

***Macrocystella? durandi* sp. nov. (Echinodermata, Rhombifera) y el registro del género *Macrocystella* en la cuenca cambro-ordovícica del norte argentino**

***Macrocystella? durandi* sp. (Echinodermata, Rhombifera) and new data on the genus *Macrocystella* in the Cambrian-Ordovician boundary beds of northern Argentina**

G. F. ACEÑOLAZA

*Instituto Superior de Correlación Geológica, CONICET. Facultad de Ciencias Naturales e Instituto Miguel Lillo.
Universidad Nacional de Tucumán. Miguel Lillo 205, 4000 Tucumán, Argentina. e mail: insugeo@unt.edu.ar*

RESUMEN

Se presenta una nueva especie nominada *Macrocystella? durandi* sp. nov. para el Tremadoc del noroeste argentino, y se dan a conocer seis nuevas localidades en la Cordillera Oriental (Andes argentino-bolivianos) donde aparece el género *Macrocystella* CALLAWAY. La totalidad del material proviene de los niveles pelítico arenosos de las Formaciones Casa Colorada, Alfarcito, Rupasca y Saladillo (Grupo Santa Victoria), y afloran en diferentes localidades de la Quebrada de Humahuaca (Jujuy) y en el Angosto de La Quesera (Salta).

Asimismo, se da a conocer el marco bioestratigráfico de los nuevos hallazgos, acotándose bioestratigráficamente por primera vez, los registros más bajos de *Macrocystella* CALLAWAY para el Cámbrico Superior en los afloramientos de la Formación Casa Colorada en la localidad de Pintayoc, al norte de la ciudad de Humahuaca, en la Provincia de Jujuy.

Se propone una migración de *Macrocystella* desde el margen gondwánico sudamericano hacia la región mediterránea y se discute la taxonomía del género. Por último, se analiza la información publicada hasta el momento sobre este rombífero en la cuenca cámbrica - ordovícica argentino-boliviana.

La nueva especie se diferencia del resto de las formas de *Macrocystella* por lo delicado de la ornamentación tecal, con crestas (principales y secundarias) muy finas y numerosas, así como por la posible presencia de pectinirrombos en los campos limitados por las crestas principales, tanto axiales como radiales.

Palabras clave: Echinodermata. Rhombifera. *Macrocystella*. Nueva especie. Cámbrico. Ordovícico. Cuenca argentino-boliviana.

ABSTRACT

The new species *Macrocystella? durandi* n. sp. is characterized for the Tremadoc of Northern Argentina, and six new localities bearing the genus *Macrocystella* CALLAWAY within the Argentine Cordillera Oriental are introduced. The fossiliferous material comes from shale and sandstone levels of the Casa Colorada, Alfarcito, Rupasca and Saladillo Formations (Santa Victoria Group), that crop out in different localities of the Quebrada de Humahuaca (Jujuy Province), and the Angosto de la Quesera (Salta Province).

The biostratigraphic framework of the fossils is also given, showing the oldest record of *Macrocystella* CALLAWAY in the Upper Cambrian of the Casa Colorada Formation at the locality of Pintayoc, north of Humahuaca town (Jujuy Province).

A discussion on the taxonomy of the genus is given, analysing the information published until now within the Argentine-Bolivian cambro-ordovician basin. *Macrocystella? durandi* n. sp. differs from the rest of the species of *Macrocystella* by its delicate ornamentation on the thecal plates, with fine and numerous folds, as well as by the possible pectinirrombs developed on some fields between the main (axial and radial) folds.

Keywords: Echinodermata. Rhombifera. *Macrocystella*. New species. Cambrian. Ordovician. Argentine-Bolivian basin.

EXTENDED ABSTRACT

Macrocystella CALLAWAY 1877 was originally described in Wales, from levels with *Adelograptus tenellus* and *Shumardia pusilla* assigned to the Mid-Upper Tremadoc. Their species are world wide distributed and have been recognized in Europe (United Kingdom, Germany, France and Spain), America (Mexico, Bolivia and Argentina), Asia (Russia, Korea and Myanmar), Australia (Tasmania), New Zealand and Africa (Morocco). They occur included in rocks from the Tremadoc to the Caradoc (Paul, 1968, 1984; Gil Cid et al., 1996).

This early rhombiferan shows some primitive characters and is considered among the earliest known pelmatozoans (Paul, 1968). Paul (1984) and Gil Cid et al. (1996) made a detailed research on the genus, characterizing it by its thecal structure, represented by a regular pattern of its plates, with primitive respiratory structures and a flat oral surface placed on the top of the theca.

The sedimentary development of highly fossiliferous early Paleozoic rocks in the Andean margin of South America is well known, with a thickness of over 8,000 m for the Cambro-Ordovician units. These successions were deposited on the wide clastic shelf around Gondwana, accompanied by characteristic cold water faunas in clastic settings. The continuity of these platforms and oceanic currents helped the distribution of the fauna from one place to another, as it is proposed here for *Macrocystella*, from the Andean margin of South America to the Mediterranean margin.

Six new localities bearing *Macrocystella* are presented: Cerro Ronqui, Pintayoc, Chucalezna, Pocoa, Purmamarca (Jujuy Province) and Angosto de la Quesera (Salta Province). The fossils were found in levels assigned to Casa Colorada, Alfarcito and Rupasca Formations in Jujuy (López y Nullo, 1969), and in the base of Saladillo Formation in Salta (Harrington, 1957) (Fig. 1).

The material sampled from Cerro Ronqui (Jujuy) belongs to a new species named *Macrocystella? durandi* n. sp., characterized by its delicate folds and the ornamentation of the thecal plates, showing features that could be assigned to pectinirrombs, suggesting an intermediate evolutionary step between *Macrocystella* and *Cheirocrinus* (Fig. 2). The outcrops of Pintayoc (Jujuy) present the lowermost record of the genus for the uppermost Cambrian, placed below the first appearance of the planctic graptolite *Rhabdinopora flabelliformis*, nowadays considered as a local Cambrian-Ordovician boundary marker.

Macrocystella was found, in the different outcrops, associated to (from bottom to top) *Parabolina* (*Neoparabolina*) *frequens*, *Kainella meridionalis* and *Bienvillia tetragonalis* – *Shumardia minutula* trilobite biozones; *Rhabdinopora flabelliformis*, *Bryograptus kjerulfi*, *Adelograptus tenellus* and *Tetragraptus phyllograptoides* graptolite biozones and the *Paltodus deltifer* conodont biozone (Fig. 3).

The geological record of phyla shows a lack of information on this area of Gondwana, as well as a relatively poor knowledge between the Upper Cambrian and the Lower Ordovician (Sprinkle and Guensburg, 1995). This is the reason of the importance of these new findings of *Macrocystella* on the western margin of Gondwana.

INTRODUCCIÓN

Es conocido el desarrollo que presentan las unidades eopaleozoicas en el ámbito cordillerano sudamericano, así como la abundante fauna fósil que contienen. Se remarca lo potente de estas secuencias aflorantes en la denominada cuenca cambro-ordovícica del ámbito de la Cordillera Oriental, tanto de Argentina como de Bolivia. Entre Tarija (Bolivia) y Santa Victoria (Argentina), la secuencia está constituida predominantemente por términos lutítico-arenosos, con un espesor de más de 8000 m (Aceñolaza, 1992; Müller et al., 1997).

Para esta cuenca, algunos autores han citado la presencia de pelmatozoos incluidos en sus diferentes unidades, los cuales fueron asignados en sentido amplio a cistídeos rombíferos, como "crinoidea gen. et sp. indet." y sólo en algunos casos al género *Macrocystella* (Aceñolaza, 1986), sin que se haya abordado recientemente su estudio en particular.

Los pelmatozoos fueron organismos frecuentes en la biota de los mares eopaleozoicos de latitudes intermedias a altas, evolucionando a partir del Cámbrico, momento donde los eocrinoideos ya se encontraban con un buen grado de especialización y habrían alcanzado su punto de mayor desarrollo (Sprinkle, 1995). Toda esta situación no era ajena a estas grandes plataformas que cubrían la región del margen occidental del Gondwana, donde actualmente los fósiles son hallados por lo general en forma fragmentaria en facies clásticas pelítico-arenosas.

El género *Macrocystella* CALLAWAY fue originalmente descrito en Gales, en niveles con *Adelograptus tennellus* y *Shumardia pusilla*, asignados al Tremadoc medio-superior. Presenta un carácter cosmopolita, habiendo sido identificado en numerosos afloramientos tanto en Europa (Gran Bretaña, Alemania, Francia, España), como en América (Méjico, Bolivia, Argentina, Groenlandia), Asia (Rusia, Corea, Birmania), Australia (Tasmania), Nueva Zelanda y Africa (Marruecos), en edades comprendidas entre el Tremadoc y el Caradoc (ver Paul, 1968, 1984, 1997 y Gil Cid et al., 1996). Este rombífero presenta caracteres morfológicos primitivos y sus especies más antiguas son consideradas entre los grupos de los pelmatozoos más antiguos conocidos (Paul, 1968).

Paul (1984) y Gil Cid et al. (1996) realizan un detallado análisis de la clasificación de *Macrocystella*, caracterizándolo en base a la estructura de su teca, que posee un patrón regular en la distribución de sus placas, estructuras respiratorias primitivas, y una superficie oral superior plana.

Por último, se destaca el hecho que el registro fosilífero de equinodermos, presenta un déficit de información en el lapso geológico comprendido entre el Cámbrico Superior y el Ordovícico Inferior (Sprinkle y Guensburg, 1995), razón por la que con este nuevo análisis se aportan elementos novedosos para dicho intervalo.

CONSIDERACIONES GENERALES SOBRE EL GÉNERO *Macrocystella*

Paul (1968) y Sprinkle (1973a) coinciden en considerar a *Macrocystella* como un ancestro directo del rombífero *Cheirocrinus*, sin embargo, dada la falta de dicoporos y epispira, el último autor los excluye de esta clase de cistídeos. *Macrocystella* es uno de los últimos ancestros de los Eocrinoideos que evolucionan a los primeros rombíferos gliptocistítidos y que no presenta los pectinirrombos que caracterizan a la Clase. Sprinkle (1973a) trata a *Macrocystella* como un género particular, un "pre-rombífero" transicional a partir de los eocrinoideos, ya que ni *Macrocystella* ni sus predecesores presentan los caracteres típicos de los rombíferos.

En base a sus caracteres morfológicos, el género *Macrocystella* resultó asignado por ciertos autores tanto a la Clase Eocrinoidea (Moore, 1954; Ubaghs, 1967; Chauvel, 1969; Broadhead, 1982; Rosova et al., 1985; Sprinkle, 1995; entre otros), como a la Clase Rhombifera (Bather, 1899; Thoral, 1935; Cuénot, 1948; Ubaghs, 1967; Paul, 1968; Gil Cid et al., 1996).

Recientemente, Ubaghs (1998) presenta una nueva asociación de equinodermos cámbricos de la Montaña Negra (Francia), nominando dentro de los cistoideos gliptocistítidos a *Barroubiocystis radiata* y *Velieuxicystis ornata*, y mencionando que ambos habrían pertenecido a una misma línea evolutiva, cercana, pero diferente de la de *Macrocystella*.

La diversificación original de los equinodermos, y en este caso de los rombíferos, se dio por su versatilidad adaptativa tanto a sustratos firmes como por una ampliación de áreas habitables. La misma habría estado en relación a la adaptación de los mismos a dichos sustratos firmes, seguida por el desarrollo posterior de estructuras de anclaje en sustratos blandos, que dió lugar a la colonización de todo tipo de ambientes de plataformas (Droser y Sheehan, 1997). Originariamente se consideraba que *Macrocystella* podía fijarse mediante el pedúnculo (Bather, 1899), pero Paul (1968) revisa esta hipótesis y lo reconstruye como una forma necto-planctónica, hábito que habría estado ayudado por la presencia de una vesícula de flotación dispuesta en la parte superior de la teca. Actualmente y en base a estudios del tipo morfológico-funcional, se ha consensuado el hábito necto-planctónico de *Macrocystella*, el cual se ubicaba verticalmente en la columna de agua que filtraba para su alimentación (Paul, 1984, 1997). Un carácter tafonómico digno de mención es el hecho de que los restos de *Macrocystella* aparecen generalmente en forma fragmentaria, lo que es atribuido a lo delicado de la estructura general de este fósil (Paul, 1972); es así que Paul (1984), propone un orden de desarticulación para el esqueleto, donde primeramente se disgrega la membrana del periprocto; a la vez o poco después se separa la teca del pedúnculo, para concluir con la desarticulación de las placas tecaes, braquiolas y segmentos pedunculares. Cabe señalar, que este último autor indica que la totalidad del material británico analizado hasta el momento, lo constituyen fragmentos dispersos de tecas, braquiolas y pedúnculos, sin que se haya logrado un ejemplar auténticamente completo.

En lo que respecta a su aparición, los primeros registros de *Macrocystella* corresponden a ambientes de plataforma externa (Guensburg y Sprinkle, 1992; Sprinkle y Guensburg, 1995), con una posterior radiación y colonización hacia áreas más internas (Paul, 1968; Bretsky y Klofak, 1985; Droser y Sheehan, 1997).

EL REGISTRO DE *Macrocystella* EN LA CORDILLERA ORIENTAL ARGENTINO-BOLIVIANA

Antecedentes

En general no son frecuentes las referencias a la presencia de equinodermos en el ámbito de la Cordillera Oriental argentino-boliviana, y cuando citados, no llegan a ser identificados taxonómicamente. En Bolivia, es Kobayashi (1937) quien realiza la primera descripción de

placas y artejos de pelmatozoos procedentes del Tremadoc y Arenig de la región de Tarija, sin darle una asignación taxonómica. Ahlfeld y Branisa (1960) mencionan material de la Cordillera Oriental de Bolivia, siendo posteriormente figurado por Branisa (1965), quien deja liberada su clasificación taxonómica como "Crinoidea indet.". Los fósiles fueron logrados en el "Llanvirniano de Sella" (sic., aunque en realidad se trataba del Arenig) y en el Devónico de Santa Rosa y Candelaria (Tarija y Potosí). En el caso de Sella, lo ilustrado en la figura 1 (pág. 77, lám. 6) corresponde a una estructura de sujeción al sustrato del tipo *Podolithus*; mientras que el de la figura 14 (pág. 77, lám. 6), es el material tipo del eocrinoideo *Lingulocystis boliviensis* dado a conocer por Sprinkle (1973b). En el caso de Santa Rosa y Candelaria (pág. 108-111, lám. 22, fig. 1-6; lám. 23, fig. 1-2, 4-9, 21-22) el material no corresponde al género *Macrocystella*, como se aprecia en lo figurado (se hace notar que la parte inferior del perfil se desarrolla la zona de *Scaphiocoelia* del Devónico Inferior). Suárez (1976) es el último autor que hace referencia a material boliviano, citando y figurando para el Arenig de Tarija a "*Macrocystella bavarica* (BARRANDE)". En dicha publicación, mencionaba como de edad cámbrica a sus hallazgos en la Formación Iscayachi, ya que incluía dentro del Cámbrico al Tremadoc, tal como era considerado por algunos investigadores a finales de la década de los 70. En esta última unidad, el género se asocia a una rica fauna de trilobites incluida en las biozonas de *Parabolina* (*Neoparabolina frequens*) y de *Kainella meridionalis*, con fósiles asignados a *Jujuyaspis*, *Angelina*, *Asaphellus*, *Parabolinella*, *Shumardia* y por encima de la aparición del graptolito nematóforo *Rhabdinopora flabelliformis* (*Dictyonema flabelliformis sensu* Suárez, 1976), lo cual restringe su edad al Ordovícico.

En Argentina, Kayser (1925), es el primero que da a conocer "articulaciones cilíndricas de pocos milímetros de espesor" en rocas de edad "infrasiluriana", en la caliza de Huaco en la Precordillera de la Provincia de San Juan, las cuales corresponderían a artejos pedunculares indeterminables de acuerdo a las figuras y descripciones originales. Posteriormente, Harrington (1937, 1938) presenta la primera descripción figurando segmentos pedunculares y una placa techal logrados en diferentes afloramientos del Tremadoc y Arenig en la Cordillera Oriental de las provincias de Salta y Jujuy (Cerro San Bernardo y quebradas de Coquena y Chalala respectivamente). En estas publicaciones el autor deja su clasificación abierta, nominándolos como "Cystoidea gesp. nov. indet." (sic). De mismo modo, Loss (1951) menciona la existencia de un "pequeño fragmento de estela cilíndrica de cinco elementos, de Cistoidea gen. et sp. ind." (sic), en los esquistos arenosos

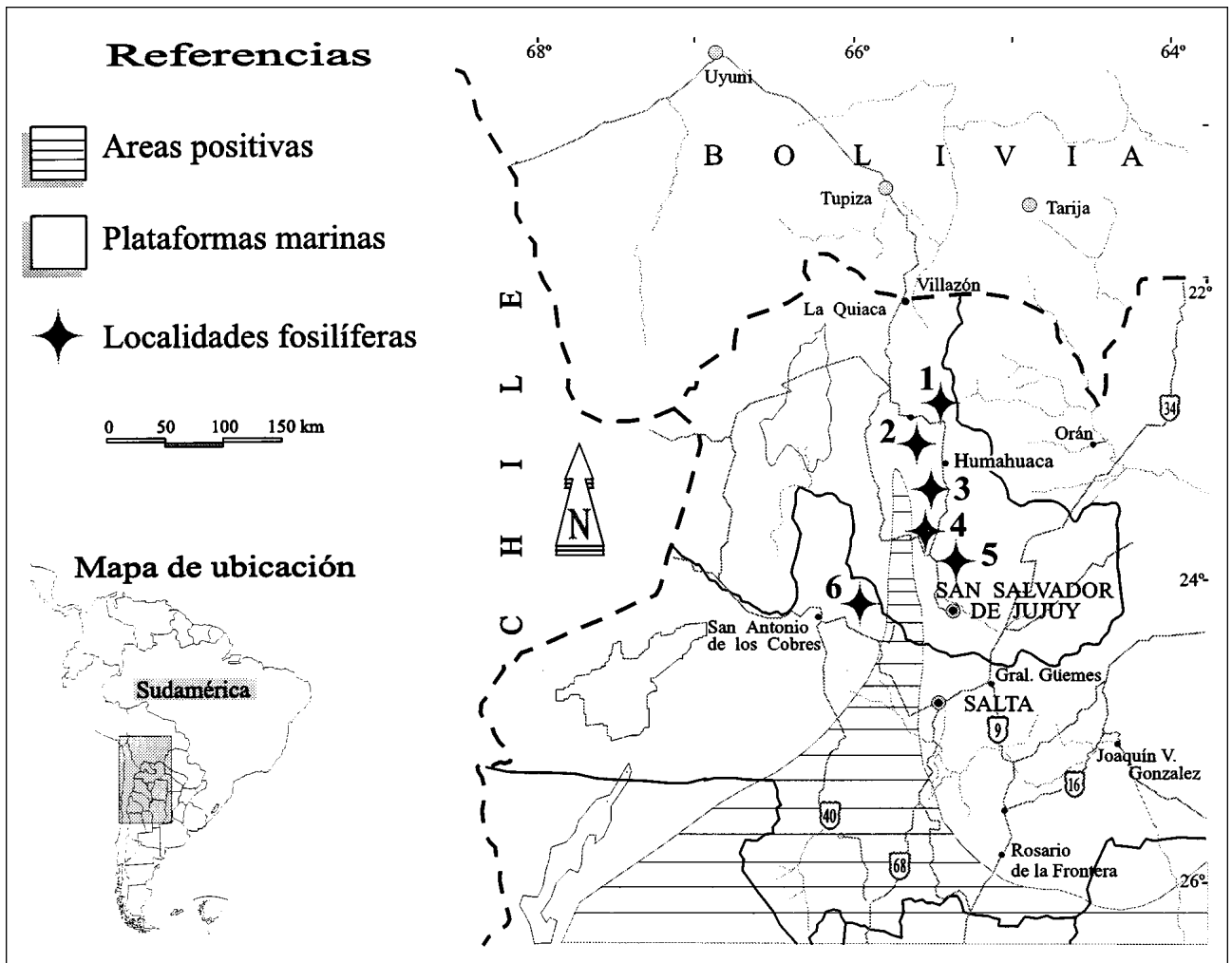


Figura 1. Mapa de ubicación y situación geográfica de los afloramientos analizados. 1.1, Cerro Ronqui; 1.2, Pintayoc; 1.3, Chucalezna; 1.4, Pocoia; 1.5, Loma Larga; 1.6, Angosto de la Quesera.

Figure 1. Geographic situation of the outcrops mentioned in the text. 1.1, Cerro Ronqui; 1.2, Pintayoc; 1.3, Chucalezna; 1.4, Pocoia; 1.5, Loma Larga; 1.6, Angosto de la Quesera.

y arcillosos aflorantes en el abra caminera del Portezuelo, al sur del Cerro San Bernardo, en Salta. Por último, Aceñolaza (1986), describe diverso material de *Macrocytella* sp., obtenido en tres localidades de las provincias de Salta (Alto de la Sierra y Santa Victoria) y Jujuy (Sapagua).

Nuevas localidades

En este trabajo se dan a conocer seis nuevas localidades portadoras de *Macrocytella* en la Cordillera Oriental de las Provincias de Jujuy y Salta, mencionadas más abajo de norte a sur (Fig. 1). El correspondiente marco li-

to y bioestratigráfico de los hallazgos se presenta en la figura 3.

Cerro Ronqui, Quebrada de la Aguada

Situada 5 km al norte del poblado de Hipólito Yrigoyen, sobre el flanco occidental del Cerro Ronqui, al este del camino que une el poblado anteriormente citado con el de Coranzulí, unos 3 km antes del Abra Blanca (Fig. 1.1). En dicha localidad se relevó una sección de 206 m de potencia donde los niveles portadores de los pelmatozoos estudiados son asignados a la base de la Formación

Rupasca (López y Nullo, 1969), caracterizada por facies arenoso-pelíticas con coloraciones pardo-amarillentas a verdosas. Los niveles medios del perfil proporcionan el material aquí descrito como *Macrocystella? durandi* sp. nov., asociados a trilobites de las Biozonas de *Kainella meridionalis* y *Bienvillia tetragonalis-Shumardia minutula*, braquiópodos y una escasa variedad de icnofósiles. Dicha asociación señala una edad Tremadociana para estos ejemplares

Pintayoc, Quebrada de la Casa

Ubicada sobre el flanco occidental de la Quebrada de Humahuaca, 25 km al norte de la ciudad homónima (Fig. 1.2). En esta localidad se relevó una potente sección en la cara oeste del Arroyo de la Casa, afluente del Sapagua. La secuencia, de edad cambro-ordovícica, se asigna a la parte inferior y media del Grupo Santa Victoria (Turner, 1960), y presenta 268 m de potencia con un dominio de facies pelíticas y una coloración general verdosa a pardo-grisácea. La misma es muy rica en fósiles, donde los pelmatozoos objeto de este estudio se incluyen en secuencias asignadas a la Formación Casa Colorada (López y Nullo, 1969) asociados a trilobites de la "Biozona de *Parabolina*" (*N. frequens* (*Parabolina* (*N. frequens*, *Micragnostus nesossi*, *Parabolinella argentinensis* y *Angelina hyeronimi* entre otros), graptolitos del género *Rhabdinopora*, considerado fósil guía local para la base del Ordovícico (Moya et al., 1994; Aceñolaza, 1996a), braquiópodos y ostrácodos indeterminados. La aparición de *Macrocystella* sp. 20 m por debajo de *Rhabdinopora* indica una edad cámbrica superior para los horizontes portadores del rombífero. Esta sección es próxima y se correspondería parcialmente con la localidad de Sapagua mencionada por Aceñolaza (1986).

Chucalezna, Corte del Ferrocarril

El perfil relevado de la Formación Rupasca (López y Nullo, 1969) posee un escaso espesor (39 m) y se expone a consecuencia de un corte en el trazado del ferrocarril (Fig. 1.3). Se caracteriza litológicamente por pizarras en la parte inferior, continuándose hacia el techo con una alternancia heterolítica de areniscas y pizarras. El paquete presenta una coloración pardo-amarillenta a ocre, y su estratificación tiene características grano y estratocrecientes. En la base y parte media del mismo, se localiza *Macrocystella* sp. junto a trilobites de las biozonas de *Kainella meridionalis* y *Bienvillia tetragonalis-Shumardia minutula*, braquiópodos, crinoideos e icnofósiles. Una abundante fauna de conodontos fue lograda en niveles de

coquinas de la parte superior del perfil, que corresponden a la Biozona de *Paltodus deltifer* (Aceñolaza y Albanesi, 1996; Aceñolaza y Poiré, 1998).

Pocoia, Quebrada de Huichaira

Se relevó una sección sobre la vertiente occidental de la Quebrada del Arroyo Pocoia (Fig. 1.4). La misma representa la parte inferior y media del Grupo Santa Victoria (Turner, 1960), con 232 m de potencia. Las facies son dominadas por pizarras gris plomizas a negras, junto a niveles arenosos y cuarcíticos de tonalidades blanquecinas. Todo el perfil se ve intruído por diques especialmente abundantes en su tercio inferior. Los pelmatozoos (*Macrocystella* sp.) son frecuentes con un buen estado de preservación en la parte basal del perfil, asociados a trilobites de la biozona de *Parabolina* (*N. frequens* y *Kainella meridionalis*, y braquiópodos indeterminados. El material analizado fue logrado sobre los niveles portadores del olénido *Jujuyaspis keideli*, el cual ha sido en numerosas oportunidades propuesto como fósil guía para el límite Cámbrico-Ordovícico (Aceñolaza y Aceñolaza, 1992; Miller et al., 1990; Miller y Stitt, 1995; Miller y Taylor, 1995).

Loma Larga, Purmamarca

En esta localidad se relevó un perfil detallado de la Formación Casa Colorada (López y Nullo, 1969) en una escama tectónica que incluye el pasaje del Cámbrico al Ordovícico, y aflora sobre la vertiente oriental de la Quebrada de Humahuaca, a la altura de la estación de ferrocarril Purmamarca (Fig. 1.5). El mismo presenta una potencia de 117 m y está litológicamente caracterizado por facies de pizarras negras y verdes, que pasan gradualmente hacia techo a las areniscas y cuarcitas de la Formación Alfarcito (López y Nullo, 1969). Una abundante y bien preservada fauna de trilobites de la Biozona de *Parabolina* (*Neoparabolina frequens* acompaña a *Macrocystella* sp. (con *Beltella ulrichi*, *Parabolinella argentinensis* y *Parabolina* (*N. frequens* entre otros), y, tal como ocurre en el caso anterior, por encima de la aparición del olénido *Jujuyaspis keideli*, que señala la base del Tremadoc. La abundancia de icnofósiles caracteriza este perfil.

Angosto de La Quesera

La sección analizada se ubica en las nacientes de la Quebrada del Toro, en la Provincia de Salta (Fig. 1.6). La misma se inicia con bancos de cuarcitas blanquecinas a

rosadas pertenecientes a la Formación Cardonal (Harrington, 1957), sobre las que se apoya un potente banco de conglomerados (“depósitos marino glaciales” de Keidel, 1943; Moya, 1997) con esporádicas intercalaciones arenosas y cuarcíticas en su parte superior. Este último, pasa transicionalmente a las areniscas finas y pizarras de coloración pardo-grisácea a gris plomiza de la Formación Saladillo (Harrington, 1957), que son portadoras de *Macrocytella* sp. El material analizado aparece asociado a una fauna de graptolitos planctónicos que incluye *Rhabdinopora flabelliformis* y que fuera incluida por Moya et al. (1994) en la asociación graptolítica V, correlacionada con las asociaciones 3 y 4 basales de Cooper et al. (1997) y la asociación 3 de Erdtmann (1988), indicativas del Tremadoc superior basal.

Dadas las asociaciones fosilíferas de estos hallazgos, resulta probable que, al igual que en el noroeste argentino, las apariciones más bajas del género *Macrocytella* para el sur boliviano puedan ubicarse en el Cámbrico Superior.

SISTEMÁTICA

El material recogido en las localidades indicadas en el apartado anterior ha sido atribuido a dos formas del género *Macrocytella*, *Macrocytella? durandi* y *Macrocytella* sp. La descripción y discusión de este material se realiza en el presente apartado de sistemática.

Phylum Echinodermata KLEIN, 1734

Clase Rhombifera ZITTEL, 1879

Orden Dichoporita JAEKEL, 1899

Familia Macrocytelliidae BATHER, 1899;

enmendada JAEKEL, 1918

Género *Macrocytella* CALLAWAY, 1877

Especie Tipo: *Macrocytella mariae* CALLAWAY, 1877

Observaciones sobre el género

Macrocytella CALLAWAY 1877 constituye el único género de la familia Macrocytelliidae, caracterizado por una teca cilíndrica con 6 placas radiales, un periprocto grande y flexible, con placas pequeñas y rodeado por 5 placas laterales e infralaterales. Asimismo presenta las braquiolas confinadas a la cara superior de la teca, elevándose desde 5 ambulacros situados entre las placas orales (Paul, 1984; Gil Cid et al., 1996).

Actualmente se consideran sinónimos de *Macrocytella* CALLAWAY 1877 a *Cystidea* BARRANDE; *Mimocystites* BARRANDE (Chauvel, 1966); *Mimocystitis* BARRANDE (nombre inválido, Carpenter, 1891, Haeckel, 1896 y Bather, 1900) (Cunéot, 1953; Havlicek y Vanek, 1966; Paul, 1967; Paul, 1968; Chauvel, 1969, Paul, 1973, 1984; Gil Cid et al., 1996).

Al género se le atribuyen seis especies: *M. mariae* CALLAWAY, 1877 del Tremadoc de Inglaterra y Gales; *M. bavarica* (BARRANDE) del Tremadoc de Baviera; *M. bohémica* (BARRANDE) del Tremadoc de Bohemia; *M. azaisi* (THORAL) del Tremadoc superior de la Montaña Negra (sudeste de Francia), *M. tasseftensis* CHAUVEL, del Arenig inferior de Marruecos y *M. pauli* GIL et al., del Caradoc inferior de la Zona Centroibérica, España. El género *Macrocytella* fue citado por primera vez en España por Josopait (1972) en niveles del Tremadoc superior de la Formación Santed (Rama Aragonesa de la Cordillera Ibérica), pero hasta el presente dicho material no ha sido descrito ni identificado a nivel específico.

Rosova et al. (1985) señalan en el Ordovícico Inferior y Medio de la región noroeste de Salair (Rusia), “*Macrocytella? bavarica*, *Macrocytella? bavarica salairica* y *Macrocytella? grumosa*” identificados o descritos a partir de fragmentos tecales y ejemplares incompletos, mientras que llaman “*Mimocystites* (?)” a los fragmentos pedunculares analizados: “*Mimocystites* (?) *khmelevkensis*, *Mimocystites* (?) *diversiformis*; *Mimocystites* (?) *longijugatus* y *Mimocystites* (?) *izyrakensis*”. Todo el material asignado como nuevas especies y sub-especies necesita una revisión, ya que las mismas, en base a las fotografías y diagramas publicados, pueden corresponder a más de un género diferente de *Macrocytella* CALLAWAY.

Otro de los registros más modernos del género se sitúa en el Caradoc inferior del Anti-Atlas de Marruecos (Formación inferior de Ktaoua: Gutiérrez-Marco comunicación personal).

Descripción del material estudiado

Macrocytella? durandi sp. nov.

Holotipo:

Placa tecal aislada registrada bajo sigla PIL 14.530 (Fig. 2-1), depositada en la colección de paleontología de invertebrados de la Facultad de Ciencias Naturales e Instituto Miguel Lillo, Universidad Nacional de Tucumán, Argentina.

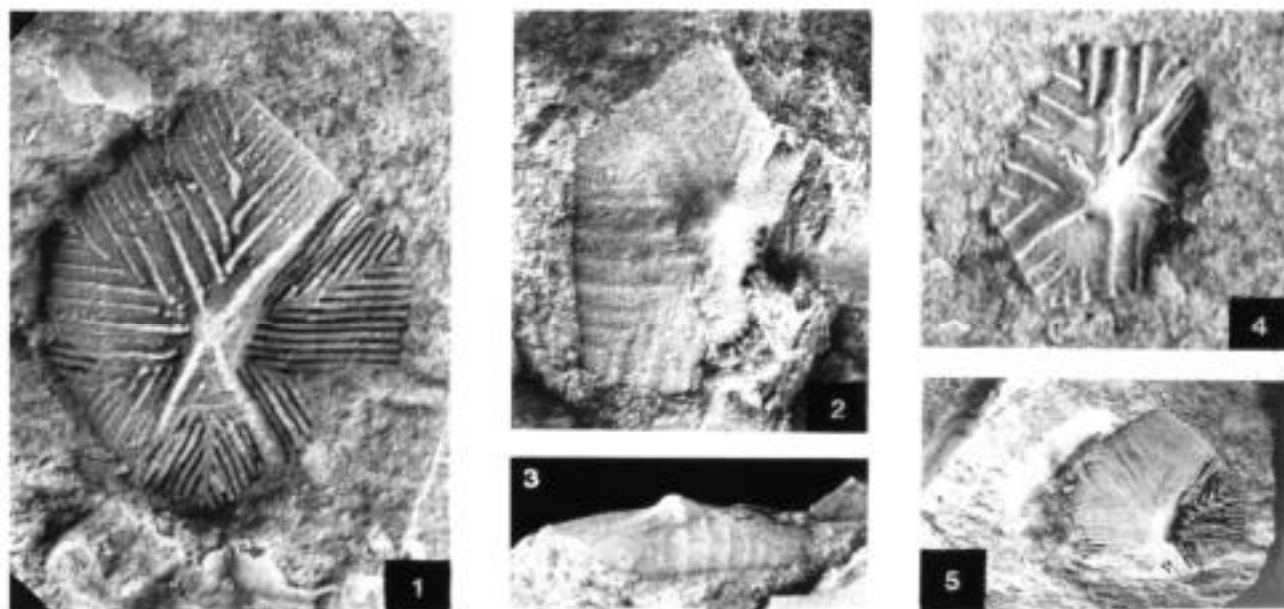


Figura 2. 1 y 5, *Macrozystella? durandi* sp. nov.; 1, molde de látex de una placa lateral con su característica ornamentación de crestas radiales y axiales a partir del umbo y posible desarrollo de pectinirrhombos (x 8,5; Holotipo PIL 14.530). 2 y 3, molde interno de placa lateral donde se observa el umbo sobreelevado y vista lateral del mismo ejemplar (2: x 7; 3: x 5,5; PIL 14.531). 4, látex de posible placa infralateral con sus crestas principales radiales a partir del umbo (x 8; PIL 14.532). 5, molde interno de placa lateral (Holotipo) con detalle del desarrollo de probables pectinirrhombos (x 4; PIL 14.530).

Figure 2. 1-5, *Macrozystella? durandi* n. sp.; 1, Latex mould of a lateral plate with characteristic ornamentation and presence of probable pectinirrhombs (x 8,5; Holotype PIL 14.530). 2-3, internal mould of a lateral plate showing the upraised umbo and lateral view of same (2: x 7; 3: x 5,5; PIL 14.531). 4, latex mould of a lateral or infralateral plate with radially arranged folds (x 8; PIL 14.532). 5, internal mould of a lateral plate (Holotype) showing the possible development of pectinirrhombs (x 4; PIL 14.530).

Derivatio nominis:

En memoria del Dr. Felipe R. Durand (1948–1998), profesor de la Universidad Nacional de Tucumán, Argentina.

Localidad tipo

Quebrada de la Aguada, sobre el flanco oeste del Cerro Ronqui, en el camino que une Iturbe con el Abra Blanca y Coranzulí. Departamento Humahuaca, Provincia de Jujuy (Argentina).

Estratotipo

Niveles pizarrosos y de areniscas finas verde-grisáceas, ubicados en la base de la Formación Rupasca (Tremadoc), incluidos en la Biozona de *Kainella meridionalis* (Trilobita).

Material estudiado y repositorio

Moldes internos y externos de seis placas tecaes (paratipos) depositados en la misma colección que el holotipo, bajo las siglas PIL 14.530 al 14.534 (Fig. 2.1 a 2.5).

Diagnosis

Teca con placas tecaes penta a hexagonales ornadas por numerosas y delicadas crestas secundarias paralelas a las crestas principales, axiales y radiales, que forman figuras romboidales con los vértices de cada placa. En algunos de los campos marginales entre las crestas principales de las placas se observan posibles pectinirrhombos desarrollados desde la región umbonal hasta los márgenes de las mismas.

Descripción

Placas tecaes hexagonales elongadas sagitalmente, de perfil planar y lados desiguales, sin poros suturales y con crestas principales (axiales y radiales) y secundarias. Su eje mayor varía entre 7,81 y 8,14 mm de longitud, mientras que transversalmente miden entre 6,16 y 6,71 mm. Las crestas principales presentan una sección redondeada, sobreelevándose entre 0,11 y 0,22 mm y con un ancho basal de entre 0,10 y 0,33 mm. Caracterizan a esta especie las delicadas y numerosas crestas secundarias (paralelas a las crestas principales) sobreelevadas entre 0,61 y 0,81

mm, y de un ancho de entre 0,65 y 0,72 mm. Dichas crestas forman figuras romboidales al contacto con placas vecinas, son de escasa profundidad y cubren regularmente toda la superficie externa de la placa. Las crestas secundarias se inician a cierta distancia del umbo, sin llegar a tocar al mismo, presentando un ligero cambio de dirección en dicho extremo, donde tienden a tangencializarse alternadamente unas con otras (Fig. 2.1). El umbo se observa bien definido, claramente sobreelevado con un relieve mamelonar de una altura entre 3,11 y 3,52 mm.

En los moldes internos (Fig. 2.2, 2.3, 2.5), las crestas principales no poseen un relieve distintivo al de las secundarias, presentándose todas muy atenuadas. Sin embargo, algunos sectores internos de la placa manifiestan un fuerte relieve de surcos que parecen terminar en su extremo proximal en depresiones circulares a modo de poros. Parte de estos relieves internos también son visibles en el molde externo correspondiente a una misma placa (Fig. 2.1, 2.5). Las áreas con las principales ranuras paralelas se disponen preferentemente en sectores localizados y no se reparten por toda la superficie interna o externa. En la placa PIL 14.530 (Fig. 2.1) los límites se fijan en la cresta axial que se dirige al ángulo superior derecho y en la radial inferior derecha, observándose además en el sector comprendido entre las crestas inferiores. Esta misma placa tecal, presenta un tercer sector con ranuras incipientes en el molde externo, localizada en una de las áreas radiales izquierdas (Fig. 2.1), lo que se corresponde en el molde interno con 4 ranuras claramente expuestas en la misma posición (Fig. 2.5). El mismo patrón se repite en la placa PIL 14.531, pero esta vez se aprecia delimitado por perforaciones proximales (y ranuras?) (Fig. 2.2).

También se observa una placa que correspondería a un ejemplar juvenil (Fig. 2.4), donde las crestas principales se proyectan más agudas y con escasas crestas secundarias, las cuales aumentarían en número en estadios ontogenéticos posteriores.

Observaciones

A pesar que el material corresponde a piezas tecales y sus moldes, sus caracteres morfológicos permiten erigir un nuevo taxón. Las ranuras observadas en los moldes internos y externos de las placas parecen corresponder a dicoporos, sin llegar a formar claros pectinirrombos. La presencia de dichos posibles dicoporos y pectinirrombos en las placas, así como los caracteres morfológicos anteriormente mencionados, fundamenta la asignación con dudas al género *Macrocystella*, ya que este último no presenta claros pectinirrombos (Paul, 1997). La disposición de estas ranuras recuerda a medio-rombos pectinados del

tipo conjunto, característicos de los gliptocistífididos. Se plantea la posibilidad que el material pertenezca a un nuevo cheirocrínido primitivo, de alguna forma en la misma línea evolutiva de *Macrocystella*, o bien la evidencia evolutiva del desarrollo de pectinirrombos entre *Macrocystella* y *Cheirocrinus*. Este hecho ya fue notado por Paul (1968), quien se inclinaba a favor de la posibilidad de una aparición “repentina” de los pectinirrombos más que por un desarrollo desde dentro de la teca a través de las placas. Asimismo, hacía notar que en *Cheirocrinus* los dicoporos podían aparecer aleatoriamente lo que se consideraba un carácter primitivo de los mismos. Con este hallazgo de posibles pectinirrombos en *Macrocystella* se confirmaría la aparición gradual de los mismos entre *Macrocystella* y *Cheirocrinus*.

La morfología general de las placas recuerda parcialmente a una placa aislada de gran tamaño de *Macrocystella mariae* CALLAWAY (Paul, 1997: lám. 12, fig. 7), así como su relieve general al de *Hadrocystis alternata* PAUL, figurado por el mismo autor (Paul, 1997: lám.15, fig. 9).

Las crestas principales cortan los lados de las placas, diferenciándose claramente del eocrinoideo del Cámbrico tardío *Cambrocrinus* ORLOWSKI, donde las mismas cortan los ángulos de las placas y se bifurcan en sus extremos (Dzik y Orłowski, 1993).

M. durandi sp. nov. se diferencia de *M. tasseftensis* CHAUVEL en que las crestas principales, tanto radiales como tangenciales, alcanzan el umbo, y no presentan la característica granulación de la especie africana (Chauvel, 1969), donde no siempre existen crestas secundarias. *M. bohémica* (BARRANDE), *M. mariae* CALLAWAY y *M. pauli* GIL et al. son netamente distintas a la nueva especie, ya que en nuestro caso las crestas secundarias son muy numerosas, llegando en algunas situaciones, a intercalarse 15 entre dos crestas principales (axiales o radiales), mientras que en las especies anteriormente mencionadas, se observa un patrón de hasta 5 en la misma posición. A su vez, *Macrocystella? durandi* sp. nov. se distingue de *M. azaisi* (THORAL) en que ésta última presenta crestas secundarias coalescentes hacia el umbo.

El nuevo material se diferencia de todos los anteriores dado la posible presencia de pectinirrombos en algunos márgenes de sus placas tecales.

Distribución

Tremadoc de la Cordillera Oriental argentina. *Macrocystella? durandi* sp. nov. ha sido hallada solamente en



				CORDILLERA ORIENTAL ARGENTINA			Ubicación relativa de <i>Macrocystella</i>
				TRILOBITES	CONODONTOS	GRAPTOLITOS	
Hunneberg.				<i>B. tetragonalis</i> <i>S. minutula</i>	?	<i>Adelograptus</i>	 <i>Chucalezna</i> <i>La Quesera</i>
Tremadoc	Grupo Santa Victoria	Fm. Rupasca	<i>K. Meridionalis</i>				
				?	<i>R.f. flabelliformis</i> <i>R.f.cf. socialis</i>		
				<i>C. angulatus</i>			
		Fm. Alfarcito	<i>P.(N) frequens argentina</i>	<i>C. lindstromi</i>	<i>R. rustica</i>		
				<i>C. intermedius</i>			
<i>C. caboti</i>							
Cámbrico Superior	Grupo Mesón	Fm. Chalhualmayoc	<i>P.(N) frequens argentina</i>	?	?	 <i>Pintayoc</i>	

Figura 3. Marco lito y bioestratigráfico de los diferentes afloramientos mencionados en el texto y rango de aparición del género *Macrocystella* (de Aceñolaza, 1996b)

Figure 3. Litho and biostratigraphic framework of the different outcrops mentioned in this paper and position of the new occurrences of *Macrocystella* (from Aceñolaza, 1996b).

el perfil del Cerro Ronqui, sin embargo dada su ubicación estratigráfica y la fauna acompañante (mencionada en el apartado de nuevas localidades), es de esperar que se encuentre en otros afloramientos equivalentes de la región.

Macrocystella sp.

v.1986 *Macrocystella* sp.; Aceñolaza F.G.;
p. 134, lám.1, fig. A-F.

Material estudiado y repositorio

Se analizaron 16 moldes internos y 8 externos de placas laterales, 2 moldes internos de placas infralaterales, un molde interno de posible placa marginal del periprocto y fragmentos aislados y agrupados de segmentos pe-

dunculares. No se lograron formas completas. La totalidad del material se encuentra depositado en la Colección de Paleontología de Invertebrados de la Facultad de Ciencias Naturales e Instituto Miguel Lillo, Universidad Nacional de Tucumán (PIL), bajo las siglas PIL 14.521 (material del Cerro Ronqui, Hipólito Yrigoyen); PIL 14.475 (material de la localidad de Pintayoc); PIL 14.522 (material del Angosto de Chucalezna); PIL 14.477 (material de Pocoia, Quebrada de Huichaira); PIL 14.476 (material de la Loma Larga, Purmamarca) y PIL 14.523 (material del Angosto de La Quesera). Complementando, se revisó el material de Aceñolaza (1986) constituido por 16 moldes internos de placas tecaes y numerosos fragmentos pedunculares (articulados y desarticulados) logrados en las localidades de Sapagua, Santa Victoria y Alto de la Sierra

(Jujuy y Salta) que están depositados en la misma colección (PIL 13.108, 13.109, 13.273, 13.275 y 13.339).

Descripción

Placas tecaes de contorno hexagonal y perfil planar, de 5,82 a 7,36 mm de longitud por 4,97 a 7,53 mm de anchura. Umbo definido por una estructura de tipo mame-lonar, crestas principales, radiales y axiales, rectilíneas, sobreelevadas y bien definidas. Crestas secundarias en un número variable, de 1 a 4, siendo muy frecuentes en número de 3, de sección triangular y dispuestas paralelamente respecto a las principales, sin que lleguen a unirse a ellos.

Los fragmentos pedunculares pluricolumnares holoméricos, xenomórficos, de sección circular presentan una longitud variable (2,65 a 9,81 mm). Los segmentos columnares se caracterizan por una morfología planar *latus* a convexo *latus*, presentando un lumen circular pequeño y central. No se observan desarrollo de *crenularium*, estructuras radiales ni ornamentación en las facetas. Fragmento peduncular proximal de 7,23 mm de longitud, donde se aprecia el mayor diámetro que toman los segmentos columnares individuales en proximidades de la teca (Aceñolaza, 1986: lám.1, fig. F).

Distribución

El material analizado proviene de la Cordillera Oriental de las provincias de Jujuy y Salta en la región noroeste de Argentina. La edad de los estratos portadores va del Cámbrico Superior al Ordovícico Inferior (Tremadoc superior).

CONCLUSIONES

La presencia del rombífero *Macrocystella* se ve enmarcada en una decena de localidades del noroeste argentino y sur de Bolivia, en unidades que van desde el Cámbrico Superior al Tremadoc alto.

La aparición de *Macrocystella* sp., 20 m por debajo de los primeros niveles atribuidos al Ordovícico en la sección de Pintayoc suponen uno de los primeros registros del género a nivel mundial, comparable únicamente con la presencia mal constatada de *Macrocystella* en el Cámbrico Superior de Chosen meridional, Corea (Kobayashi, 1935). En el caso de que esto último no se viese confirmado, se plantea la posibilidad de que el género tuviera una aparición inicial en el ámbito gondwánico sudamericano, y desde allí radiase a otras plataformas siliciclásticas del margen de Gondwana hacia el este (Marruecos,

Méjico, España, Francia, Alemania, Reino Unido y Groenlandia oriental) y hacia el oeste (Australia, Tasmania, Corea y Birmania), lo cual se vería favorecido tanto por su hábito de vida necto-planctónico, como por la circulación de corrientes marinas alrededor del mencionado paleocontinente.

La caracterización de la nueva especie *Macrocystella? durandi* es importante por la posible presencia de pectinirrombos, única para el género, y que sugiere una transición evolutiva hacia el resto de Glyptocystitidae.

AGRADECIMIENTOS

Se agradece a los Drs. F. G. Aceñolaza, J. C. Gutiérrez-Marco, J. Le Menn, J. Martinell y J. Gallemí la lectura crítica del manuscrito, así como al Dr. P. Domínguez las oportunas sugerencias. Se hace extensivo el agradecimiento a Daniel Ruiz Holgado, Uly Martín y Enrique Bernárdez por la realización de la parte gráfica. El presente trabajo se inscribe en el marco de una beca externa otorgada por el Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas de Argentina (CONICET), así como en el proyecto "Dinámica faunística perigondwánica" del Programa de Cooperación Científica con Iberoamérica.

BIBLIOGRAFÍA

- Aceñolaza, F.G., 1986. El género *Macrocystella* (Cystoidea) en el Tremadoc de Salta y Jujuy. IV Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía, 1: 133-135.
- Aceñolaza, F.G., 1992. El sistema Ordovícico de Latinoamérica. In J.C. Gutiérrez-Marco, J. Saavedra e I. Rábano (eds.), El Paleozoico Inferior de Ibero-América. Publ. esp. Univ. Extremadura. 85-118.
- Aceñolaza, G.F., 1996a. Presencia de *Rhadinopora* (Graptolithina) en la Quebrada de Humahuaca, Provincia de Jujuy. *Ameghiniana*, 33 (1), 111-128.
- Aceñolaza, G.F., 1996b. Bioestratigrafía del límite Cámbrico-Ordovícico y Ordovícico basal en la Quebrada de Humahuaca, Provincia de Jujuy, República Argentina. Tesis Doctoral Inédita, Facultad de Ciencias Naturales e IML, Universidad Nacional de Tucumán, 245 pp.
- Aceñolaza, F.G., Aceñolaza G.F., 1992. The genus *Jujuyaspis* as a world reference fossil for the Cambrian-Ordovician Boundary. In B.D. Webby and J. R. Laurie (eds.), *Global Perspectives on Ordovician Geology*. Balkema, 115-120.
- Aceñolaza, G.F., Albanesi, G., 1996. Conodont-trilobite biostratigraphy of the Santa Rosita Formation from Chucalezna, Cordillera Oriental, Northern Argentina. *Ameghiniana*, 34, 114.

- Aceñolaza, G.F., Poiré, D., 1998. Trace fossils and sedimentology of Rupasca Formation (Lower Ordovician) in Chuculezna, Jujuy Province, Northern Argentina. *Terra Nostra*, 98-5, 3.
- Ahlfeld, F., Branisa, L., 1960. Geología de Bolivia. Instituto Boliviano del Petróleo, La Paz, 245 pp..
- Barrande, J., 1868. Silurische Fauna aus der Umgebung von Hof in Bayern. *Neues Jahrbuch für Mineralogie und Geologie Palaontologie*, 641-696.
- Barrande, J., 1887. Système Silurien du Centre de la Bohême. Classe des Échinodermes. *Ordre des cystidées*, Prague-Leipzig, T.VII, 233 pp.
- Bather, F.A., 1899. A phylogenetic classification of Pelmatozoa. *Report British Ass. Adv. Sciences*, 68: 916-923.
- Bather, F.A., 1900. The Echinodermata. In E. Ray Lankester (ed.). *A treatise on Zoology* (8), 1-344.
- Branisa, L., 1965. Los fósiles guía de Bolivia. *Boletín del Servicio Geológico de Bolivia*, 6, 1-82.
- Bretsky, P.W., Klofak, S.M., 1985. Margin to craton expansion of Late Ordovician benthic marine invertebrates. *Science*, 227, 1469-1471.
- Broadhead, T.W., 1982. Reappraisal of class Eocrinoidea (Echinodermata). In J.M. Lawrence (ed.) *International Echinoderms Conference*, 125-131.
- Callaway, C., 1877. On new area of Upper Cambrian rocks in South Shropshire, with description of a new fauna. *Quarterly Journal of the Geological Society of London*, 33, 652-672.
- Carpenter, P.H., 1891. On certain points in the morphology of the Cystidea. *Journal of the Linnean Society, Zoology*, 24, 1-52.
- Chauvel, J., 1966. Échinodermes de l'Ordovicien du Maroc. Editions du Centre National de la Recherche Scientifique, *Cahiers de Paléontologie*, 117 pp.
- Chauvel, J., 1969. Les échinodermes macrocystellidés de l'Anti-Atlas marocain. *Bulletin de la Société Géologique et Minéralogique de Bretagne*, 1, 21-32.
- Chauvel, J., Le Menn, J., 1979. Sur quelques Échinodermes (Cystoïdes et Crinoïdes) de l'Ashgill d'Aragón (Espagne). *Geobios*, 12 (4), 549-587.
- Chauvel, J., Meléndez, B., Le Menn, J., 1975. Les Echinodermes (Cystoïdes et Crinoïdes) de l'Ordovicien supérieur de Luesma (Sud de l'Aragon, Espagne). *Estudios Geológicos*, 31, 351-364.
- Cooper, R. A., Maletz, J., Wang, H.-F., Erdtmann, B.-D., 1979. Taxonomy and evolution of earliest Ordovician graptoloids. *Norsk Geologisk Tidsskrift*, 77.
- Cúneot, L., 1948. Classe des Cystidés. In P.P. Grassé (ed.) *Traité de Zoologie*, 11, 15-25.
- Cúneot, L., 1953. Classe des Cystidés. In *Traité de Paléontologie*, Paris, III, 607-628.
- Droser, M., Sheehan, P., 1997. Palaeoecology of the Ordovician radiation; resolution of large scale patterns with individual clade histories, palaeogeography and environments. *Geobios*, 20, 221-229.
- Dzik, J., Orlowski, S., 1993. The Late Cambrian eocrinoid *Cambrocrinus*. *Acta Palaeontologica Polonica*, 38 (1-2), 21-34.
- Erdtmann, B.-D., 1988. The earliest Ordovician nematophorid graptolites: Taxonomy and correlation. *Geological Magazine*, 124, 327-348.
- Gil Cid, M.D., Domínguez Alonso, P., Cruz González, M.C., Escribano Ródenas, M., 1996. Nuevo Macrocystellidae (Echinodermata, Cystoidea, Rhombifera) para el Ordovícico español. *Estudios Geológicos*, 52, 175-183.
- Guensburg T.E., Sprinkle, J., 1992. Rise of echinoderms in the Paleozoic fauna: significance of paleoenvironmental controls. *Geology*, 20, 407-410.
- Haeckel, E., 1896. Die Cambrische Stammgruppe des Echinodermen. *Jena Zeitschrift für Naturkunde*, 30, 393-404.
- Harrington, H. J., 1937. On some Ordovician fossils from northern Argentina. *Geological Magazine*, 74, (873).
- Harrington, H. J., 1938. Sobre las faunas del Ordoviciano inferior del norte argentino. *Revista Museo de La Plata (Paleontología)*, 1 (4), 209-289.
- Harrington, H. J., 1957. Ordovician Formations of Argentina. In H. J. Harrington and A. F. Leanza, *Ordovician Trilobites of Argentina*, University of Kansas, Special Publication 1, 227 pp.
- Havlicek, V., Vanek, J., 1966. The biostratigraphy of the Ordovician of Bohemica. *Sbornik geologie ved. Paleontologie*, 8, 7-69.
- Jaekel, O., 1899. *Stammesgeschichte der Pelmatozoen 1: Thecoidea und Cystoidea*, Berlín, 442 pp.
- Josopait, V., 1972. Das Kambrium und das Tremadoc von Ateca (Westliche Iberische Ketten, NE Spanien). *Münsterische Forschungen zur Geologie und Paläontologie*, 23, 121 pp.
- Kayser, E., 1925. Contribuciones a la Paleontología de la República Argentina. Sobre fósiles primordiales e infrasilurianos. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias*, 9 (1-2), 297-332.
- Keidel, J., 1943. El Ordovícico Inferior de los Andes del norte argentino y sus depósitos marino glaciales. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias*, 36, 140-229.
- Kobayashi, T., 1935. The Cambro-Ordovician faunas of South Chosen. *Palaeontology*, Part III. Cambrian faunas of South Chosen with a special study of the Cambrian Trilobite genera and families. *Journal of the Faculty of Sciences Tokyo University (Geology)*, 2, 49-344.
- Kobayashi, T., 1937. The Cambrian-Ordovician shelly faunas of South America. *Journal of the Faculty of Sciences, Tokyo University Geology*, 4, 369-522.
- Lewis, R., 1982. Holdfasts. In J. Sprinkle (ed.), *Echinoderm faunas from the Bromide Formation (Middle Ordovician) of Oklahoma*. The University of Kansas, *Paleontological Contributions, Monograph*, 1, 57-67.
- López, C.R., Nullo, F.E., 1969. Geología de la margen izquierda de la Quebrada de Humahuaca, de Huacalera a Maima-

- rá, Dept. Tilcara, Provincia de Jujuy, República Argentina. *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, 24 (3), 173-182.
- Loss, R., 1951. Contribuciones al conocimiento de las faunas graptolíticas del norte argentino. I. Graptolites del Cerro San Bernardo (Salta) y de la zona del dique de La Ciénaga (Jujuy). *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, 6, 21-61.
- Meléndez, B., 1944. Contribución al estudio del Paleozoico aragones. *Trabajos del Instituto de Ciencias Naturales "José de Acosta"*, CSIC Serie Geológica, 3 (1), 1-44.
- Miller, J.F., Stitt, J., 1995. Stratigraphic position and significance of *Jujuyaspis* and *Iapetognathus* in the Wildberns Formation, Texas. In J. Cooper, M. Drosser and S. Finney (eds.) *Ordovician Odyssey: Short papers for the Seventh International Symposium on the Ordovician System*. SEMP Book 77, 105-108.
- Miller, J.F., Taylor, M., 1995. Biostratigraphic position and significance of *Iapetognathus* (Conodonta) and *Jujuyaspis* (Trilobita) in the House Limestone, Ibex Area, Utah. In J. Cooper, M. Drosser and S. Finney (eds.) *Ordovician Odyssey: Short papers for the Seventh International Symposium on the Ordovician System*. SEMP Book 77: 109-112.
- Miller, J.F., Stitt, J., Taylor, M., 1990. New information on the occurrence of the basal Tremadoc olenid trilobite *Jujuyaspis* from the western United States of America. Unpubl. Intern. Trilobite Conference paper, Novosibirsk, 12 pp.
- Moya M.C., 1997. The Irúya unconformity in the Andes of northwestern Argentina: evidence of glaciation during the late Upper Cambrian ?. *Gaea heidelbergensis*, 3, 242-243.
- Moya, M.C., Malanca, S., Monteros, J.A., Cuerda, A., 1994. Biostratigrafía del Ordovícico Inferior en la Cordillera Oriental Argentina basada en graptolitos. *Revista Española de Paleontología*, 9 (1), 91-104.
- Moore, R. C., 1954. Status of invertebrate paleontology, 1953. IV, Echinodermata: Pelmatozoa. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*, 112, 125-149.
- Müller, J., Egenhoff, S.O., Maletz, J. Erdtmann, B.D, Jacobshagen, V., 1997. The Ordovician basin in the Eastern Cordillera of southern Bolivia: a first attempt of reconstructing its geometry. *Gaea heidelbergensis*, 3, 246.
- Paul, C.R.C., 1967. Cystidea Barrande, 1868 (Cystoidea: Glyptocystitida): proposed suppression under the plenary powers Z.N. (S.) 1913. *Bulletin of Zoological Nomenclature*, 24, 304-307.
- Paul, C.R.C., 1968. *Macrocystella* Callaway, the earliest glyptocystitid cystoid. *Palaeontology*, 11, 580-600.
- Paul, C.R.C., 1972. *Cheirocystella antiqua* gen. et sp. nov. from the Lower Ordovician of Western Utah, and its bearing on the evolution of the Cheirocrinidae (Rhombifera: Glyptocystitida). *Geology Studies*, Brigham Young University, 19, 15-63.
- Paul, C.R.C., 1973. British Ordovician Cystoids, Part 1, *Monograph of the Palaeontographical Society*, 536 (127), 1-64.
- Paul, C.R.C., 1984. British Ordovician Cystoids, Part 2: Dichoporita-Rhombifera. *Monograph of the Palaeontographical Society*, 563 (136), 65-152.
- Paul, C.R.C., 1997. British Ordovician Cystoids, Part 3: *Monograph of the Palaeontographical Society*, 604 (151), 153-213.
- Rosova, A.V., Rosov, S.N., Dubatolova, Yu. A., 1985. Stratigraphy and fauna of the Ordovician of the North-Western Salair. *Transactions of the Academy of Sciences USSR, Siberian Branch, Institut of Geology and Geophysics*, 637, 134-251.
- Sprinkle, J., 1973a. Morphology and Evolution of Blastozoan Echinoderms. Special Publication, Museum of Comparative Zoology, Harvard University, Cambridge, Massachusetts. 122 pp.
- Sprinkle, J., 1973b. New occurrence of the Ordovician eocrinoid *Lingulocystis* from Bolivia, South America. *Journal of Paleontology*, 47 (6), 1113-1116.
- Sprinkle, J., 1995. Do Eocrinoids belong to the Cambrian or to the Paleozoic evolutionary fauna ?. In J. Cooper, M. Drosser and S. Finney (eds.) *Ordovician Odyssey: Short papers for the Seventh International Symposium on the Ordovician System*. SEMP Book 77, 397-400.
- Sprinkle, J., Guensburg, T., 1995. Origin of Echinoderms in the Paleozoic Evolutionary fauna: the role of substrates. *Palaios*, 10 (5), 437-453.
- Suárez, R., 1976. El Sistema Ordovícico en Bolivia. *Revista Técnica YPF*, 5 (2), 111-223.
- Thoral, M., 1935. Contribution a l'étude paléontologique de l'Ordovicien inférieur de la Montagne Noire et révision sommaire de la faune cambrienne de la Montagne Noire. Thèse, Montpellier, 362 pp.
- Turner, J.C.M., 1960. Estratigrafía de la Sierra de Santa Victoria y adyacencias. *Boletín del Instituto Nacional de Geología y Minería*, 104, 99 pp.
- Ubahgs, G., 1967. Eocrinoidea. In R.C., Moore (ed.) *Treatise on Invertebrate Paleontology, Part S, Echinodermata*, 1 (2), 455-495, Lawrence.
- Ubahgs, G., 1999. Échinodermes nouveaux du Cambrien Supérieur de la Montagne Noire (France Méridionale). *Geobios*, 31 (6), 809-829.