PUBLICACIONES DEL INSTITUTO GEOLÓGICO Y MINERO DE ESPAÑA
Serie: CUADERNOS DEL MUSEO GEOMINERO, Nº 20

ACTAS DE LAS XXXII JORNADAS DE LA SOCIEDAD ESPAÑOLA DE PALEONTOLOGÍA

Editores: Guillermo Meléndez
Alizia Núñez
Marta Tomás

MINISTERIO
DE ECONOMÍA
Y COMPETITIVIDAD

Instituto Geológico
y Minero de España

G. Meléndez, A. Núñez y M. Tomás (eds.). Actas de las XXXII Jornadas de la Sociedad Española de Paleontología.
Cuadernos del Museo Geominero, nº 20. Instituto Geológico y Minero de España, Madrid, 2016. ISBN 978-84-9138-016-0.
© Instituto Geológico y Minero de España

EQUINODERMOS DEL PALEOZOICO DEL NORTE DE ESPAÑA

S. Zamora[1, 2]

[1] Instituto Geológico y Minero de España, Manuel Lasala, 44, 9ºB, 50006, Zaragoza, España. s.zamora@igme.es
[2] Department of Paleobiology, National Museum of Natural History, Smithsonian Institution, Washington DC, 20013–7012, USA

RESUMEN

El norte de España (Cadenas Ibéricas y Cordillera Cantábrica) alberga algunas de las secuencias Paleozoicas más completas de Europa con fósiles abundantes en muchas formaciones. Las faunas de equinodermos tienen una gran relevancia internacional en términos de su sistemática, paleoecología y paleobiogeografía. Durante el Cámbrico los equinodermos son diversos e incluyen representantes de cinctas, ctenocistoideos, eocrinoideos, rombíferos primitivos, estilóforos y edrioasteroideos, que vivieron en sustratos siliciclásticos poco consolidados. En el Ordovícico se han encontrado crinoideos, blastozoos (cistoideos y coronoideos) y ejemplares muy raros de solutos, estilóforos y asterozoos. Las faunas son muy diversas en el Ordovícico Superior y ayudan a comprender cómo la diversidad fluctuó atendiendo a cambios climáticos importantes como el evento Boda de calentamiento global o la glaciación de finales del Ordovícico. Esta última dio lugar a una de las mayores crisis bióticas que se conocen. Las faunas del Silúrico se recuperaron lentamente de la extinción de finales del Ordovícico y están representadas por unas pocas asociaciones de crinoideos de baja diversidad y ejemplares muy raros de ofiuroideos. Durante el Devónico se produce otro pico importante de diversidad coincidiendo con unas condiciones climáticas más cálidas, mayor productividad carbonatada y desarrollo de episodios arrecifales. Los crinoideos y blastoideos son abundantes y diversos en la Cordillera Cantábrica. Otros grupos como los ofiuroideos, equinoideos y edrioasteroideos también están presentes pero son muy raros. Los equinodermos Carboníferos han sido muy poco estudiados pero los pocos datos disponibles indican que las asociaciones están formadas por crinoideos, blastoideos, equinoideos y ofiuroideos. Estas faunas son las más modernas de todo el Paleozoico español.

Palabras clave: Equinodermos, evolución, diversidad, Paleozoico, clima.

ABSTRACT

The North part of Spain (Iberian Chains and Cantabrian Mountains) contains some of the most extensive and fossiliferous Palaeozoic outcrops in Europe, including echinoderm faunas that are internationally significant in terms of systematics, palaeoecology and palaeobiogeography. Cambrian faunas are diverse and well represented, including cinctans, ctenocystoids, eocrinoids, early glyptocystitids, stylophorans and edrioasteroids that lived in siliciclastic soft substrates. Ordovician rocks contain crinoids, blastozoans (cystoids, coronoids) and rare solutans, stylophorans and asterozoans. Faunas from this period are relatively diverse in the Upper Ordovician and help understanding how diversity fluctuates in response to critic climate changes such as the global warming Boda Event or the latest Ordovician glaciation. The later gave rise to one of the most dramatic extinction events in the history of life. Silurian faunas recovery slowly in the aftermath of the late Ordovician extinction and only low diversity assemblages of crinoids and very rare ophiuroids have been recorded. Devonian marks another peak of diversity coinciding with warmer temperature,

carbonate productivity and development of several reef episodes. Crinoids and blastoids are widely represented in the Cantabrian Mountains, while other groups such as asterozoans, edrioasteroids and echinods are rare. Carboniferous echinoderms are understudied but few available data suggest they include crinoids, blastoids and rare echinoids and ophiuroids. They represent the youngest Palaeozoic echinoderm faunas from North Spain.

Key words: Echinoderms, evolution, diversity, Palaeozoic, clime.

INTRODUCCIÓN

El Paleozoico del Norte de la Península Ibérica (Cadenas Ibéricas y Cordillera Cantábrica) presenta un registro muy completo de equinodermos fósiles que abarca desde el Cámbrico inferior hasta el Carbonífero (Zamora *et al*., 2015). La primera especie descrita data de 1850, cuando De Verneuil describió el crinoideo *Pradocrinus baylii* De Verneuil, 1850 encontrado en Colle (León). Una década más tarde Prado *et al*. (1860) describieron el cincta *Trochocystites bohemicus*?, n. sp. (sic!) en el Cámbrico situado entre Sabero y Boñar (León). Desde entonces los avances en el estudio de los equinodermos del Norte de España han sido notables y a día de hoy existe un conocimiento razonable de las especies que aparecen en el Paleozoico. En este trabajo sólo se pretende resumir de manera somera los grupos de equinodermos que se conocen en el Paleozoico Nord ibérico y las formaciones donde aparecen; además se explicará la importancia que tienen algunos de estos grupos a nivel mundial.

CÁMBRICO

El Cámbrico es un periodo crítico para los equinodermos ya que aparecen durante el piso 3 y se registra su primera diversificación en los pisos 5 y Drumiense (Zamora *et al*., 2013a). El primer grupo de equinodermos cámbricos conocidos en España fueron los cincta Prado *et al*. (1860). Posteriormente, Gislen (1927) describe el cincta *Decacystis hispanica* n. gen. n. sp. [actualmente considerado como sinónimo subjetivo más reciente de *Gyrocystis platessa* de acuerdo con Friedrich (1993)]. Schroeder (1973) define la especie *Gyrocystis*? *melendezi* (actualmente *Undatacinctus melendezi sensu* Smith y Zamora, 2009). El mayor auge para el conocimento del grupo se produce en la década de los 90, cuando Friedrich (1993) incluye numerosos yacimientos y especies españolas nuevas en su tesis doctoral, y Sdzuy (1993) realiza un trabajo muy interesante describiendo las especies más antiguas del registro a nivel mundial procedentes de las secciones de Porma y Soto de Caso (situadas en León y Asturias, respectivamente). Clausen (2004) describió el segundo grupo de equinodermos conocido en el Cámbrico del norte de España, definiendo la especie de eocrinoideos *Rhopalocystis*? *mesonesensis* basándose en placas aisladas que corresponden a la base de la teca encontradas en la Formación Valdemiedes (Cadenas Ibéricas) de edad Bilbiliense. Cabe destacar aquí que Ubaghs y Vizcaïno (1991) ya habían descrito este grupo en la zona de Alanís (Sevilla) tras encontrar ejemplares articulados que representan uno de los registros más antiguos a nivel mundial de edad Marianiense (Serie 2 del Cámbrico). Zamora (2009) centró su tesis doctoral en el estudio de los equinodermos cámbricos de las Cadenas Ibéricas y la Zona Cantábrica y cita por primera vez la presencia de ejemplares articulados de edrioasteroideos, estilóforos y ctenocistoideos, grupos que nunca se habían encontrado en esta región. Además describe diversas especies de eocrinoidoes y cincta. Entre los cincta destaca la descripción del nuevo género *Lignanicystis barriosensis* Zamora y Smith, 2008 encontrado en la Formación Oville (Languedociense) de los Barrios de Luna (León) (Fig. 1A), *Protocinctus mansillaensis* Rahman y Zamora, 2009 recogido en la Formación Mansilla (Leoniense) y considerado como el cincta más antiguo conocido y de *Graciacystis ambigua* Zamora *et al*., 2013b de la Formación Murero (Caesaraugustiense), el primer cincta que permite conocer la ontogenia del grupo. Los dos últimos géneros fueron encontrados en el yacimiento de Purujosa (Cadenas Ibéricas). Además se citan numerosas especies de cincta que nunca antes se habían encontrado en nuestro territorio (Zamora y Álvaro, 2010). Entre los eocrinoideos (Figs. 1D, F) y otros "pelmatozoos", se define *Gogia parsleyi* Zamora (en Zamora *et al*.,

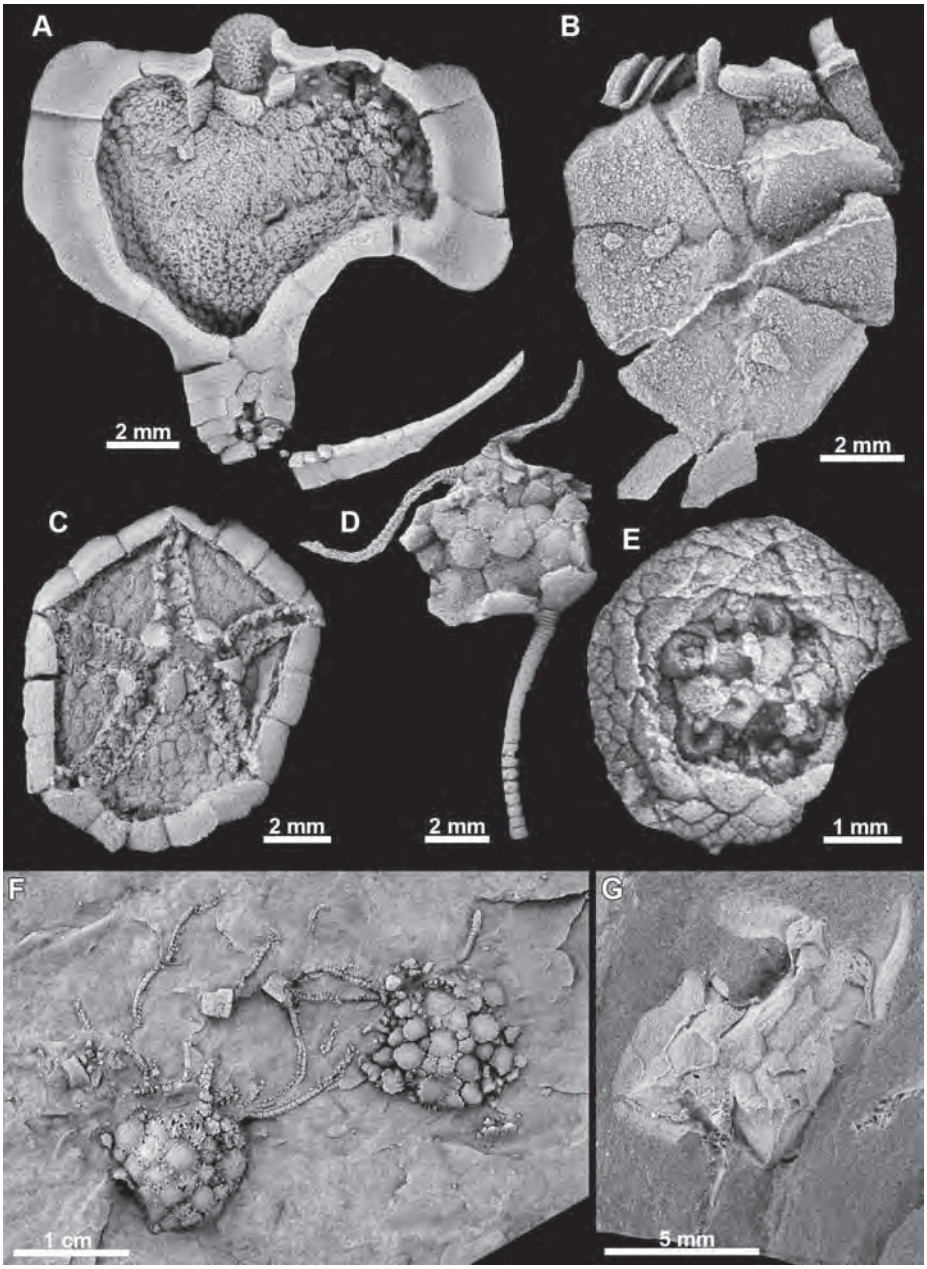

Figura 1. Equinodermos del Cámbrico del Norte de España. A. Cincta *Lignanicystis barriosensis* de la Formación Oville (Cámbrico medio, León). B. Ctenocistoideo *Courtessolea* sp. de la Formación Murero (Cámbrico medio, Zaragoza). C. Edrioasteroideo *Cambraster cannati* de la Formación Borobia (Cámbrico medio, Zaragoza). D. Eocrinoideo *Ubaghsicystis segurae* de la Formación Oville (Cámbrico medio, León). E. Edrioasteroideo *Protorophus hispanicus* de la Formación Murero (Cámbrico medio, Zaragoza). F. Eocrinoideo *Gogia parsleyi* de la Formación Murero (Cámbrico medio, Zaragoza). G. Estilóforo *Ceratocystis* sp. de la Formación Murero (Cámbrico medio, Zaragoza).

2009b) el primer gogiido conocido en las Cadenas Ibéricas (Fig. 1F), también encontrado en la Formación Murero de Purujosa (Zaragoza) y se cita por primera vez el género *Lichenoides* (Zamora, 2010). Un hallazgo que merece mención especial es la definición de una nueva familia de "pelmatozoos" conocida como Dibrachicystidae Zamora y Smith, 2012 y que contempla dos géneros (*Dibrachicystis* y *Vizcainoia*), encontrados en la Formación Murero (Caesaraugustiense-Languedociense) de Purujosa (Zaragoza). La principal importancia de este grupo es que presentan brazos construidos a partir de extensiones de la teca, característica que también aparece en los crinoideos. Entre los edrioasteroideos destaca la descripción de *Protorophus hispanicus* (Fig. 1E), el primer isorófido del registro fósil (Zamora y Smith, 2010) y de *Aragocystites bellus* Zamora, 2013, el primer estromatocistítido español. Ambos han sido encontrados en la Formación Murero, en Purujosa y Mureo (Cadenas Ibéricas) respectivamente. Además se describe *Cambraster cannati* (Fig. 1C) en varias localidades del norte de las Cadenas Ibéricas, en rocas de la Formación Borobia (Languedociense). Este género se cita por primera vez en España (Zamora *et al.* 2013c). Además destaca la presencia del género *Stromatocystites* en la Formación Oville cerca de Riosol (Zamora *et al.* 2015b). Los estilóforos son otro grupo de equinodermos importantes en el Cámbrico del norte de España. Se ha reconocido el género *Ceratocystis* (Fig. 1G) tanto en las Cadenas Ibéricas como en la Zona Cantábrica, además de varias especies de coturnocístidos, que todavía esperan ser descritas formalmente (Zamora, 2010). Los ctenocistoideos son un grupo muy escaso pero también bien representado. Se han encontrado varias especies del género *Courtessolea* (Fig. 1B) y otras relacionadas con *Ctenocystis* en las formaciones Murero y Borobia de las Cadenas Ibéricas y la Formación Oville de la Zona Cantábrica, que todavía esperan ser descritas (Zamora, 2010; 2011). Un taxón muy relacionado con los ctenocitoideos es *Ctenoimbricata spinosa*, definido en rocas de la Formación Murero en Purujosa (Zaragoza) y que representa la forma ancestral, bilateral que dio lugar a todos los equinodermos conocidos (Zamora *et al*., 2012). Todos estos equinodermos se localizan en rocas del Cámbrico inferior y medio (Series 2 y 3). Un descubrimiento reciente en la Formación Valtorres (Cadenas Ibéricas) de edad Furongiense pone de manifiesto la presencia de equinodermos también en la última serie del Cámbrico.

ORDOVÍCICO

Durante este periodo los equinodermos sufren su mayor auge y diversificación alcanzando la mayor disparidad de toda su historia evolutiva (Lefebvre *et al.*, 2013), por lo que no es raro encontrarlos en las rocas del norte de España. Durante el Ordovícico Inferior los restos son escasos y se refieren a unas pocas placas aisladas de pelmatozoos (Colchen y Ubaghs, 1969; Zamora *et al*., 2009a). Durante el Ordovícico medio aparecen muchas más formas y se encuentra la primera especie de crinoideos descrita como *Heviacrinus* sp. (Zamora *et al.*, 2015) (Fig. 2H) y encontrada en la Formación Castillejo (Dobrotiviense) de las Cadenas Ibéricas. Este grupo sufre un pico de diversidad importante durante el Ordovícico Superior y varios géneros nuevos de crinoideos camerados (Fig. 2A) y cladidos (Fig. 2G) están pendientes de ser descritos formalmente (Zamora *et al*., 2014; Cole *et al*., en prensa). Todos ellos han sido encontrados en la Formación Fombuena (Berouniense) de las Cadenas Ibéricas.

Un grupo clásico en los estudios sobre el Ordovícico español son los cistoideos, muy abundantes tanto en el Ordovícico Medio como en el Superior. Aunque este grupo incluye numerosos clados que poco tienen que ver unos con otros, aquí serán considerados todos bajo el nombre de cistoideos s. l. Meléndez (1942-1944, 1959), Meléndez y Hevia (1947) ya puso de manifiesto la importancia de este grupo en las asociaciones ordovícicas de las Cadenas Ibéricas. Aunque no fue hasta los trabajos de Chauvel *et al*. (1975) y Chauvel y Le Menn (1979) cuando se definen y describen en más detalle todos los grupos de cistoideos, describiendo numerosas formas de la Formación Caliza de Cistoideos (Kralodvoriense). Entre ellos se encuentran los géneros de rombíferos *Heliocrinites* (Fig. 2F), *Caryocrinites* y *Corylocrinus* entre otros; y los diplopóridos *Eucystis* y *Proteocystites*. Faunas muy parecidas (Fig. 2B, C) fueron encontradas posteriormente en la Formación La Devesa, en Portilla de Luna (León) (Gutiérrez-Marco *et al.*, 1996a; Zamora *et al.*, 2015a). De edad algo más antigua destaca la fauna descrita en el trabajo de Gutiérrez-Marco *et al.* (1996b) quienes identifican los cistoideos más antiguos de la Cordillera Ibérica. Los restos más antiguos corresponden a diplopóridos (*Calix* y Aristocystitidae) encontrados en la Formación Castillejo (Dobrotiviense, Ordovícico Medio). En este trabajo se

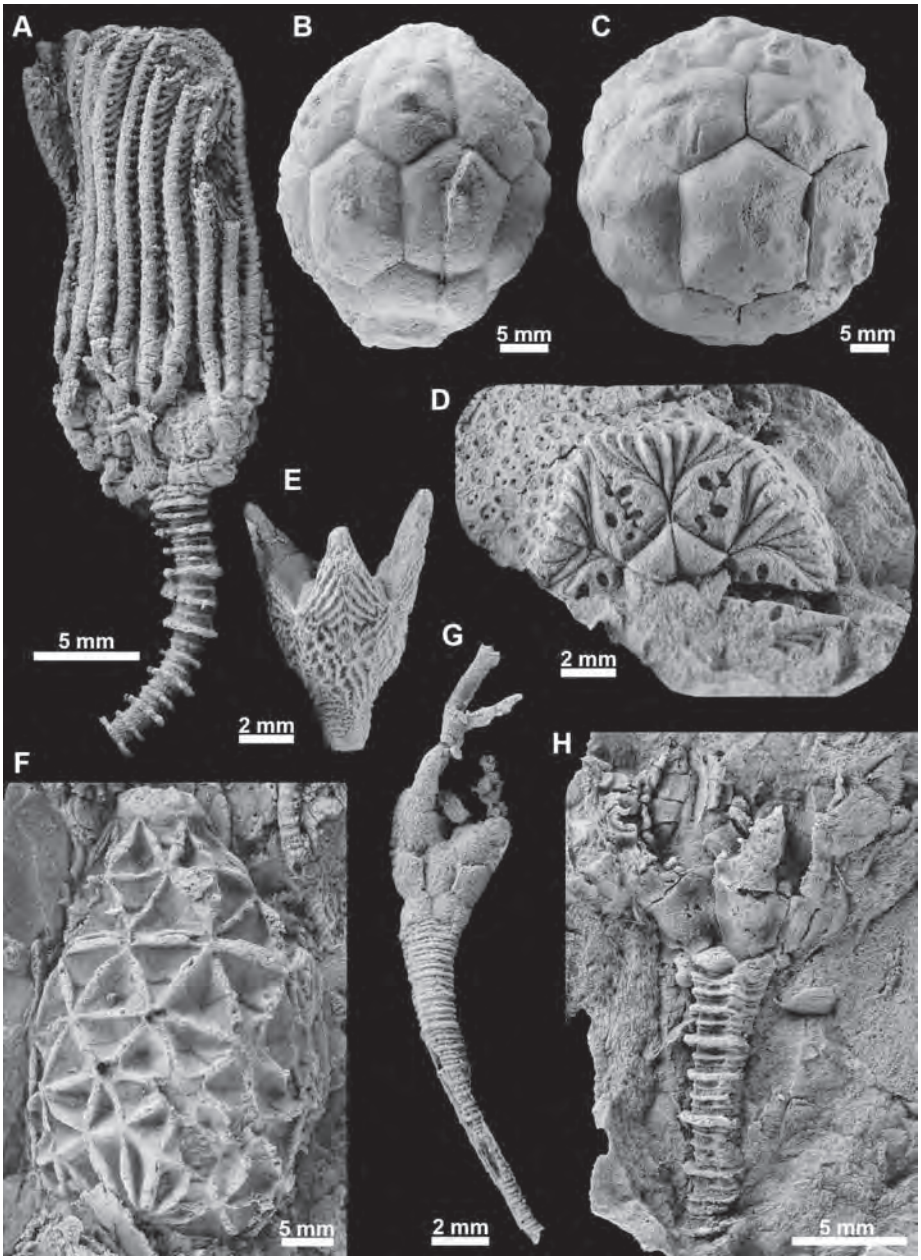

Figura 2. Equinodermos del Ordovícico del Norte de España. A. Crinoideo camerado de la Formación Fombuena (Ordovícico Superior, Zaragoza). B. Rombífero *Hemicosmites* sp. de la Formación La Devesa (Ordovícico Superior, León). C. Rombífero *Caryocrinites* sp. de la Formación La Devesa (Ordovícico Superior, León). D. Diplopórido *Codiacystis* sp. de la Formación Fombuena (Ordovícico Superior, Zaragoza). E. Coronoideo *Mespilocystites tregarvanicus* de la Formación Fombuena (Ordovícico Superior, Zaragoza). F. Rombífero *Heliocrinites* cf. *rouvillei* de la Formación Caliza de Cistoideos (Ordovícico Superior, Zaragoza). G. Crinoideo cládido de la Formación Fombuena (Ordovícico Superior, Zaragoza). H. Crinoideo *Heviacrinus melendezi* de la Formación Castillejo (Ordovícico Medio, Zaragoza).

describen por primera vez en detalle restos de cistoideos de la Formación Fombuena (Berouniense, Ordovícico Superior) pertenecientes a diplopóridos y rombíferos (Gutiérrez-Marco *et al*., 1996b; Zamora *et al*., 2014) (Fig. 2D).

Otro grupo de blastozoos representado en la rocas ordovícicas son los coronoideos, con varias especies del género *Mespilocystites* (Fig. 2E) definidas en el Ordovícico Superior de las Cadenas Ibéricas y la Zona Cantábrica (Chauvel y Le Menn, 1979; Gutiérrez Marco *et al*., 1996a, b).

Los estilóforos están poco representados en el Norte de España y tan solo se ha citado el género *Anatifopsis* en la Formación Luarca *sensu lato* (Oretaniense, Ordovícico Medio), en Barrios de Luna (León) (Gutiérrez Marco *et al*., 1999). Otros grupos como los solutos o los asterozoos son raros aunque están presentes en la Formación Fombuena de las Cadenas Ibéricas (Zamora *et al*., 2014).

SILÚRICO

Las asociaciones del Silúrico son muy poco diversas aunque cuando aparecen equinodermos suelen ser abundantes. Están compuestas principalmente de crinoideos que en las Cadenas Ibéricas están presentes sólo en dos niveles distintos de la Formación Bádenas, uno inferior de edad Llandoveriense que contiene una forma de crinoideo disparido cercana a *Iocrinus* (Fig. 3C); y otro superior de edad Ludlowiense que contiene al menos dos taxones, de los que sólo el camerado *Dimerocrinites aragonensis* (Fig. 3A, B, D) se ha encontrado articulado (Le Menn *et al*., 2003). Este último nivel contiene también ofiuroideos (Fig. 2E) que son extremadamente raros. Respecto a la Cordillera Cantábrica, sólo se han citado restos articulados de crinoideos en nomenclatura abierta, de edad Pridoliense (Gutiérrez Marco *et al*., 2001), que están relacionados con los camerados escifocrinítidos(Fig. 3F).

DEVÓNICO

Las faunas del Devónico son muy diversas especialmente en lo que respecta a los crinoideos. La primera especie fue descrita por De Verneuil (1850), y desde entonces numerosos autores se interesaron por estas faunas (Oehlert, 1896; Schmidt, 1931; Almela y Revilla, 1950; Sieverts Doreck, 1951). El primer trabajo de referencia sobre el grupo se debe a Breimer (1962), quien describió cinco géneros nuevos y dieciséis especies nuevas, además de catorce taxones que nunca se habían citado en esta zona. Desde entonces sólo se han descrito unas pocas especies (Webster, 1976; Pidal 1984, 2008; Kammer, 2001). Aunque existen restos de crinoideos desde el Lockoviense, los ejemplares articulados (Fig. 4A-C) empiezan a ser abundantes en el Emsiense inferior, en la Formación Valporquero de la parte leonesa de la Zona Cantábrica y la Formación Aguión de la parte asturiana. En estas formaciones se reconoce un máximo de diversidad que incluye a géneros como *Pterinocrinus* (Fig. 4F), *Stamnocrinus*, *Bactrocrinites* (Fig. 4A) o *Trybliocrinus*. La Formación Santa Lucía en León y la Formación Moniello en Asturias (Emsiense superior-Eifeliense inferior) han proporcionado también abundantes faunas de crinoideos de los géneros *Orthocrinus, Pithocrinus* y *Moniellocrinus* entre otros. Por último las Formaciones Huergas y Portilla, ya de edad Devónico Medio han proporcionado también algunos crinoideos completos (*Myeolodactylus*, *Cupressocrinites*). En las Cadenas Ibericas los restos de crinoideos articulados son raros y sólo se ha encontrado una asociación formada por varios taxones (Fig. 4H) aún por determinar en la Formación Mariposas (Emsiense) cerca de Santa Cruz de Nogueras (Teruel) (Zamora *et al*., 2015a).

El segundo grupo en orden de abundancia son los blastoideos que sólo se han encontrado en la Zona Cantábrica. Se conocen numerosos taxones pertenecientes a géneros como *Pentremitidea* (Fig. 4E), *Hyperoblastus* o *Cryptoschisma* descritos en los trabajos de Etheridge y Carpenter (1883, 1886), Breimer (1971) y Breimer y Dop (1975). Las faunas del Emsiense son especialmente importantes ya que es la primera vez a nivel mundial que los blastoideos empiezan a ser abundantes y dominar ciertas asociaciones (Waters, 2015).

Grupos minoritarios dentro del Devónico del norte de España incluyen a los asteroideos representados por el taxón *Ophiocantabria elegans* (Fig. 4I), descrito recientemente en la Formación Furada (Lockoviense) en Asturias (Blake *et al*., 2016); equinidos representados por el taxón *Rhenechinus ibericus* (Fig. 4G) de la Formación Aguión (Emsiense)

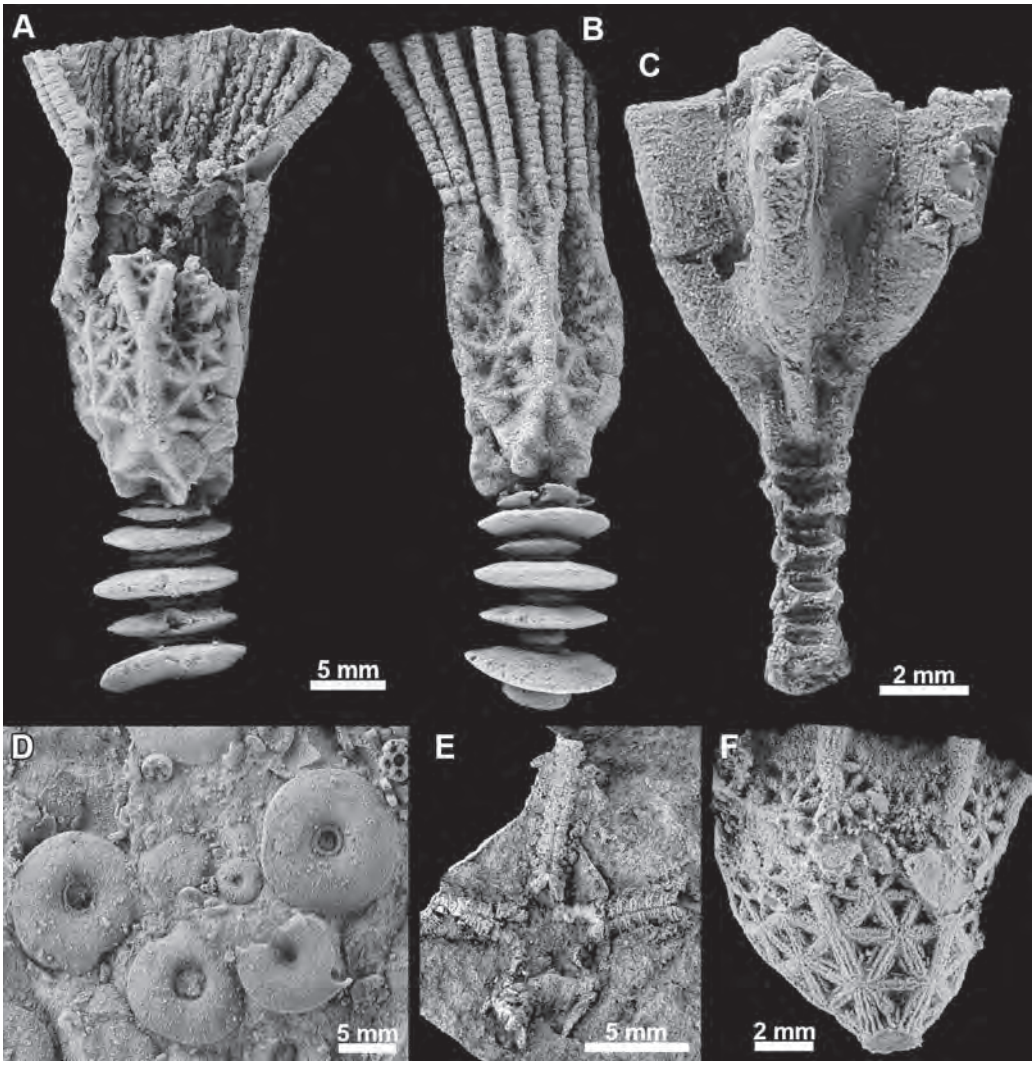

Figura 3. Equinodermos del Silúrico del Norte de España. A, B, D. Crinoideo *Dimerocrinites aragonensis* de la Formación Bádenas (Zaragoza). C. Crinoideo *Iocrinus* sp. de la Formación Bádenas (Zaragoza). E. Ofiuroideo indeterminado de la Formación Bádenas (Zaragoza). F. Crinoideo camerado de las "pizarras cloríticas" (León).

(Smith *et al.*, 2013) y el edrioasteroideo *Krama hispanica* (Fig. 4D) de la Formación Aguión (Emsiense) (Smith y Arbizu 1987; Müller y Hahn, 2010).

CARBONÍFERO

El Carbonífero está en general poco explorado desde el punto de vista de la paleontología de equinodermos, aunque las primeras descripciones de crinoideos de esta edad se deben ya a Barrois (1882). Los taxones más antiguos

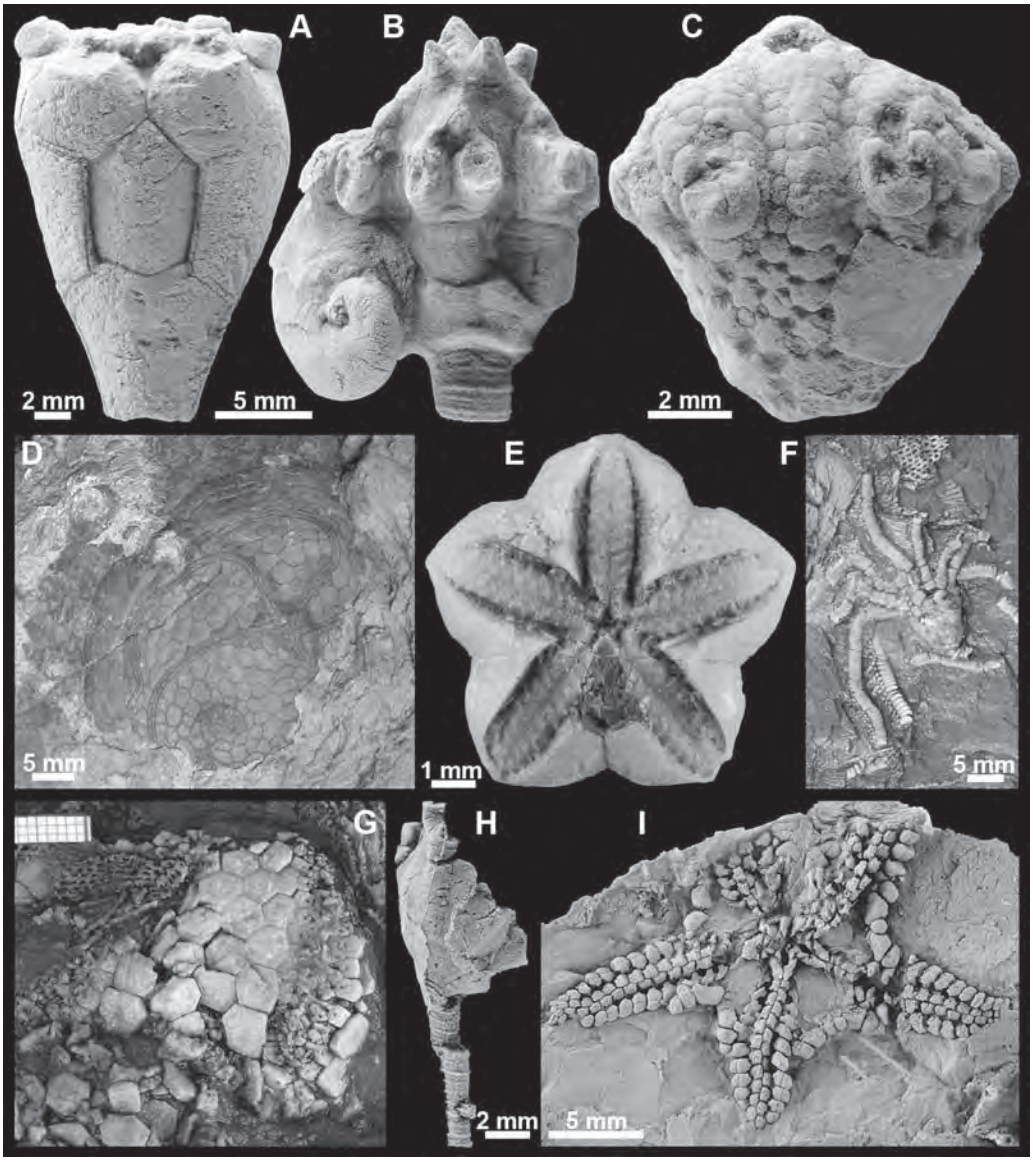

Figura 4. Equinodermos del Devónico del Norte de España. A. Crinoideo *Bactocrinites* sp. de la Formación Valporquero (Devónico Inferior, León). B. Crinoideo *Oenochoacrinus prínceps* de la Formación Valporquero (Devónico Inferior, León). C. Crinoideo *Pradocrinus baylii* de la Formación Valporquero (Devónico Inferior, León). D. Edrioasteroideo *Krama hispanica* de la Formación Aguión (Devónico Inferior, Asturias). E. Blastoideo *Pentremitidea pailletti* de la Formación Valporquero (Devónico Inferior, León). F. Crinoideo *Pterinocrinus decembrachiatus* de la Formación Aguión (Devónico Inferior, Asturias). G. Equinoideo *Rhenechinus ibericus* de la Formación Aguión (Devónico Inferior, Asturias). H. Crinoideo camerado de la Formación Mariposas (Devónico Inferior, Teruel). I. Ofiuroideo *Ophiocantabria elegans* de la Formación Furada (Devónico Inferior, Asturias).

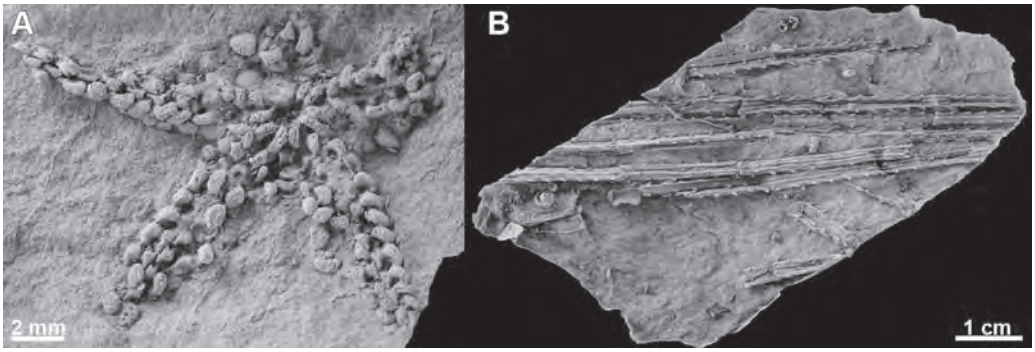

Figura 5. Equinodermos del Carbonífero del Norte de España. A. Ofiuroideo indeterminado. B. Equínido *Archaeocidaris* sp. Ambos de la Formación Pando (Westfaliense, León).

aparecen en el Viseense superior donde Breimer (1962) describió *Paradelocrinus* sp., encontrado en Tarna (León) y Cervera de Pisuerga (Palencia). Morris (1992) por su parte describió *Rhabdocrinus scotocarbonarius* en la Formación Villabellaco de edad Viseense superior-Namuriense inferior en Palencia; y Herbig (1982) describió *Balearocrinus cantabricus* de la Formación Genicera (Viseense superior) en Nocedo (León). Breimer (1962) cita varios taxones asignados a *Pimlicocrinus latus*, *Aorocrinus* sp. y *Platycrinus* sp, todos encontrados en el Namuriense de Rabanal de los Caballeros (Palencia); además de *Nunnacrinus stellaris*, encontrado en rocas de la misma edad en Sabero (León). La mayoría de los taxones del Westfaliense se han citado por Breimer (1962) en la zona de Mudá y Herreruela (Palencia) e incluyen a formas como *Iberocrinus multibrachiatus*, *Cromyocrinus* sp. y *Paradelocrinus*. Una nueva forma de inadunado, *Pandocrinites globosum* ha sido descrita recientemente en la Formación Pando de edad Westfaliense C en la provincia de León (Hauser y Landeta, 2015). En este último lugar se han encontrado también restos de equínidos asignados a *Archaeocidaris* (Fig. 5B) y un ofiuroideo que se encuentran actualmente en estudio (Fig. 5A).

Los blastoideos son raros en el Carbonífero de la Cordillera Cantábrica aunque existen varias citas de *Pentablastus supracarbonicus* en distintas localidades cercanas a Rabanal de los Caballeros (Palencia), y que datan de Westfaliense?-Namuriense (Sieverts-Doreck, 1951; Joysey y Breimer, 1963).

CONSIDERACIONES FINALES

El Paleozoico del Norte de España presenta equinodermos abundantes en diferentes formaciones desde el Cámbrico inferior hasta el Carbonífero. Muchos de los cambios que se observan en las faunas responden a cambios que también se producen a nivel global. Los primeros equinodermos se encuentran ya en el Cámbrico inferior y se tratan de eocrinoideos que se han encontrado sólo en las Cadenas Ibéricas. El Cámbrico medio registra una primera diversificación en la que aparecen grupos antes no representados como ctenocistoideos, estilóforos coturnocístidos y cincta. Esta diversificación se reconoce también en otras zonas geográficas y coincide con un pico de diversidad a nivel mundial (Zamora *et al.*, 2013a). La única asociación de equinodermos furongienses reconocida en la Formación Valtorres (Cadenas Ibéricas) refleja la transición de faunas típicamente cámbricas (con edrioasteroideos estromatocistítidos) a otras que dominarán posteriormente (estilóforos del grupo de los mitrados y rombíferos primitivos). El Ordovícico Inferior es un momento en el cual los equinodermos son escasos en el Norte de España lo que contrasta con lo que ocurre en otras regiones de nuestro entorno como Francia y Marruecos (Lefebvre y Fatka, 2003; Lefebvre *et al.* en prensa). Durante el Ordovícico Medio los equinodermos están poco representados y las asociaciones están compuestas principalmente por diplopóridos, algún crinoideo y escasos estilóforos. La situación cambia drásticamente durante el Ordovícico Superior coincidiendo con los primeros pulsos del calentamiento global conocido como Evento Boda. Las primeras asociaciones de gran diversidad aparecen ya en el Berouniense y

están formadas por crinoideos camerados, blastozoos, solutos y asterozoos. Posteriormente, durante el Kralodvoriense (Formaciones Caliza de Cistoideos y La Devesa), se establecen plataformas carbonatadas dominadas por los cistoideos. A finales del Ordovícico se produce un enfriamiento global que desemboca en la glaciación finiordovícica y la mayoría de las faunas que habían dominado el Ordovícico (ej. cistoideos, coronoideos) desaparecen en esta región. Durante el Silúrico los equinodermos están muy poco representados en las asociaciones donde sólo los crinoideos son abundantes pero poco diversos. El Devónico inferior (Emsiense) vuelve a marcar un pico de diversidad importante que coincide con el desarrollo de plataformas carbonatadas y la proliferación de los crinoideos, blastoideos y escasos equínidos, asteroideos y edrioasteroideos. Estas condiciones se mantendrán durante el Devónico medio. En la Cordillera Cantábrica se encuentran los primeros yacimientos a nivel mundial donde los blastoideos empiezan a ser abundantes, diversos y dominan algunas asociaciones de equinodermos. Las faunas del Carbonífero están poco estudiadas aunque se ha reconocido la presencia de crinoideos, blastoideos, asterozoos y equínidos.

AGRADECIMIENTOS

Todos los resultados que presento en este trabajo son el resultado de una intensa colaboración con muchos colegas españoles y de otras nacionalidades a los que estoy tremendamente agradecido. Varios aficionados me han proporcionado material importante que figuro aquí por primera vez; Fernando Gracia merece una mención especial por cederme su material del Carbonífero de la zona de León. También quiero agradecer a Guillermo Meléndez el haberme invitado a escribir este manuscrito. Este trabajo es una contribución al proyecto Ramón y Cajal (RYC2012-10576) y a los proyectos CGL2012-39471 y CGL2013-48877 del Ministerio de Economía y Competitividad de España.

REFERENCIAS

Almela, A. & Revilla, J. 1950. Especies fósiles nuevas del Devoniano de León. *Notas y Comunicaciones del Instituto Geológico y Minero de España*, 20, 45-60.

Barrois, C. 1882. Recherches sur las terrains anciens des Asturies et de la Galice. *Mémoires de la Société Géologique du Nord,* II, 1, 1-650.

Blake, D., Zamora, S. & García-Alcalde, J. 2015. A new Devonian asteroid-like ophiuroid from Spain. *Geologica Acta*, 13, 335-343.

Breimer, A. 1962. A monograph on Spanish Paleozoic Crinoidea. *Leidse Geologische mededelingen*, 27 (2), 190 pp.

Breimer, A. 1971. Nota previa sobre los blastoideos del Devoniano de la Cordillera Cantábrica (España). *Boletín del Instituto Geológico y Minero de España*, 82 (2), 157-171.

Breimer, A. & Dop J. A. 1975. An anatomical and taxonomic study of some lower and middle Devonian blastoids from Europe and North America, I and II. *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen,* Series B, 78, 39-61.

Chauvel, J. & Le Menn, J. 1979. Sur quelques Echinodermes (Cystoïdes et Crinoïdes) de l' Ashgill d' Aragon (Espagne). *Geobios*, 12 (4), 549-587.

Chauvel, J., Meléndez, B. & Le Menn, J. 1975. Les Echinodermes (Cystoïdes et Crinoïdes) de l'Ordovicien superieur de Luesma (Sud de l' Aragon, Espagne). *Estudios Geológicos*, 31, 351-364.

Clausen, S. 2004. New Early Cambrian eocrinoids from the Iberian Chains (NE Spain) and their role in nonreefal benthic communities. *Eclogae geologicae Helveticae*, 97, 371-379.

Colchen, M. & Ubaghs, G., 1969. Sur des restes d'échinodermes(?) du Cambro-Ordovicien de la Sierra de la Demanda (Burgos-Logroño, Espagne). *Bulletin de la Société géologique de France*, 7ème ser. 11, 649-654.

Cole, S. R., Ausich, W, I., Colmenar, J. & Zamora, S. (en prensa). Filling the Gondwanan gap: paleobiogeographic implications of new crinoids from the Castillejo and Fombuena formations (Middle and Upper Ordovician, Iberian Chains, Spain). *Journal of Paleontology*.

Etheridge, R. Jr. & Carpenter, P. H. 1883. Further remarks on the morphology of the Blastoidea, with descriptions of a new British Carboniferous genus, and some new Devonian species from Spain. *Annals and Magazine of Natural History*, ser. 5, 11, nº 64, art. 31, 225-246.

Etheridge, R. Jr. & Carpenter, P. H. 1886. Catalogue of the Blastoidea in the Geological Department of the British Museum (Natural History), with the account of the morphology and systematic position of the group, and a revision of the genera and species. *British Museum Catalogue*, xvi + 322 pp.

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

Gislén, T. 1927. A new Spanish carpoid. *Arkiv för Zoologi*, 19 B, 1-3.

Gutiérrez-Marco, J. C., Aramburu, C., Arbizu, M., Méndez-Bedia, I., Rábano, I. & Villas, E. 1996a. Rasgos estratigráficos de la sucesión del Ordovícico Superior en Portilla de Luna (Zona Cantábrica, noroeste de España). *Geogaceta*, 20, 11-14.

Gutiérrez-Marco, J.C., Chauvel, J. & Meléndez, B. 1996b. Nuevos equinodermos (cistideos y blastozoos) del Ordovícico de la Cordillera Iberica (NE Espana). *Revista Española de Paleontología,* 11 (1), 100-119.

Gutiérrez-Marco, J. C., Aramburu, C., Arbizu, M., Bernárdez, E., Hacar Rodríguez, M. P., Méndez-Bedia, I., Montesinos López, R., Rábano, I., Truyols, J. & Villas, E. 1999. Revisión bioestratigráfica de las pizarras del Ordovícico Medio en el noroeste de España (Zonas Cantábrica, Asturoccidental-leonesa y Centroibérica septentrional). *Acta Geologica Hispanica*, 34, 3-87.

Gutierrez-Marco, J. C., Sarmiento, G. N., Robardet, M., Rábano, I. & Vaněk, J. 2001. Upper Silurian fossils of bohemian type from NW Spain and their palageographical significance. *Journal of the Czech Geological Society,* 46, 161-172.

Hauser, J. & Landeta, F. G. 2015. *Pandocrinites globosum* n.gen. et. n.sp. (Crinoidea, Inadunata) from the Pando Formation (Westphalian C, Upper Carboniferous) of the Prioro region of the Cantabrian Mountains (Province Léon, Northern Spain). *Privately published by the authors, Bonn*, 1-7.

Herbig, H. G. 1982. *Balearocrinus cantabricus* n. sp. (Crinoidea, Inadunata) aus dem Visé des Kantabrischen Gebirges (Alba-Formation, Prov. León/NW-Spanien). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie,* 8, 476-484.

Joysey, K. A. & Breimer, A. 1963. The anatomical structure and systematic position of *Pentablastus* (Blastoidea) from the Carboniferous of Spain. *Palaeontology*, 6, 471-490.

Kammer, Y. W. 2001. Phenotypic bradytely in the *Costalocrinus-Barycrinus* lineage of Paleozoic cladid crinoids. *Journal of Paleontology*, 75 (2), 383-389.

Lefebvre, B. & Fatka, O. 2003. Palaeogeographical and palaeoecological aspects of the Cambrian-Ordovician radiation of echinoderms in Gondwanan Africa and peri-Gondwanan Europe. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 195, 73-97.

Lefebvre, B., Sumrall, C.D., Shroat-Lewis, R.A., Reich, M., Webster, G.D., Hunter, A.W., Nardin, E., Rozhnov, S.V., Guensburg, T.E., Touzeau, A., Noailles, F. & Sprinkle, J. 2013a. Palaeobiogeography of Ordovician echinoderms. In D.A.T Harper & T. Servais, (Eds.), *Early Palaeozoic Biogeography and Palaeogeography. Geological Society of London, Memoirs*, 38, 173-198.

Lefebvre, B., Allaire, N., Guensburg, T. E., Hunter, A. W., Kouraïss, K., Martin, E., Nardin, E., Noailles, F., Pittet, B., Sumrall, C. D. & Zamora, S. (en prensa). Palaeoecological aspects of the diversification of echinoderms in the Lower Ordovician of central Anti-Atlas, Morocco. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*.

Le Menn, J., Gourvennec, R., Pizarra, J.M. & Robardet, M. 2003. Mid-Paleozoic dimerocrinitid crinoids from North Gondwana: evolution, biostratigraphy and paleobiogeography. *Revista Española de Paleontología*, 18 (1), 49-60.

Meléndez, B. 1942-1944. Contribución al estudio del Paleozoico aragonés. *Trabajos del Instituto de Ciencias Naturales José de Acosta*, Serie Geológica 3(1), 31-66.

Meléndez, B. 1959. Los *Echinosphaerites* del Silúrico de Luesma (Zaragoza). *Estudios Geológicos*, 15, 269-276.

Meléndez, B. & Hevia, I. 1947. La fauna ashgilliense del Silúrico aragonés. *Boletín de la Universidad de Granada*, 19, 247-259.

Morris, P. G. 1992. *Rhabdocrinus scotocarbonarius* (Wright), a crinoid from the carboniferous "griotte" limestone of Palencia, Northwest Spain. *Revista Española de Paleontología*, 7, 181-184.

Müller, P. & Hahn, G. 2010. Edrioasteroidea aus den Seifen-Schichten im Westerwald, Rheinisches Schiefer-Gebirge (Unter-Devon, Deutschland). *Geologica et Palaeontologica*, 43, 9-48.

Oehlert, D. P. 1896. Fossiles Dévoniens de Santa Lucía (Espagne), Premiere partie. *Bulletin de la Société géologique de France*, 24, 814-875.

Pidal, R. 1984. Gilbertsocrininae, nueva subfamilia de crinoideos camerados del Devónico y Carbonífero. *Trabajos de Geología, Universidad de Oviedo*, 14, 137-149.

Pidal, R. 2008. A Lower Devonian (Emsian) species of the genus *Bactrocrinites* (Crinoidea): *Bactrocrinites robustus* n. sp. (Cantabrian Mountains, NW Spain). *Revista Española de Paleontología*, 23, 267-271.

Prado, C. de, Verneuil, E. de & Barrande, J. 1860. Sur l'existence de la faune primordiale dans la chaîne cantabrique. *Bulletin de la Société géologique de France*, 2ème serie, 17, 516-554.

Rahman, I.A. & Zamora, S. 2009. The oldest cinctan carpoid (stem-group Echinodermata) and the evolution of the water vascular system. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 157, 420-432.

Schmidt, W.E. 1931. Crinoiden und Blastoiden aus dem Jüngsten Unterdevon Spaniens. *Palaeontographica*, 76, 1-33.

Schroeder, R. 1973. Carpoideen aus dem Mittelkambrium Nordspaniens. *Palaeontographica, Abteilung A*, 141, 119-142.

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

Sieverts Doreck, H. 1951. Echinodermen aus dem spanischen Ober-Karbon. *Paläontologische Zeitschrift*, 24, 104-119.

Smith, A. B. & Arbizu M. A. 1987. Inverse development in a Devonian edrioasteroid from Spain and the phylogeny of the Agelacrinitidae. *Lethaia*, 20, 49-62.

Smith, A. B. & Zamora, S. 2009. Rooting phylogenies of problematic fossil taxa; a case study using cinctans (stem-group echinoderms). *Palaeontology*, 52 (4), 803-821.

Smith, A.B., Reich M. & Zamora S. 2013. Morphology and ecological setting of the basal echinoid genus *Rhenechinus* from the early Devonian of Spain and Germany. *Acta Palaeontologica Polonica*, 58 (4), 751-762.

Ubaghs, G. & Vizcaïno, D., 1990. A new eocrinoid from the Lower Cambrian of Spain. *Palaeontology*, 33, 259-256.

Verneuil, E. de. 1850. Note sur les fossiles dévoniens du district de Sabero (Léon). *Bulletin de la Société géologique de France,* (2), **7**, p. 155-186.

Waters, J. A. 2015. The evolutionary paleoecology of the blastoidea: what have we learned in the past 29 years. In: Zamora, S. & Rábano, I. (Eds.), *Progress in Echinoderm Palaeobiology.* Cuadernos del Museo Geominero, 19. Instituto Geológico y Minero de España, Madrid, 189-192.

Webster, G. D. 1976. A new genus of calceocrinid from Spain with comments on mosaic evolution. *Palaeontology,* 19, 381-388.

Zamora, S. 2009. *Equinodermos del Cámbrico medio de las Cadenas Ibéricas y la Zona Cantábrica (Norte de España).* Tesis Doctoral (inédita), Universidad de Zaragoza, 307 pp.

Zamora, S. 2010. Middle Cambrian echinoderms from North Spain show echinoderms diversified earlier in Gondwana. *Geology*, 38, 507-510.

Zamora, S. 2011. Equinodermos del Cámbrico de España: Situación actual de las investigaciones y perspectivas futuras. *Estudios Geológicos*, 67 (1), 59-81.

Zamora, S. 2013. Morphology and phylogenetic interpretation of a new Cambrian edrioasteroid (Echinodermata) from Spain. *Palaeontology,* 56(2): 421-431.

Zamora, S. & Álvaro, J.J. 2010. Testing for a decline in diversity prior to extintion: Languedocian (latest mid-Cambrian) distribution of cinctans (Echinodermata) in the Iberian Chains, NE Spain. *Palaeontology,* 53 (6), 1349-1368.

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

Zamora, S. & Smith, A.B. 2010. The oldest isorophid edrioasteroid (Echinodermata) and the evolution of attachment strategies in Cambrian edrioasteroids. *Acta Palaeontologica Polonica,* 53 (3), 487-494.

Zamora, S. & Smith, A.B. 2012**.** Cambrian stalked echinoderms show unexpected plasticity of arm construction. *Proceedings of The Royal Society B*, 279, 293-298.

Zamora, S., Álvaro, J.J. & Vizcaïno, D. 2009a. Pelmatozoan echinoderms from the Cambrian-Ordovician transition of the Iberian Chains (NE Spain): early diversification of anchoring strategies. *Swiss Journal of Geosciences*, 102, 43-55.

Zamora, S., Gozalo, R. & Liñán, E. 2009b. Middle Cambrian gogiids (Eocrinoidea, Echinodermata) from Northeast Spain: Taxonomy, palaeoecology and palaeogeographic implications. *Acta Palaeontologica Polonica*, 54, 253-265.

Zamora, S., Rahman, I. A. & Smith, A.B. 2012. Plated Cambrian bilaterians reveal the earliest stages of echinoderm evolution. *PlosOne* 7(6), e38296.

Zamora, S., Lefebvre, B., Álvaro, J.J., Clausen, S., Elicki, O., Fatka, O., Jell, P., Kouchinsky, A., Lin, J-P., Nardin, E., Parsley, R., Rozhnov, S., Sprinkle, J., Sumrall, C.D., Vizcaïno, D. & Smith, A. B. 2013a. Chapter 13 Cambrian echinoderm diversity and palaeobiogeography. *In:* Harper, D.A.T. & Servais, T. (eds.), *Early Palaeozoic Biogeography and Palaeogeography. Geological Society of London, Memoirs,* 38, 157-171.

Zamora, S., Rahman, I.A. & Smith, A.B. 2013b. The ontogeny of cinctans (stem-group echinodermata) as revealed by a new genus, *Graciacystis*, from the middle Cambrian of Spain. *Palaeontology*, 56, 399-410.

Zamora, S., Sumrall, C.D. & Vizcaïno, D. 2013c. Morphology and ontogeny of the Cambrian edrioasteroid (Echinodermata) *Cambraster cannati* (Miquel) from western Gondwana. *Acta Palaeontologica Polonica*, 58 (3), 545-559.

Zamora, S., Colmenar, J. & Ausich, W.I. 2014. The echinoderm faunas from the Fombuena Formation (Upper Ordovician, Iberian Chains, Spain). In Royo-Torres, R., Verdú, F.J. & Alcalá, L. (Eds.). *XXX Jornadas de Paleontología de la Sociedad Española de Paleontología*. ¡Fundamental!, 24. 257-259.

Zamora, S. (coord.), Álvaro, J. J., Arbizu, M., Colmenar, J., Esteve, J., Fernández-Martínez, E., Fernández, L- P., Gutiérrez-Marco, J. C., Suárez-Andrés, J. L., Villas, E. & Waters, J. 2015a. Palaeozoic echinoderms from Northern Spain. In: Zamora, S. & Rábano, I. (Eds.), *Progress in Echinoderm Palaeobiology*. Cuadernos del Museo Geominero, 19. Instituto Geológico y Minero de España, Madrid, 209-288

Zamora, S., Lefebvre, B., Hosgör, I., Franzen, C., Nardin, E., Fatka, O. & Álvaro, J.J. 2015b. The Cambrian edrioasteroid *Stromatocystites* (Echinodermata): Systematics, palaeogeography and palaeoecology. *Geobios*, 48, 417-426.