el *cinctus* o *marginalia*, que tiene forma de anillo y está formado por grandes placas marginales de contorno subrectangular. Cerrando el anillo, por encima y por debajo, observamos una región central de placas hexagonales más pequeñas que conforman la *supracentralia* (en posición dorsal) y la *infracentralia* (en posición ventral). En posición frontal encontramos diversas estructuras como la plataforma frontal, el labro (relacionado con funciones alimenticias) y la boca. En posición dorsal se distingue principalmente un opérculo móvil, la pirámide anal y los tubérculos adoperculares. En posición ventral tan sólo se observan las placas marginales y la *infracentralia*.

La estela está constituida por numerosas placas de diferentes morfologías, que reciben nombres distintos dependiendo de su posición. De esta manera, tenemos las placas esfenoides (dispuestas en dos filas donde las placas se van alternando), las mesoesfenoides (situadas en la línea media, entre las dos filas de esfenoides) y las basiesfenoides (que se disponen en la base de la estela y sirven de unión con la teca).

Todas estas estructuras permiten diferenciar los distintos grupos de cincta. En Aragón hay representados géneros de dos de las tres familias de cincta conocidas hasta la fecha, cuyas diagnosis se encuentran en el trabajo de Friedrich (1993).

En la familia Gyrocystidae, la teca está constituida por 10 placas marginales aunque en ocasiones puede haber 11. El contorno de la teca suele ser oval o en forma de gota y presenta plataforma frontal. El orificio oral posee un surco epitecal izquierdo corto y carece de surco derecho. La estela se caracteriza por tener la base ensanchada y las placas esfenoides que la componen presentan la cara inferior plana y la superior abovedada (Fig. 6). Los géneros pertenecientes a esta familia encontrados en Aragón hasta la fecha son *Gyrocystis* (con tres especies) y *Progyrocystis*.

En la familia Sucocystidae, la teca está generalmente formada por 11 ó 12 placas marginales,

Foto: Cortesía del Museo Paleontológico Univ. Zaragoza.

Figura 9. Eocrinoideo del género Gogia *del Cámbrico Medio de Aragón.*

aunque en ocasiones presentan 10 ó 13. Su contorno suele ser subcircular. Las placas de la *infracentralia* son claramente más grandes que las de la *supracentralia* (Fig. 5). La superficie externa de la *supracentralia* presenta una granulación gruesa que puede aparecer también en la superficie externa del opérculo y de la *marginalia*. El único género de esta familia encontrado en Aragón es *Sucocystis*.

La tercera familia, de la cual no se han encontrado hasta la fecha representantes en Aragón, es la familia Trochocystitidae. Se caracteriza por una teca redondeada y a menudo ligeramente asimétrica, así como por la presencia de un largo labro. Posee placas marginales largas y largos y profundos canales marginales. A todo esto podemos añadir las numerosas y diminutas plaquitas en la *infracentralia*. Algunos géneros de esta familia encontrados en España son *Trochocystoides* y *Sotocinctus* (SDZUY, 1993).

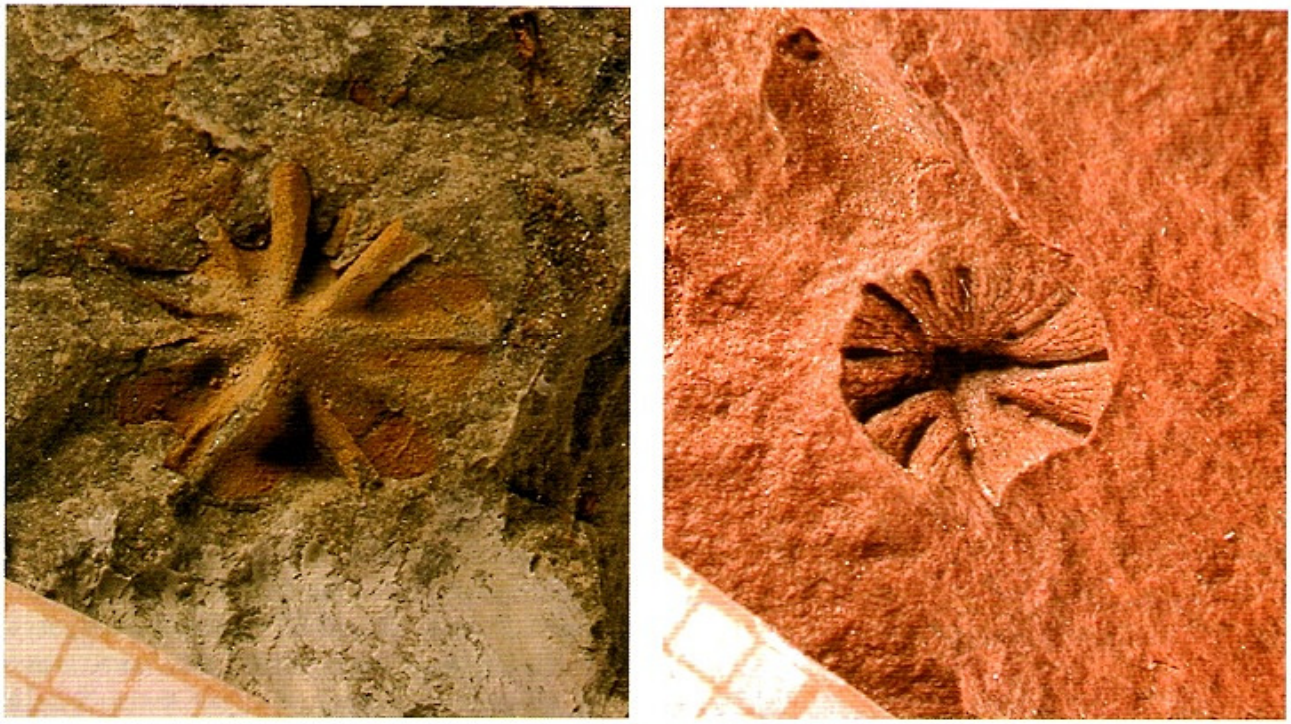


Foto: Cortesía del Museo Paleontológico Univ. de Zaragoza.

Figura 10. Dos placas aisladas de eocrinoideos que muestran diferentes tipos de estrías radiales.

Eocrinoidea

Los eocrinoideos son parientes de los crinoideos o lirios de mar actuales. Su cuerpo se divide en tres partes: el **tallo** u órgano fijador, también llamado hohlwurzel por algunos autores y que en algún género puede estar ausente; la **teca**, que constituye el cuerpo principal del organismo; y las **braquiolas**, apéndices a modo de brazos que salen de la teca (Fig. 8). Hasta el momento en Aragón sólo se han encontrado eocrinoideos del género *Gogia* (Fig. 9). Este género, muy común en el Cámbrico Inferior de Andalucía y en el Cámbrico Medio de Aragón y Utah (EE. UU.), es uno de los eocrinoideos más antiguos que se conoce y representa el estadio más primitivo de la evolución de este grupo. La teca puede presentar formas esféricas, ovaladas o piriformes. Está formada por placas poligonales dispuestas irregularmente, en número variable, llegando en algunos casos a 500 (UBAGHS, 1967); los contactos entre las placas son rectos y presentan unas perforaciones denominadas poros suturales que son casi exclusivas de los eocrinoideos. Las placas, en ocasiones, evidencian una cierta ornamentación compuesta por pequeños gránulos o estrías radiales (Fig. 10). Las braquiolas son muy largas, delgadas, en número variable y organizadas en «racimos» que se insertan en la teca. Suelen ser biseriadas y en algunos casos se presentan enrolladas, como en el caso de la especie *Gogia spiralis*. El tallo está formado por pequeñas placas desordenadas; en ocasiones la parte basal del tallo está formada por una agrupación de placas que conforma una base ensanchada.

Paleoecología

Cuando estudiamos organismos fósiles que tienen cierto parecido con formas actuales, conocer su paleoecología no suele plantear muchos problemas; las dificultades aparecen cuando nos

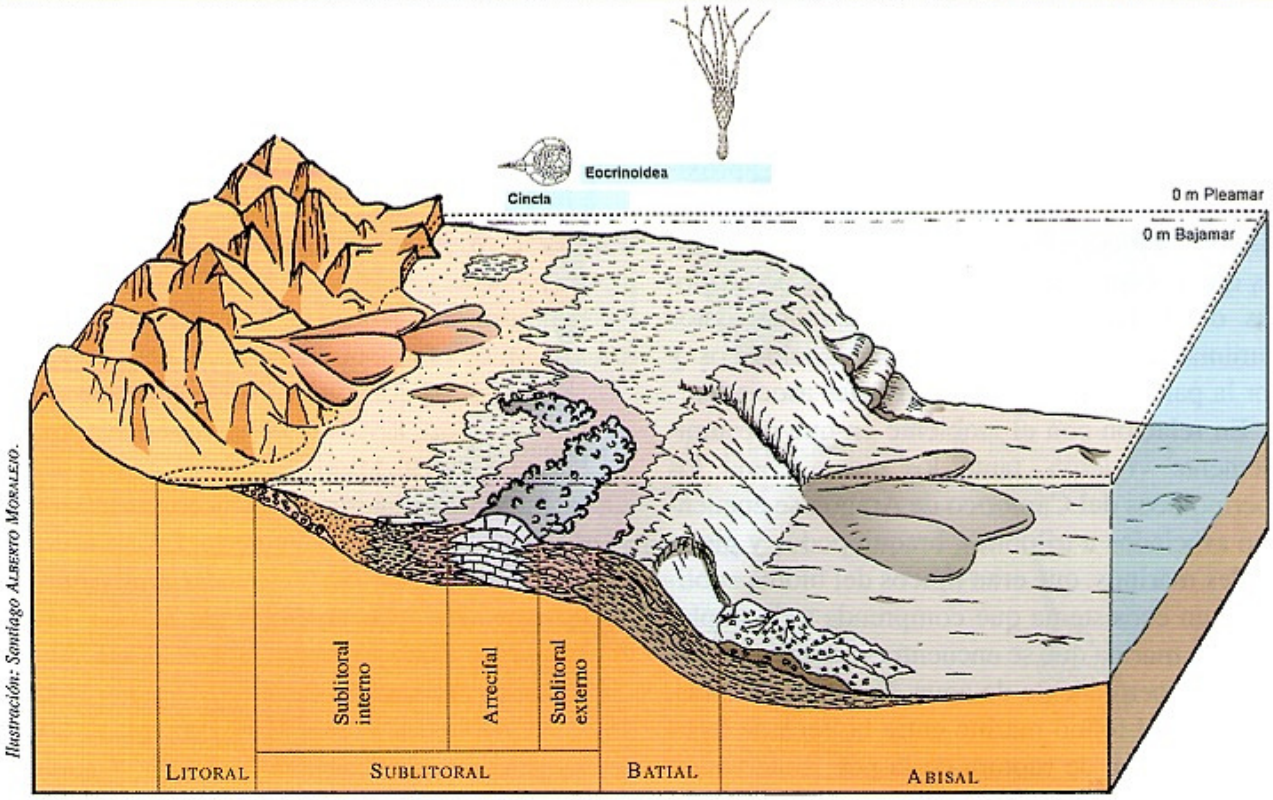


Figura 11. Reconstrucción del medio ambiente de cincta y eocrinoideos para el Cámbrico de Aragón. Modificado de Liñán (1995).

encontramos ante organismos primitivos y sin prácticamente descendientes actuales, como sucede con los equinodermos del Cámbrico. En estos casos, debemos escudriñar detalladamente la información que nos deja el registro fósil, para después plantear hipótesis que difícilmente pueden llegar a demostrarse en toda su amplitud. Los principales datos que podemos obtener de los equinodermos cámbricos son referentes a tres aspectos: la movilidad, la alimentación y los ambientes en que vivieron dichos organismos.

En cuanto a la movilidad, los cincta debieron de ser animales epibentónicos vágiles; es decir, que probablemente vivían sobre la superficie del fondo (bentos) y tenían cierta capacidad de desplazamiento (SPRINKLE, 1976). Indicio de ello es la tendencia hacia la simetría bilateral de sus cuerpos, que es muy común en todos aquellos organismos que se desplazan en una dirección hacia adelante, y también la presencia de un apéndice caudal (la estela) que podría ayudar al organismo a desplazarse o a orientarse frente a las corrientes, a modo de timón. Por el contrario, los eocrinoideos debieron de ser organismos epibentónicos sésiles; es decir, que vivían también en la interfase agua-sustrato pero fijos a éste, como indica la presencia de un pedúnculo (el aparato fijador) que les permitiría anclarse al fondo marino, así como el ensanchamiento de la base del tallo que antes comentamos al hablar del género *Gogia*.

Respecto al tipo de alimentación, tanto los cincta como los eocrinodeos fueron probablemente organismos suspensívoros, que captaban partículas suspendidas en el agua marina. La diferencia entre ellos estriba en que los cincta serían suspensívoros activos (con capacidad de desplazar las partículas), mientras que los eocrinoideos serían suspensívoros pasivos (sin esa capacidad). No se descarta que algunos cincta fueran detritívoros y se alimentasen de las partículas depositadas en la superficie del fondo.

Los cincta vivían sobre sustratos marinos blandos, tanto arenosos como fangosos. Los eocrinoideos se fijarían a sustratos fangosos (generalmente arcillosos y a veces de fango calcáreo micrítico, fino) en aguas ricas en nutrientes en suspensión, con el fin de captar las partículas suspendidas en niveles más superiores de la columna de agua por medio de las braquiolas (a modo de brazos situados en la parte superior de la teca). Los fósiles de eocrinoideos son frecuentes en rocas finamente laminadas, que indican medios donde la energía era baja pero cambiante. Algunos autores, como ROBISON (1965), comparan el número de brazos de los eocrinoideos con el número de braquiolas en los crinoideos actuales, indicando que los ejemplares de éstos con 40 brazos son propios del bioma sublitoral somero en regiones tropicales y subtropicales, mientras que las especies de regiones con una temperatura moderada y una profundidad

intermedia poseen entre 15 y 30 brazos, y las especies que tienen entre 8 y 12 brazos viven en aguas más profundas y frías. Aceptando esta hipótesis, podemos hacer una estimación aproximada del clima y la profundidad donde vivían los eocrinoideos contando el número de braquiolas que poseen, siempre y cuando las deducciones obtenidas sean coherentes con los datos suministrados por otros estudios geológicos y por la paleoecología de otros fósiles asociados.

En relación con el ambiente en que presumiblemente vivieron, tanto los cincta como los eocrinoideos del Cámbrico de Aragón se encuentran asociados a trilobites, braquiópodos y pistas fósiles marinos, que eran típicos del bioma sublitoral, un ecosistema que comprende toda la plataforma marina que se encuentra cubierta por una columna permanente de agua. En otras palabras, vivían en el fondo marino entre la línea de bajamar y la línea de ruptura de la pendiente batial, un sustrato que en los mares actuales comprende profundidades entre 0 y 200 m.

En las asociaciones fósiles del Cámbrico de Aragón, los cincta aparecen prioritariamente con trilobites bentónicos de tipo cosmopolita, indicadores de condiciones de mar abierto donde la dispersión geográfica de los organismos era relativamente fácil. Los eocrinoideos se asocian, además, con trilobites pelágicos, lo que sugiere que este segundo grupo de equinodermos preferiría vivir a mayor distancia de la línea de costa que los cincta, y que por consiguiente podría subsistir a mayores profundidades dentro de la plataforma marina (Fig. 11). Estas apreciaciones se corroboran con los datos de braquiópodos fósiles que aparecen con estos equinodermos, con los que presumiblemente vivieron formando parte de las mismas comunidades. Así, los cincta se encuentran tanto con la denominada asociación paleoecológica de *Trematobolus* (característica de hábitats de poca profundidad) como con la asociación de *Dictyonina-Acrothele* (que caracteriza fondos relativamente más profundos; LIÑÁN y MERGL, 2001; LIÑÁN *et al.*, 2002). Mientras, los eocrinoideos solamente aparecen con esta última asociación.

De esta manera, la incorporación de los estudios de equinodermos a las interpretaciones paleoecológicas permite acercarnos a un mejor conocimiento de los factores físicos reinantes en los mares cámbricos de hace 520 millones de años.

Bibliografía citada en el texto

DURHAM, J. W. and CASTER, K. E. 1963. Helicoplacoidea: a new class of echinoderms. *Science*, **140** (3568), 820-822. Washington.

FRIEDRICH, W.-P. 1993. Systematik und Funktionsmorphologie mittelkambrischer Cincta (Carpoidea, Echinodermata). *Beringeria*, **7**, 1-190. Würzburg.

GIL CID, M. D. y DOMÍNGUEZ ALONSO, P. 1995. Presencia de *Gyrocystis* Jaekel 1918 en el Cámbrico Medio de Zafra (Badajoz). *Revista de la Sociedad Geológica de España*, **8**, 99-110. Madrid.

LIÑÁN, E. 1995. Una aproximación a los ecosistemas marinos cámbricos. *In*: GÁMEZ VINTANED, J. A. y LIÑÁN, E. (eds.) *Memorias de las IV Jornadas Aragonesas de Paleontología: «La expansión de la vida en el Cámbrico». Libro homenaje al Prof. Klaus Sdzuy*. Institución «Fernando el Católico», Zaragoza, 27-48.

LIÑÁN, E., GONZÁLEZ-GÓMEZ, C. y DIES, M. E. 2002. Braquiópodos en el Cámbrico de Aragón. *Naturaleza Aragonesa*, **9**, 8-15. Zaragoza.

LIÑÁN, E. and MERGL, M. 2001. Lower and Middle Cambrian brachiopods from the Iberian Chains and Sierra Morena (Spain). *Revista Española de Paleontología*, **16** (2), 317-337. Madrid.

ROBISON, R. A. 1965. Middle Cambrian eocrinoids from western North America. *Journal of Paleontology*, **39** (3), 355-364. Tulsa.

ROBISON, R. A. and SPRINKLE, J. 1969. Ctenocystoidea: new class of primitive echinoderms. *Science*, **166** (3912), 1512-1514. Washington.

SDZUY, K. 1993. Early Cincta (carpoidea) from the Middle Cambrian of Spain. *Beringeria*, **8**, 189-207. Würzburg.

SPRINKLE, J. and COLLINS, D. 1998. Revision of *Echmatocrinus* from the Middle Cambrian Burgess Shale of British Columbia. *Lethaia*, **31** (4), 269-282. Oslo.

SPRINKLE, J. 1976. Biostratigraphy and paleoecology of Cambrian echinoderms from the Rocky Mountains. *Brigham Young University Geology Studies*, **23** (2), 61-73. Provo.

UBAGHS, G. 1967. Eocrinoidea. *In*: MOORE, R. C. (ed.) *Treatise on Invertebrate Paleontology. Part S. Echinodermata 1. Volume 2*. The Geological Society of America Inc. and The University of Kansas, New York, Lawrence, S455-S495.

UBAGHS, G. and VIZCAÍNO, D. 1990. A new eocrinoid from the Lower Cambrian of Spain. *Palaeontology*, **33** (1), 249-256. London.