ENROLLAMIENTO EN TRILOBITES: EL YACIMIENTO DEL CÁMBRICO MEDIO DE PURUJOSA (ZARAGOZA) UNA VENTANA AL COMIENZO DEL ENROLLAMIENTO

Jorge ESTEVE SERRANO

Área y Museo de Paleontología, Departamento de Ciencias de la Tierra. Universidad de Zaragoza. E-50009, Zaragoza.
jorgeves@unizar.es

RESUMEN: La habilidad para enrollarse parece un comportamiento muy común entre los trilobites post-Cámbricos. Este comportamiento se da gracias a la coordinación de cada una de las partes que forman el exoesqueleto de los trilobites, además de poseer ciertas estructuras tanto de articulación como de cierre que permitían a estos animales enrollarse de manera muy eficaz. Sin embargo, esta habilidad no era común sólo en los trilobites más modernos sino que también se daba en aquellos que vivieron durante el Cámbrico. El descubrimiento del yacimiento de Purujosa en el Parque Natural del Moncayo ha arrojado nueva luz sobre un claro ejemplo de evolución adaptativa en el registro fósil: la tendencia repetida en diferentes grupos de trilobites hacia un enrollamiento más eficaz.

Palabras clave: Artrópodos, Evolución, Paleozoico, Morfología funcional.

INTRODUCCIÓN

El enrollamiento en trilobites es sin duda de las cosas que más fascinan a todo buen aficionado a la paleontología siendo el género *Phacops* de los más populares (Fig. 1). Esta fascinación viene dada por la complejidad que presentan estos animales cuando están conservados en esta postura de defensa, ya que cada parte individual del cuerpo del trilobites, que está formado por multitud de escleritos, posee un diseño diferente para funcionar de manera completamente coordinada consiguiendo cerrar perfectamente el cuerpo.

Fig. 1: trilobites *Phacops* del Devónico de EE.UU.

Muchos han sido los investigadores atraídos por estas maravillas de la naturaleza. Un trilobites enrollado no sólo es una pieza estéticamente bonita, que lo es, sino que también nos aporta una valiosísima información acerca del comportamiento y de la morfología funcional de estos increíbles animales. Distintos autores han estudiado este comportamiento en los trilobites, sobretodo centrándose en su morfología funcional y los diferentes tipos de enrollamiento (Bergström, 1973; Clarkson & Henry 1973; Esteve et al. 2010). Además ha habido distintos intentos por parte de los investigadores de usar el modo de enrollamiento y las estructuras que poseen para ello

Fig. 2: trabajos de campo en el yacimiento de Purujosa en el Parque Natural del Moncayo (Zaragoza).

para llevar a cabo clasificaciones sistemáticas de alto rango (Bergström, 1973, Fortey & Owens 1979), aunque sin mucho éxito dado el grado de convergencia evolutiva que se da entre los trilobites (Esteve et al. 2010). Tenemos que notar que todos estos trabajos están enfocados en trilobites derivados, es decir en trilobites post-Cámbricos y que poco se conocía del desarrollo del enrollamiento en los trilobites más basales del Cámbrico (Robison 1964, Stitt 1983). Sin embargo esto empezó a cambiar con el descubrimiento del yacimiento cámbrico de Purujosa en la provincia de Zaragoza (Fig. 2) (véase Esteve et al. 2011). Este yacimiento presenta gran cantidad de trilobites enrollados, lo que muestra que esta estrategia defensiva, cubriendo las partes sin caparazón duro mediante el enrollamiento del cuerpo, sería muy común ya en durante el Cámbrico.

A lo largo de este trabajo describiremos como son los cuerpos de los trilobites y que estructuras son necesarias para que un trilobites se enrolle. A continuación describiremos brevemente los trilobites que hemos encontrado enrollados en el Cámbrico de Purujosa y su significado. Por último pasaremos a discutir el hecho de lo extraordinario que es el yacimiento de Purujosa y por qué no tenemos más yacimientos como este.

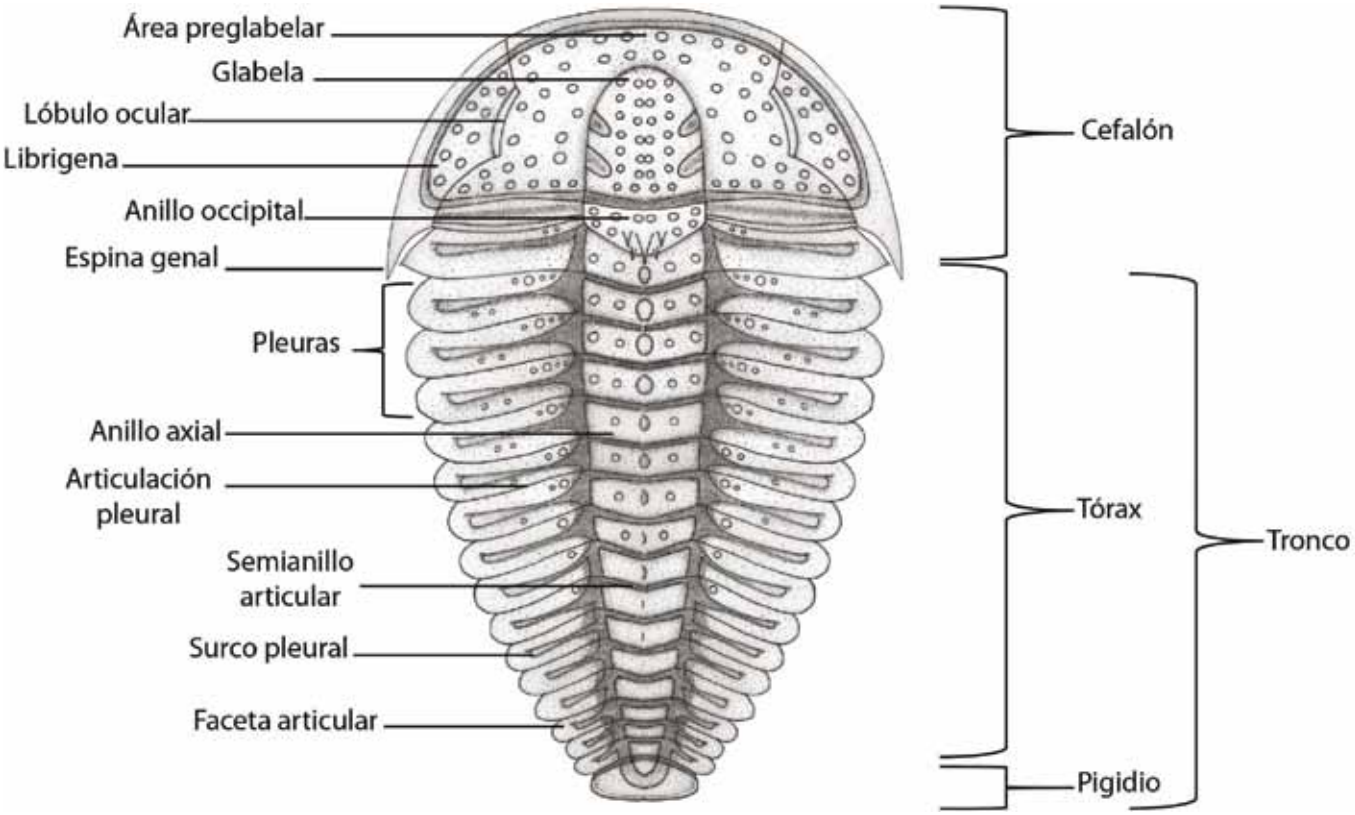

Fig. 3: patrón corporal de un típico trilobites Cámbrico y las distintas articulaciones (*Solenopleuropsis thorali*), nótese el pequeño tamaño del pigidio en comparación con el resto del cuerpo. Modificado de Esteve et al. (2010).

Copyright © 2011 Asociación Paleontológica Alcoyana "Isurus"

PATRONES CORPORALES, ARTICULACIONES TORÁCICAS Y ESTRUCTURAS DE ENROLLAMIENTO

En este apartado vamos a repasar que características son importantes en un trilobites para que pueda enrollarse. Por tanto comenzaremos explicando cómo son los cuerpos de estos animales y como deben ser para realizar el enrollamiento. Después explicaremos brevemente que tipo de articulaciones son necesarias para terminar explicando que estructuras diseñaron en sus esqueletos para ayudar a enrollarse y cerrar el cuerpo para mantenerlo enrollado eficazmente.

PATRÓN CORPORAL

Los trilobites poseen un exoesqueleto muy complejo formado por tres partes longitudinales (por la que estos animales reciben el nombre de tri-lobites es decir tres lóbulos) y tres transversales una anterior que es la cabeza o cefalón, una posterior que es la cola o pigidio que está formada por un número variable de segmentos fusionados y una parte intermedia que conecta ambas partes denominada tórax que esta también está formado por un número variable de segmentos, de manera genérica se puede denominar al tórax mas el pigidio "tronco" (Fig. 3). Cada segmento tiene dos partes, una central denominada raquis y una lateral es la parte pleural del segmento (dos pleuras por segmento: izquierda y derecha), pero al contrario que en el pigidio estos segmentos no están fusionados aunque si unidos mediante distintos tipos de articulaciones (Fig. 3). Estas partes del trilobites son ligeramente distintas de unas especies a otras. Así podemos encontrar trilobites con tres tipos de pigidios (Fig. 4).

A) un pigidio mucho más pequeño que el cefalón, lo que se denomina micropigidio o bien pigidio y cefalón.

B) un pigidio del mismo tamaño que el cefalón, lo que se denomina isopigidio o por último.

C) un pigidio mayor que el cefalón que se llama macropigidio.

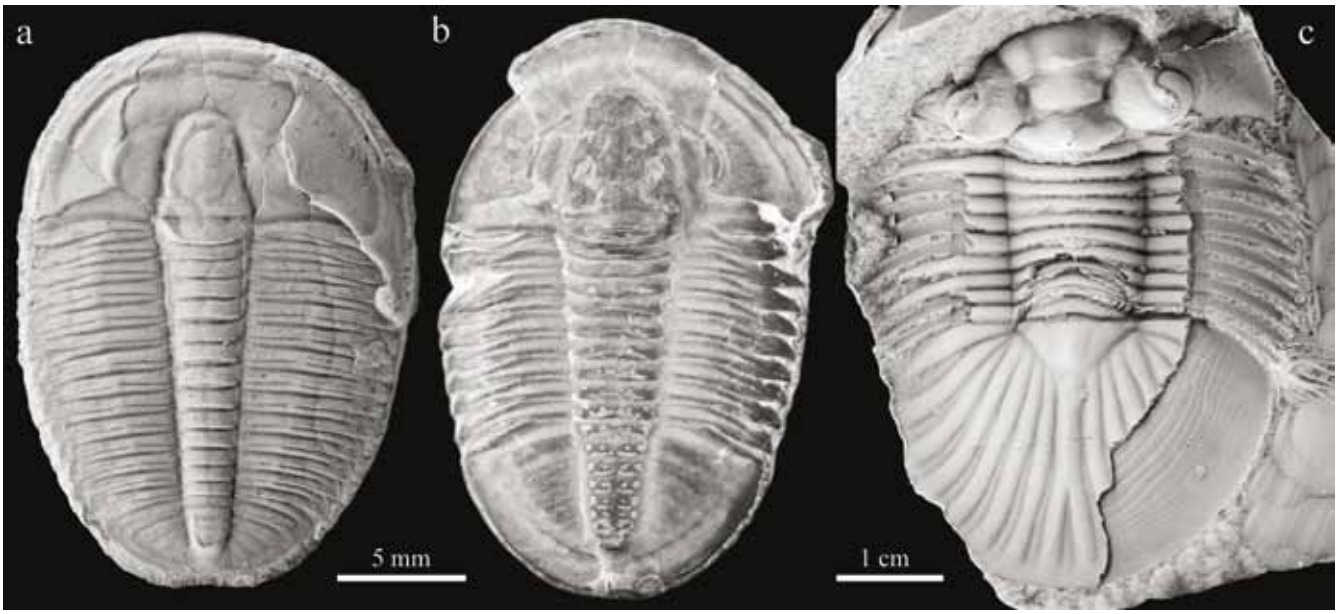

Fig. 4: tipos de pigidio. A, Micropigidio (*Elrathia kingi* del Cámbrico medio de Utah, EE.UU.). B, Isopigidio (*Asaphiscus wheleri* del Cámbrico medio de Utah, EE.UU.) C. Macropigidio con las líneas de terraza en su cara ventral lo que le ayudaría al trilobites a fijar el pigidio con el cefalón (Dalmanitidae nov. gen. del Devónico de Marruecos, cortesía de Raimond Feist, Universidad de Montpellier).

Los trilobites más basales, es decir los más primitivos, suelen tener un micropigidio o como mucho isopigio (Fig 4a-b). A lo largo de la evolución de los trilobites se va agrandando el pigidio mediante un mecanismo que se denomina caudalización (Hughes 2007). Se trata de un mecanismo de una gran complejidad, pero en el que básicamente lo que ocurre es que los segmentos que forman el tórax pasan a formar parte del pigidio mediante la fusión de los segmentos entre si y con el pigidio, agradándose el pigidio y disminuyendo el número de segmentos del tórax. Esto es de una gran importancia en cuanto el enrollamiento se refiere. Los trilobites primitivos por lo general poseen gran número de segmentos, en ocasiones más de 20, y un pigidio de tipo micropigidial entonces ¿qué ocurría cuando el trilobites quería enrollarse? Lo que ocurría es que aparentemente su enrollamiento no sería muy eficaz dado que la parte trasera de su cuerpo no taparía el cefalón por ser mucho más estrecha que el cefalón y por tanto partes de la cara ventral quedarían vulnerables ante cualquier ataque de un depredador (Fig. 5). Por tanto parece que el mejor patrón corporal sería aquel que tenga un pigidio del mismo tamaño que el cefalón cubriendo del todo en cefalón cuando el trilobites se enrolla (Fig. 1). Sin embargo no siempre es así y los trilobites basales idearon la manera para poder enrollarse de manera eficaz, aun dada sus limitaciones corporales (Fig. 6).

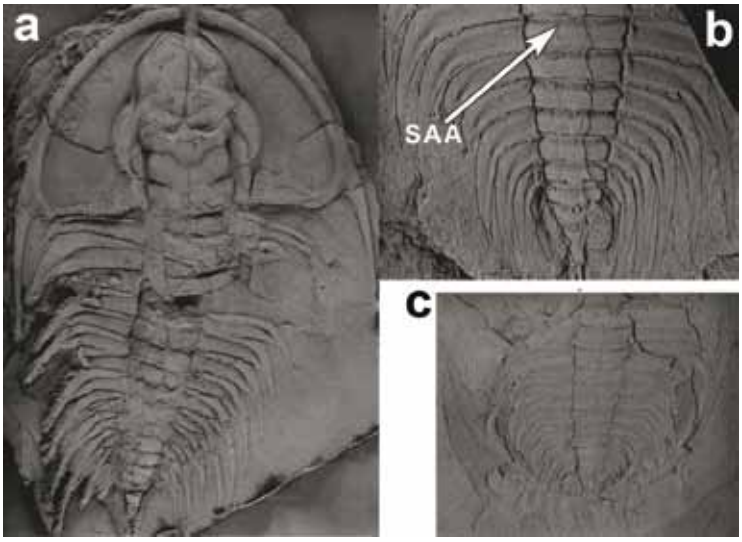

Figura 5. A-C *Ollenus* del Cámbrico inferior de Nevada (EE.UU.). A. Ejemplar completo. B. Ejemplar mostrando el semianillo articular (SAA) corto típico de estos trilobites del Cámbrico inferior. C Ejemplar "enrollado", notar como la parte más posterior del tronco no cubre por completo el cefalón. (Tomado de Palmer 1998).

ARTICULACIONES TORÁCICAS

Sin duda para que los trilobites pudieran enrollarse necesitarían de distintas articulaciones. Öpik (1970) y después Whittington (1990) fueron los primeros en describir las articulaciones del tórax en los trilobites cámbricos. Estas articulaciones se encuentran bien entre los anillos axiales del raquis o bien entre pleuras (Fig. 2). En el raquis se encuentra el semianillo articular el cual está formado por dos partes divididas por un surco articular (Fig. 7). La longitud del semianillo articular es muy importante

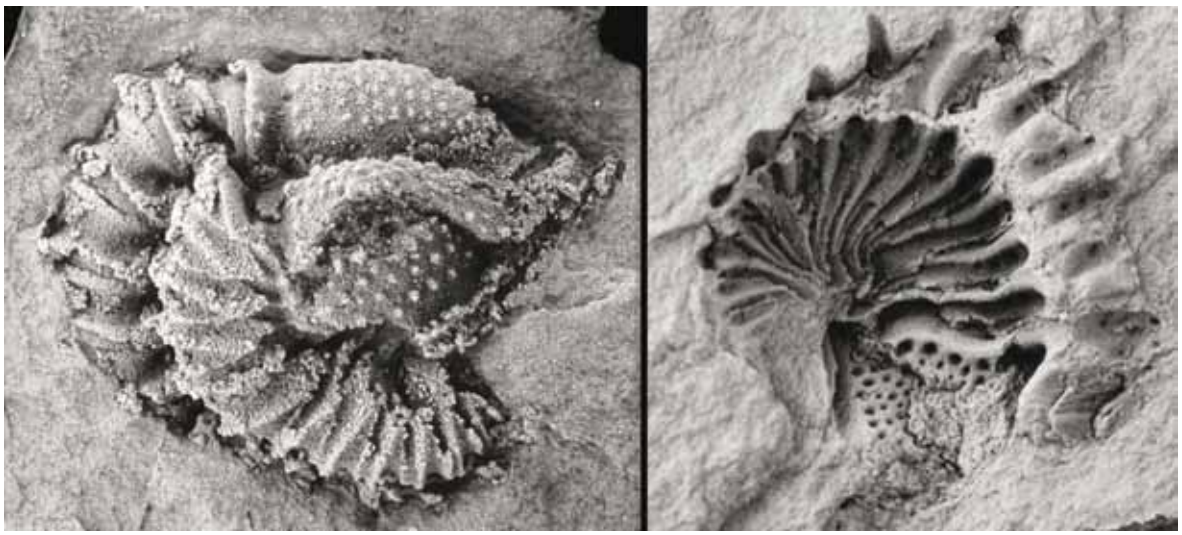

Fig. 6: enrollamiento esferoidal en dos especies de *Solenopleuropsis* con el típico patrón en los trilobites cámbricos con micropigidio. A la derecha un ejemplar de Purujosa en la provincia de Zaragoza (MPZ 2008/121) y a la izquierda un ejemplar procedente de la Montaña Negra al sur de Francia (Cm2553).

Copyright © 2011 Asociación Paleontológica Alcoyana "Isurus"

ya que de esta longitud depende que el trilobites tenga una mayor o menor capacidad de flexión en el tórax y por tanto una mayor o menor capacidad de enrollamiento, géneros como *Ollenellus* (Fig. 5) del Cámbrico inferior tiene un semianillo articular muy corto y por tanto una capacidad limitada de flexión. Esta articulación es de las más importantes ya que es la que transmite el movimiento a las pleuras, trilobites sin esta articulación carecen de ningún movimiento, es el caso de *Schmaleensia* cuyos anillos están fusionados y por tanto no puede flexionar el tórax.

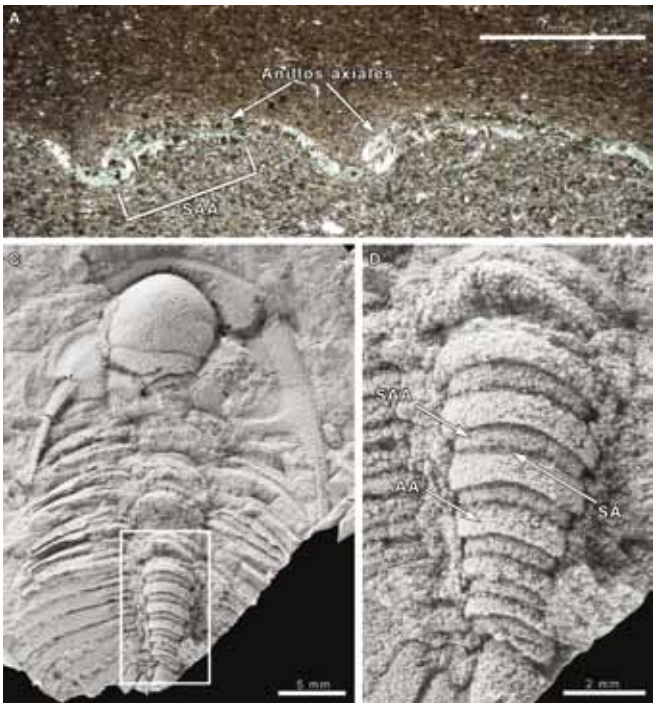

Fig. 7: A. Sección longitudinal del torax de *Eccaparadoxide*s donde se puede ver los semianillos articulares. C-D. Detalle de la parte posterior del raquis de *Eccaparadoxides* donde se puede observar el anillo axial (AA) y debajo de este el semianillo articular (SAA) con el surco articular (SA) en su parte posterior

El resto de las articulaciones se encuentran en las pleuras y son de menor importancia lo que hace que la falta de alguna de ellas no impide que el trilobites se pueda enrollar. La primera articulación se da en la parte más interna de la pleura, se denomina “bola y hueco”, se trata de un pequeño proceso en la parte anterior de la pleura que encaja en un pequeño hueco de la parte posterior de la pleura anterior conectando las pleuras al raquis (Fig. 8). La siguiente articulación es la articulación pleural, se trata de una pestaña que recorre toda la sección horizontal de la parte anterior de la pleura en su parte interna (Fig. 9). Esta pestaña encaja en un surco en la parte posterior de la pleura anterior o bien del cefalón. Las dos últimas articulaciones en ocasiones no están o se encuentran pobremente desarrolladas en muchos trilobites basales. La primera es el fulcro que es un punto de giro entre pleuras. La pleura suele dividirse en una parte interna horizontal y una externa inclinada y en ese punto se encuentra el fulcro (Fig. 10), sin embargo a veces no existe alguna de estas dos partes por lo que no hay un punto que divida ambas zonas y por tanto las pleuras de estos trilobites carecen de punto para girar una sobre otra. Por otro lado la ausencia de fulcro no impide que los trilobites se enrollen (ver Fig. 7c), sin embargo no cabe duda que la ausencia de esta estructura impedía un enrollamiento eficaz. Actualmente se está empezando a trabajar para realizar modelos tridimensionales que nos ayuden a comprender mejor la importancia de esta estructura la cual hemos descubierto recientemente puede presentarse en algunos segmentos y no estar en otros como explicaremos más abajo. Por último está la faceta articular, se trata de una zona externa de la pleura la cual permite que se solapen cada pleura por debajo de la anterior (Fig. 11). Igual que en el anterior tipo de articulación algunos trilobites basales no presentan esta articulación (Whittington, 1990), lo que no significa que no se puedan enrollar, eso sí, al no poder solapar las pleuras estas no son muy eficaces a la hora de cerrar el cuerpo por lo que quedan huecos del cuerpo del trilobites sin tapar.

Fig. 8: vista de la cara interna de *Solenopleuropsis* sp. (MPZ 2008/ 127) donde podemos observar la articulación entre las pleuras y el raquis denominada “bola y hueco” (BH).

Fig. 9: vista de la cara interna de *Solenopleuropsis marginata* (MPZ 2008/ 144) procedente de los Barrios de Luna (León) donde podemos observar la articulación pleural (AP) entre las pleuras y el semianillo articular (SAA), que ocupa gran parte del anillo axial.

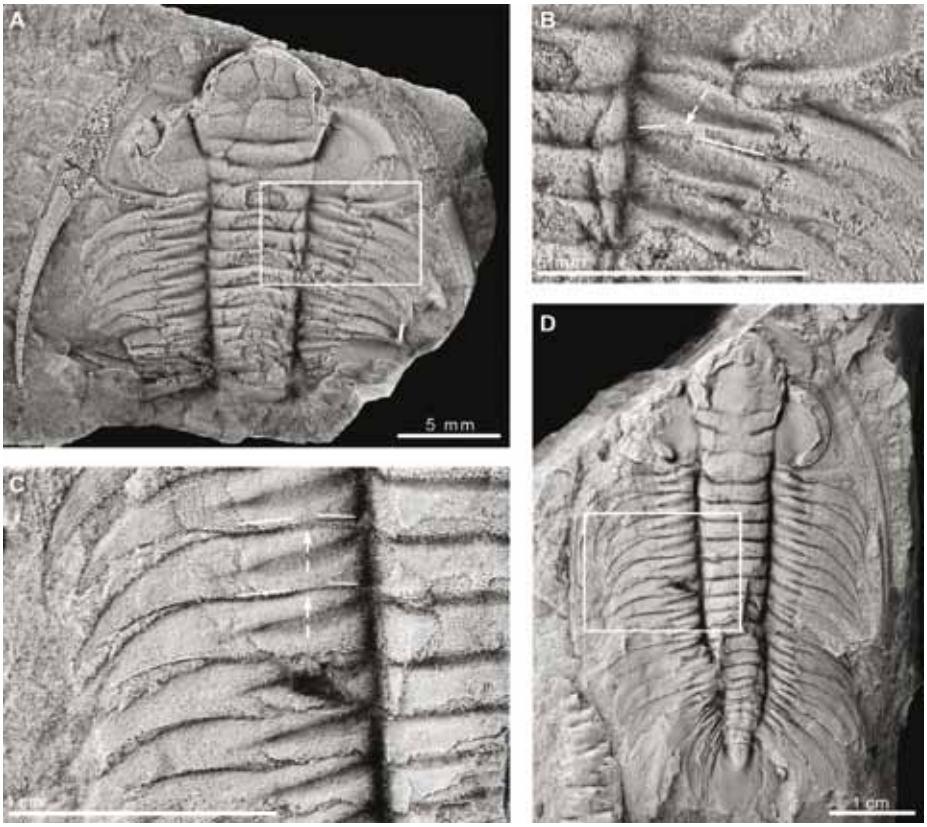

Fig. 10: A-D. Fulcro en paradoxididos de la localidad de Purujosa. B y C son detalles de A y D, la flecha señala el fulcro.

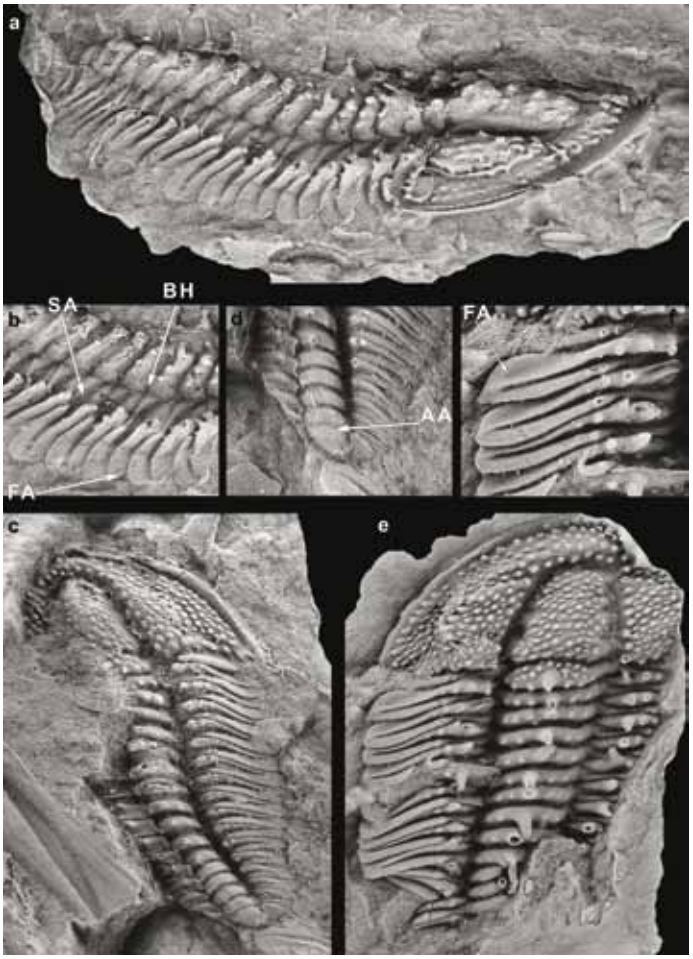

Fig. 11: articulaciones en solenopleuropsinidos. A. *Pardailhania multispinosa* (MPZ 2008/ 170), procedente del yacimiento Murero. B, detalle de A donde se puede observar la faceta articular (FA), el surco pleural (SA) y la articulación tipos “bola y hueco” (BH). C. *Solenopleuropsis marginata* (MPZ 2008/ 171) procedente del yacimiento de Murero. D, detalle de C donde se puede observar la articulación entre el pigidio y el tórax (AA). E. *Solenopleuropsis rouayrouxi* (R09705), procedente de la Montaña Negra al sur de Francia. F. Detalle de E donde se puede observar la faceta articular (FA).

Copyright © 2011 Asociación Paleontológica Alcoyana “Isurus”

ESTRUCTURAS DE ENROLLAMIENTO

Estas estructuras son muy diversas a lo largo de la historia evolutiva de los trilobites. Normalmente se encuentran en la parte ventral del cefalón y del pigidio pudiéndose distinguir de dos tipos: el primer grupo tipo está formado por surcos y pestañas o ganchos que enganchan en los surcos y un segundo tipo son rugosidades o granulaciones en la parte ventral del cefalón y el pigidio permitiendo que se cierre en cuerpo del trilobites.

El primer tipo son las más comunes y diversas. Las más comunes surcos en la cara ventral del cefalón denominados *surcos vinculares* para acomodar el margen del pigidio en el que puede haber o no algún tipo de pestaña o gancho en ocasiones con pequeños dientes para encajar en el surco vincular (Speyer 1988; Esteve et al. 2010). Además géneros muy derivados como *Phacops* poseen pequeños dientes también en el surco vincular lo que aumenta considerablemente la adhesión del pigidio y el cefalón (Fig. 12). Es común que el surco vincular se encuentre en el cefalón y la pestaña en el pigidio, pero en ocasiones su posición se invierte.

El segundo tipo de estructura coaptativa es aquel que lo forman pequeñas irregularidades en la superficie de la doblez del caparazón del trilobites, situado en la cara ventral. Estas irregularidades suelen ser gránulos o unas estructuras paralelas denominadas *líneas de terraza* (Fig. 4c). Estas líneas de terraza son irregulares y están escalonadas. La posición del escalón cambia entre el cefalón y el pigidio así que al juntarse estos producen que la fricción entre ambas superficies aumente y por tanto el cuerpo del trilobites se mantenga cerrado. Lo mismo ocurre con lo gránulos, los cuales al juntarse actuaran como un papel de lija aumentando la fricción y así que cuerpo se mantenga más estable durante el enrollamiento.

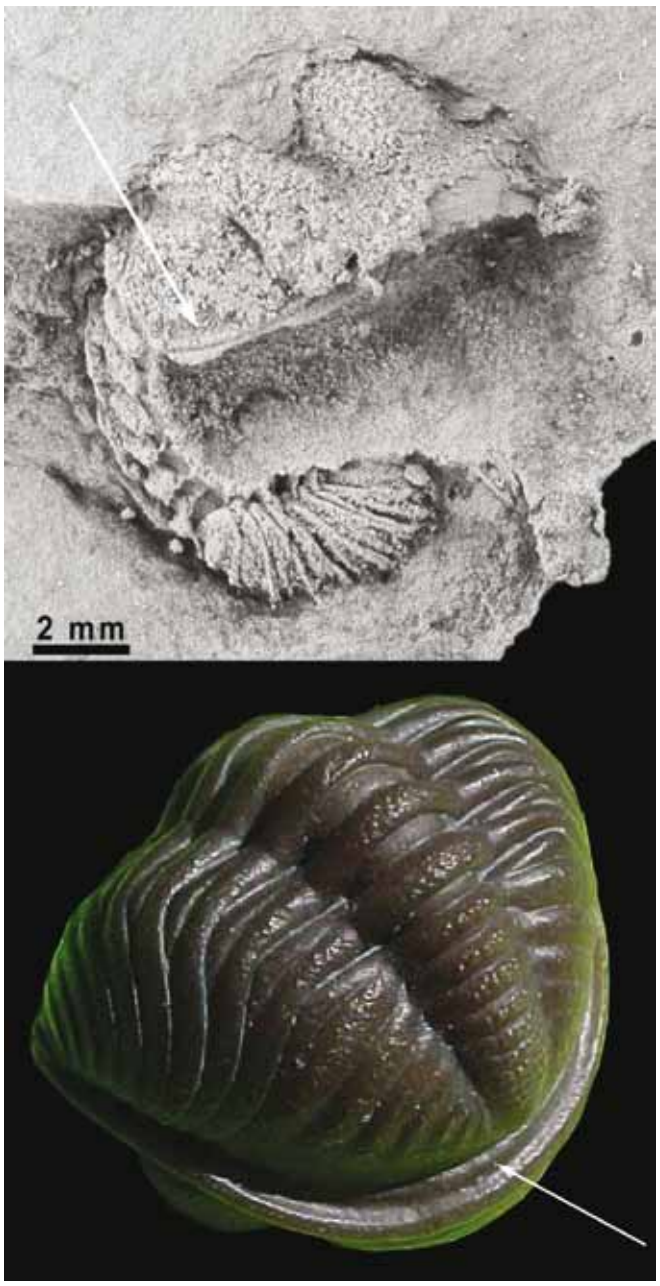

Fig. 12: surco vincular. Arriba la flecha señala el surco vincular en un *Solenopleuropsis* sp. (MPZ 2008/121) del yacimiento de Purujosa abajo la flecha señala el surco vincular de *Phacops* sp. procedente del devónico de EE.UU.

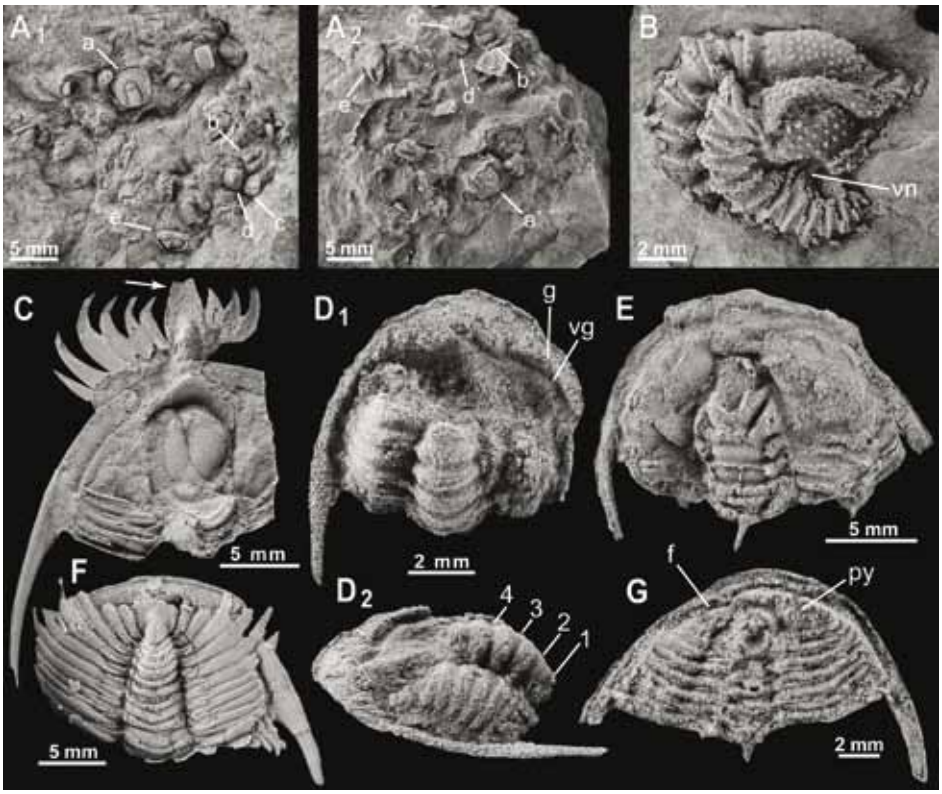

Fig. 13: asociación de trilobites enrollados de Purujosa (Cámbrico medio). A1-2 , *Peronopsis* mostrando el tipo enrollamiento esferoidal de los agnóstidos. B, *Solenopleuropsis thorali* mostrando un tipo de enrollamiento esferoidal. C, *Eccaparadoxides* con un enrollamiento típico Cámbrico, nótese que aún conserva el hipostoma en su posición de vida. D1-2, Nuevo alokistocarido mostrando las estructuras típicas para un enrollamiento discoidal muy común en los haspidos, E. *Conocoryphe heberti* mostrando el enrollamiento típico cámbrico espiral. F, *Eccaparadoxides* con un enrollamiento típico Cámbrico. G, *Conocoryphe heberti* mostrando el enrollamiento típico cámbrico espiral. Tomado de Esteve et al. (2011).

ENROLLAMIENTO EN TRILOBITES DEL CÁMBRICO

Como ya he comentado, hasta hace pocos años no se conocía más que unos pocos ejemplos de trilobites cámbricos enrollados, con la excepción de agnóstidos y eodiscidos, los cuales tiene un patrón corporal distinto con sólo dos o tres segmentos torácicos (Fig 13A). Estudios que se habían llevado a cabo en otros trilobites cámbricos mostraban que la morfología de estos trilobites nos les permitía más que una pequeña flexión del tórax pero no cerrarlo por completo. Este pensamiento empezó a cambiar hace unos años cuando se descubrió una capa en las proximidades de Purujosa dentro del Parque Natural del Moncayo (Zaragoza) que poseía hasta cinco tipos distintos de trilobites enrollados (Fig. 13), pero no sólo eso además no se limitaba

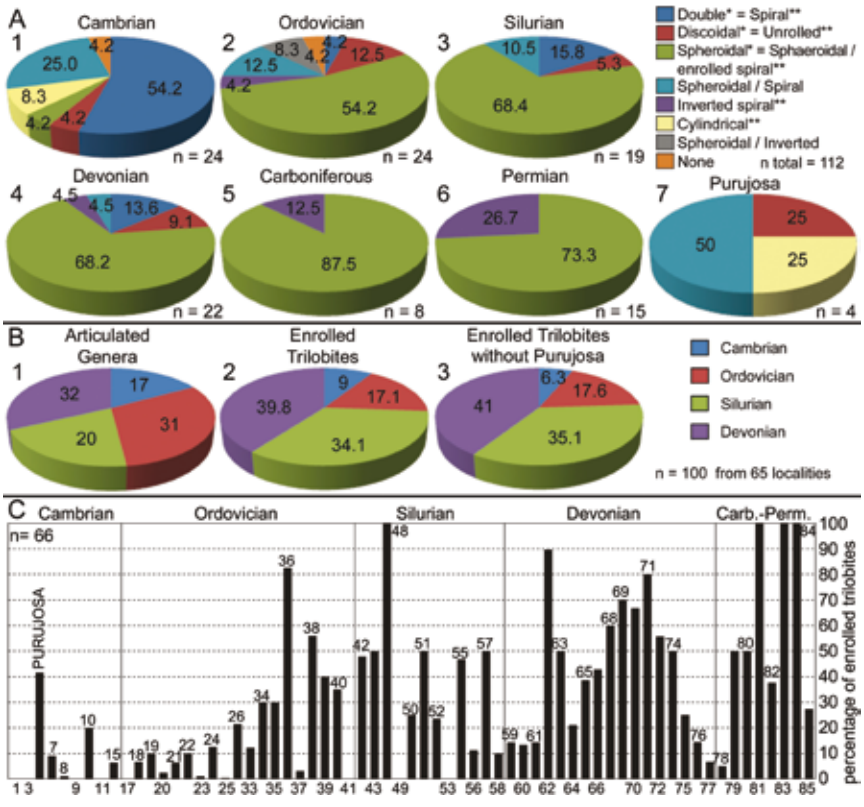

Fig. 14: A Tipos de enrollamiento durante el Paleozoico, nótese como los estilos van cambiando desde un predominante *spiral* (Espiral) en el Cámbrico hasta *Sphaeroidal* (esferoidal) en el Devónico. B. Porcentajes de géneros articulados y su abundancia en tanto porciento a lo largo de Paleozoico inferior y medio. C. Porcentaje de trilobites enrollados en yacimientos con abundancia de trilobites articulados. (Esteve et al. 2011).

Copyright © 2011 Asociación Paleontológica Alcoyana "Isurus"

a unos pocos ejemplares sino que la abundancia relativa tanto de trilobites enrollados en este yacimiento era mayor que en ningún otro yacimiento cámbrico en todo el mundo (Fig. 14).

Estos trilobites son: *Eccaparadoxides* el cual es del orden Redlichida, *Solenopleuropsis*, *Conocoryphe* y una nueva especie de alokistocarido son del orden Ptychoparida y *Peronopsis* que es del orden Agnostida. La descripción la centraremos en *Eccapardoxides* y en los "ptychoparidos", *Peronopsis* lo dejaremos aparte dado que su patrón corporal es muy distinto a los de los trilobites polímeros (con más de dos segmento) y su enrollamineto era muy conocido previamente. Cada uno de ellos muestra ciertas peculiaridades únicas, pero todos ellos tenían la capacidad de enrollarse eficazmente. El por qué estos trilobites se encuentran enrollados y en una altísima proporción es debido a que todos ellos fueron enterrados por un evento catastrófico que los conservo hasta nuestros días.

Qué nos muestran estos trilobites además de que estaban enrollados. Todos ellos muestran todos los tipos de articulaciones que antes hemos mencionado. Sin embargo el grado de desarrollo de cada una de estas articulaciones es distinto entre ellos. Así pues los "pychoparidos" (*Solenopleuropsis*, *Conocoryphe* y el nuevo alokistocarido) presentan quizá las articulaciones mas desarrollas con unos anillos semi-articulares bastante largos, lo que les permitía una gran flexión. Todos poseían unas buenas articulaciones pleurales y un fulcro bien desarrollado además de una faceta articular muy similar a la de que tendrían sus descendientes ya en el Ordovícico. Sin embargo sus estructuras coaptativas eran ligeramente distintas. Destacaremos las de *Solenopleuropsis* y el nuevo alokistocarido por presentar las mayores novedades. *Solenopleuropsis* presenta unas estructuras únicas para el Cámbrico (Fig. 12, 13B), esto es un surco vincular en la dobles del cefalón que recorre todo el borde del cefalón y donde encajarían tanto el micropigidio como la puntas de los segmentos pleurales, como resultado este trilobites se enrollaba de manera esferoidal igual que *Phacops* . Se trata de una novedad seméjate a la que presenta *Phacops* casi 100 millones de años después. Por otro lado el nuevo alokistocarido presenta un borde muy característico con una doblez muy ancha que termina con una estructura a como de "viga" que recorre todo el borde anterior formando un surco bajo la viga donde el pigidio y las puntas pleurales se encajarían (Fig. 13D). Esta estructura es de una gran resistencia y es similar a la que presentan algunos harpidos como *Harpes* y *Eoharpes* o asaphidos como *Trinucleus*. Por tanto el nuevo alokistocarido se enrollaba como estos otros trilobites que no aparecieron hasta el Ordovício. Por último tenemos a *Eccaparadoxides* a *priori* el más primitivo de todos los trilobites encontrados enrollados en Purujosa, pero también el más numeroso más de 400 ejemplares han siso encontrados en esta postura. Este trilobites pertenece a un grupo de trilobites con un patrón corporal muy primitivo, con un micropigidio y en general con una parte posterior del tórax muy estrecha, lo que no permitía a estos animales cerrar su cuerpo de manera eficaz. Sin embargo, estudios que se están llevando a cabo actualmente, además del gran número de estos trilobites encontrados, demuestran que *Eccaparadoxides* poseía un enrollamiento bastante eficaz (Fig. 15). ¿Cómo era posible este hecho siendo tan primitivo? Si nos fijamos un poco en el cuerpo de este trilobites veremos que no tiene una forma común de otros redlichidos sino que sus últimas pleuras son más largas en vez de acortarse, formando así un pseudoisopigidio, esto básicamente era lo que le permitía cerrar bien su cuerpo (Figs. 10D, 15). Además presenta una serie de articulaciones que no presentan otros parientes cercanos como una faceta articular o fulcro en los primeros segmentos pero no en los últimos ya que estos funcionaban como una gran pigidio (Figs. 10, 15), aunque aún no se habían fusionado las pleuras como en los trilobites post-Cámbricos y por tanto no necesitaban movilidad. Por tanto se trata de un animal que presenta increíbles novedades ya en el Cámbrico.

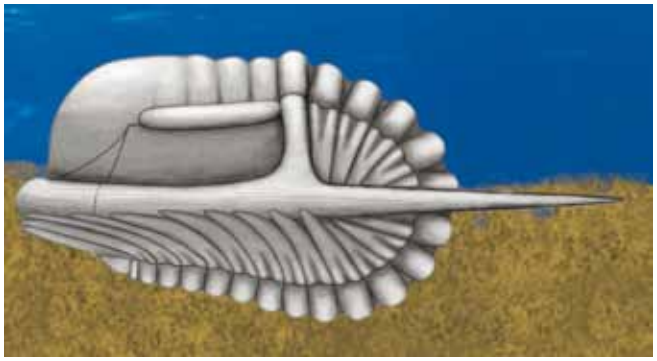

Fig.15: reconstrucción de *Eccaparadoxides* en posición de enrollamiento.

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

Como hemos visto el enrollamiento en trilobites requiere cierta complejidad de cada una de las partes además de unas estructuras muy específicas para transmitir el movimiento y otras para poder cerrar su cuerpo. Es evidente que se trataba de un mecanismo de defensa para tapar las partes blandas que no tapaba su caparazón. Esta defensa no sólo sería ante depredadores que quisieran comerse a los trilobites sino también ante avalanchas de tierra producidas por grandes tormentas, igual que ocurre en la actualidad. El yacimiento de Purujosa demuestra como diferentes linajes de trilobites poseían distintas estructuras más o menos desarrolladas pero que les permitían un enrollamiento eficaz. Esto significa que probablemente otros trilobites cámbricos también pudieran enrollarse de manera eficaz. Esteve et al (2011) demostraron que el número de estructuras y de articulaciones aumenta después del Cámbrico. ¿Hizo este hecho que se conservaran mejor y por eso conocemos más ejemplos de trilobites enrollados después del Cámbrico? o ¿cambio algo en el ambiente que hizo que el porcentaje de eventos catastróficos aumentara y por tanto aumenta el número de yacimientos con trilobites enrollados?. Quizá los depredadores cámbricos no eran muy eficaces y al mejorar y aumentar en número después del Cámbrico, los trilobites tuvieron que mejorar su técnica de enrollamiento incrementando el número de estructuras y de articulaciones o quizá fue una combinación de causas biológicas y ambientales lo que empujo a los trilobites a aumentar sus estructuras para un mejor enrollamiento. Estas preguntas siguen sin una respuesta clara, futuras investigaciones nos permitirán saber más sobre el funcionamiento de los cuerpos de estos animales fascinantes así como de las causas que provocaron estos cambios.

AGRADECIMIENTOS

Quiero agradecer a Ángel Carbonell su invitación a publicar mis investigaciones en la revista de divulgación paleontológica de la asociación *Isurus*. Agradecer a Fernando Gracia y Samuel Zamora su inestimable ayuda en los trabajos de campo. Agradecer a Isabel Pérez sus fotografías y gráficos. Este artículo es una contribución al proyecto Consolider CGL2006-12975/ BTE ("Murero") del MEC, al Grupo Consolidado E-17, proyecto PM067/2006 de la DGA. El autor ha disfrutado de una beca pre-doctoral PFI del MEC.

REFERENCIAS

BERGSTRÖM, J. (1973): *Organization, life, and systematics of trilobites.* Fossils and Strata, v. 2, p. 1-69.

CLARKSON, E.N.K., & HENRY, J.L. (1973): *Structures coaptatives et enroulement chez quelques Trilobites ordoviciens et siluriens*. Lethaia, v. 6, p. 105-132.

ESTEVE, J., ZAMORA, S., GOZALO, R. & LIÑÁN, E., (2010): *Sphaeroidal enrolment in middle Cambrian solenopleoropsine trilobites*. Lethaia, v. 43, p. 478-493.

ESTEVE, J., HUGHES, N.C. & ZAMORA, S. (2011): *The Purujosa trilobite assemblage and the evolution of trilobite enrollment*. Geology. v. 39, p. 575-578.

HUGHES, N.C. (2007): *The evolution of trilobite body patterning*. Annual Review of Earth and Planetary Sciences: v. 35, p. 401–434.

ÖPIK, A.A. (1970): *Redlichia of Ordian (Cambrian) of Northern Australia and South Walles*. Bureau of Mineral Resources, Geology and Geophysics Bulletin: v. 144, p. 1-67.

PALMER, A.R. (1998): *Terminal early Cambrian extinction of the Olenellina*. Documentation from the Pioche Formation, Nevada. Journal of Paleontology, 74, 650-672.

ROBISON, R.A. (1964) *Late Middle Cambrian faunas from Utah.* Journal of Paleontology, v. 38, p. 510-566.

SPEYER, S.E. (1988): *Biostratinomy and functional morphology of enrollment in two Middle Devonian trilobites*. Lethaia, v. 21, p. 121-138.

STITT, J. H. (1983): *Enrolled Late Cambrian trilobites from the Davis Formation, southeast Missouri.* Journal of Paleontology, v. 57, p. 93–105.

WHITTINGTON, H.B. (1990): *Articulation and exuviation in Cambrian trilobites.* Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B, v. 329, p. 27-49.

Copyright © 2011 Asociación Paleontológica Alcoyana "Isurus"