Estudios Geológicos, 69(2)
julio-diciembre 2013, 209-225
ISSN: 0367-0449
doi:10.3989/egeol.41337.272

Revisión del enrollamiento en los trilobites del Cámbrico español y su implicación en la evolución de los trilobites

Revision of the enrolment in Spanish Cambrian trilobites and its implications in trilobite evolution

Jorge Esteve[1]

RESUMEN

Los trilobites del Cámbrico medio encontrados en Purujosa y otras localidades de las Cadenas Ibéricas como Murero y Mesones (Zaragoza) poseen un gran número de nuevas estructuras de enrollamiento, así como tipos de enrollamiento que previamente no se habían descrito en el Cámbrico, mostrando que el enrollamiento era habitual también en este periodo. En este trabajo se han revisado las estructuras coaptativas o de cierre situadas tanto en el cefalón como en el pigidio de los trilobites, así como las distintas articulaciones presentes en el tórax necesarias para el enrollamiento. También se describen y discuten los distintos tipos de enrollamiento especialmente en los trilobites del Cámbrico medio español. Se muestran por primera vez ejemplares de *Agraulos longicephalus* y *Ctenocephalus antiquus* en posición enrollada, Por último se discute la influencia de este comportamiento en la evolución de los trilobites.

Palabras clave: España, Formación Murero, Artrópodos, Evolución, Caudalización, Segmentación, Cadenas Ibéricas.

ABSTRACT

The middle Cambrian trilobites found in the locality of Purujosa as well as other localities from the Iberian Chains such as Murero and Mesones (Zaragoza) show a large number of new enrolment devices as well as high variability of enrolment types ever describe in Cambrian times, they show that enrolment was a very spread behavior in Cambrian times. In this paper I carried out a revision of the coaptative structures or interlocking devices, which are in the cephalon and in the pigidia, as well as a revision of the articulating devices through the thorax needed for enrolment. The different enrolment types are described and discussed with special emphasis in Cambrian trilobites. For first time enrolled specimens of *Agraulos longicephalus* and *Ctenocephalus antiquus* are figured. I describe the different enrolled trilobites found in the locality of Purujosa such as *Solenopleuropsis*, *Pardailhania*, *Schopfaspis*?, *Agraulos*, *Ctenocephalus* and *Eccaparadoxides*. Finally I discuss the importance of such behavior for trilobite evolution.

Key words: Spain, Murero Formation, Arthropods, Evolution, Caudalization, Segmentation, Iberian Chains.

Introducción

El enrollamiento en los trilobites cámbricos ha captado el interés de los paleontólogos desde el siglo XIX, siendo Barrande (1852) uno de los primeros científicos en figurar a un trilobites en posición enrollada. Entre los hallazgos españoles, Prado *et al.* (1860, lámina 6, figura 9) presentaron uno de los primeros ejemplos figurados en la literatura científica. Posteriormente, a principios del siglo XX, Hernández Sampelayo (1935, lámina XVII) figuraría de nuevo un trilobites enrollado del Cámbrico español. Sin embargo, no se comenzó a dar una mayor importancia a este hecho hasta finales del siglo XX (Gil-Cid, 1985; Liñán & Gozalo, 1986). De igual manera, paleontólogos de otros países, como Palmer (1958) o Robison (1964), figuraban y estudiaban de manera superficial ejemplares enrollados. Los estudios de

[1] Nanjing Institute of Geology and Palaeontology, Chinese Academy of Sciences, No.39 East Beijing Road. Nanjing 210008, China. Email: jorgeves@unizar.es

Harrington (1959) y Bergström (1973) fueron los primeros que abordaron con más profundiad este comportamiento. Durante la década de los años 70 se intentó utilizar los distintos tipos de enrollamiento para llevar a cabo clasificaciones sistemáticas (Bergström, 1973, 1977; Fortey & Owens, 1979). Sin embargo no tuvieron éxito debido a la variabilidad morfológica de los trilobites, encontrándose géneros y especies con tipos de enrollamiento diferente. En décadas sucesivas se llevaron a cabo descripciones exhaustivas de las distintas estructuras coaptativas o de cierre y los diferentes tipos de articulaciones en varios grupos de trilobites, procedentes del Ordovícico y Devónico (Clarkson & Henry, 1973; Stitt, 1976; Hammann, 1985; Babcock & Speyer, 1987; Speyer, 1988; Chatterton & Cambell, 1993; Whittington, 1996). El número de trabajos publicados sobre los tipos de articulaciones y el enrollamiento de trilobites cámbricos (Stitt, 1983; Whittington, 1990) fue mucho menor, debido principalmente a la ausencia de un buen registro fósil que mostrara adecuadamente tanto los tipos de estructuras coaptativas y articulaciones como los tipos de enrollamiento. Teniendo en cuenta que los trilobites cámbricos poseían unas articulaciones muy primitivas y carecían casi por completo de estructuras de coaptación, y la ausencia de un buen registro fósil, los investigadores interpretaron que los trilobites cámbricos como *Paradoxides s.l.* no podrían enrollarse de manera hermética y, por tanto, su enrollamiento no sería muy eficaz al dejar huecos (Whittington, 1990). El descubrimiento de un nivel del Cámbrico medio en la localidad de Purujosa en la provincia de Zaragoza (Esteve *et al.*, 2011), con una de las mayores acumulaciones de trilobites enrollados a nivel mundial, demostró que las estructuras eran más complejas de lo que se había supuesto y que en el Cámbrico ya había trilobites que se enrollaban de manera hermética.

El objetivo de este trabajo es revisar los tipos de articulaciones, estructuras coaptativas y tipos de enrollamiento de los trilobites encontrados principalmente en la localidad de Purujosa y otras localidades de las Cadenas Ibéricas de la provincia de Zaragoza tales como Murero y Mesones, así como la descripción de nuevos trilobites enrollados en dichas localidades zaragozanas. También se presenta la terminología en castellano de todas las estructuras de enrollamiento, no sólo de trilobites cámbricos sino también post-cámbricos. Por último, se discute la importancia de estos hallazgos en la evolución de este grupo de artrópodos.

Marco Geológico y estratigráfico

Aunque se han encontrado trilobites enrollados en distintas localidades de las Cadenas Ibéricas, como Murero (ver Liñán & Gozalo, 1986, Esteve 2009), y del norte de España (Esteve, 2009; Esteve *et al.*, 2010), su presencia es casi testimonial. Todos los trilobites enrollados incluidos en este trabajo proceden de dos niveles de la localidad de Purujosa en el Parque Natural del Moncayo, al norte de las Cadenas Ibéricas (Fig. 1). Algunas estructuras han sido observadas en ejemplares no enrollados procedentes de niveles de la misma edad que los de Purujosa, y de otras localidades de las Cadenas Ibéricas, como Murero o Mesones.

En la localidad de Purujosa se han encontrado más de 10 niveles con trilobites enrollados en la Formación Murero (Liñán *et al.*, 1992). Esta formación tiene una edad de Caesaraugustiense inferior a Languedocience inferior en la escala regional lo que equivale a la Serie 3 del Cámbrico, techo del piso 5 y base del piso Drumiense en la escala global (ver Gozalo *et al.*, 2011).Sin embargo, sólo en dos niveles los trilobites enrollados representan un porcentaje significativo. El primer nivel se encuentra en la parte baja de la sección Pur3, en la base de la biozona de *Solenopleuropsis riberoi* en el nivel 4B (Fig. 1C) y contiene un alto porcentaje de ejemplares articulados (36% N=125). Se trata en su mayoría de *Agraulos longicephalus* (Hicks, 1872), aunque también se han hallado ejemplares de *Ctenocephalus antiquus* Thoral, 1946, *Pardailhania sdzuyi* Liñán & Gozalo, 1986, *Eccaparadoxides rouvillei* (Miquel, 1905), *E. sequeirosi* Liñán & Gozalo, 1986 y el agnóstido *Peronopsis acadica* (Hartt in Dawson, 1868).

El segundo nivel, denominado *Purujosa trilobite assemblage* (PTA) (Esteve *et al.*, 2011), se encuentra en el techo de la Formación Murero en la misma sección que el nivel anterior, con un característico color rojo. Esta asociación está en la biozona de *Solenopleuropsis thorali* (Fig. 1C) que marca el comienzo del Languedociense. Junto a *Solenopleuropsis thorali* Sdzuy, 1958 se han encontrado los trilobites *S. marginata* Sdzuy, 1958, *Conocoryphe heberti* Munier-Chalmas & Bergeron in Bergeron, 1889, *Schopfaspis*? *graciai* Esteve *et al.*, 2012 y *Eccaparadoxides pradoanus* (Verneuil & Barrande in Prado et. al., 1860) junto con distintos agnóstidos como *Peronopsis ferox* (Tullberg, 1880), *P. acadica* y *Megagnostus* sp. Cabe destacar la inusual diversidad de equinoder-

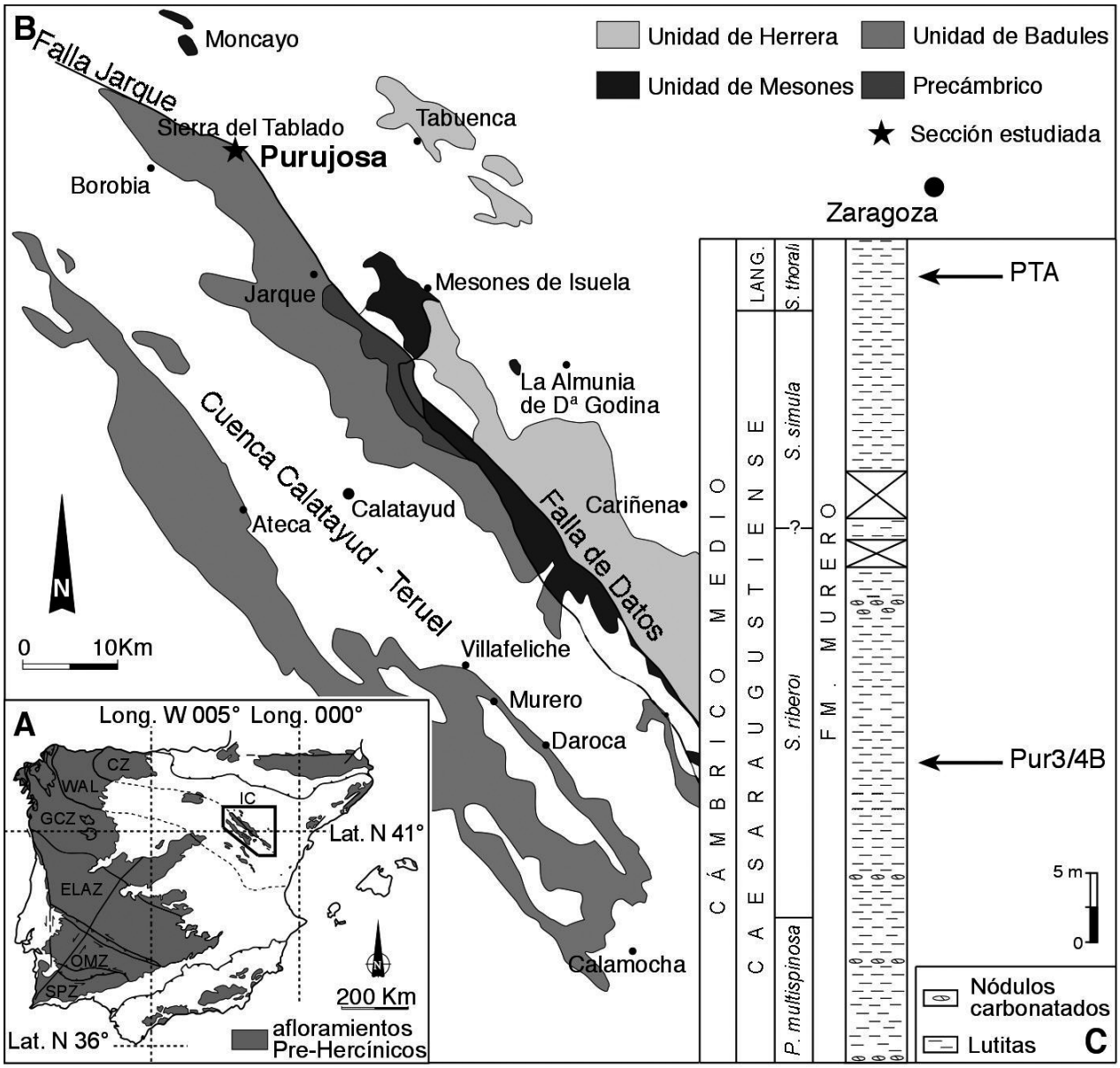

Fig. 1.—A. Mapa de la Península Ibérica con la situación de las Cadenas Ibéricas. B. Mapa geológico de las Cadenas Ibéricas donde se muestran las principales unidades y la localidad de Purujosa. C. Columna estratigráfica de la sección Pur3 con la posición estratigráfica de los niveles con mayor porcentaje de trilobites enrollados y de donde proceden la mayoría de los ejemplares de este trabajo. (Tomado de Liñán *et al.*, 2008 y Zamora *et al.*, 2011)

mos articulados que presenta este nivel (ver Zamora, 2010; Zamora & Smith, 2010, 2012). En este caso, la muestra de estudio está formada por algo más de 1000 ejemplares, de los que el 55,5% están articulados. En este porcentaje se incluye un 44% de trilobites enrollados (para más detalles sobre la geología y paleontología de este nivel ver Esteve *et al.*, 2010, 2012; Esteve, in press; Zamora *et al.*, 2011).

Ambos niveles tienen un espesor menor de un metro de lutitas con un bajo grado de bioturbación (índice de icnofábrica= 1-2 *sensu* Droser & Bottjer, 1986). Tanto los datos tafonómicos como litológicos sugieren que toda la comunidad bentónica presente fue enterrada repentinamente, lo que permitió la conservación de un alto número de ejemplares articulados y enrollados.

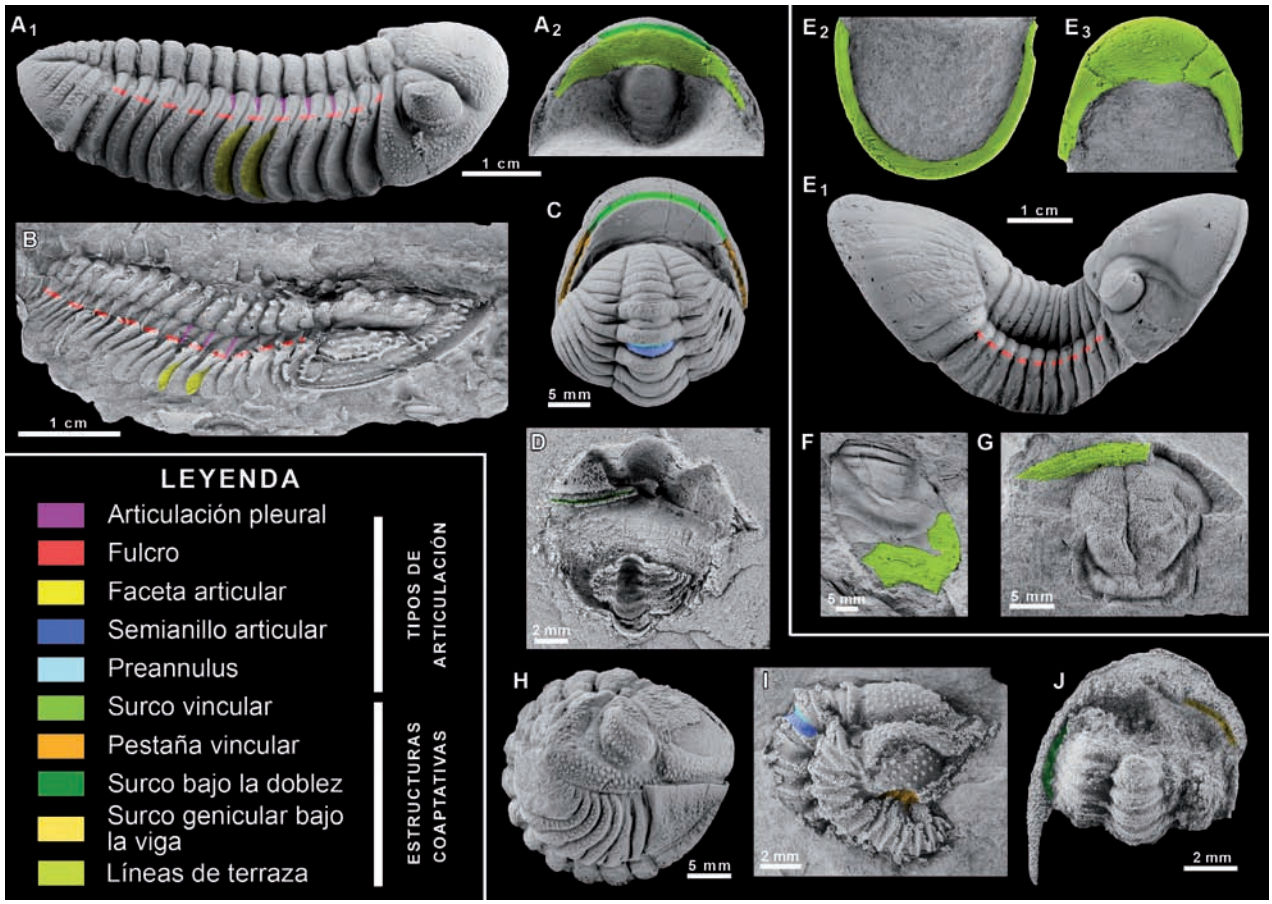

Fig. 2.—Tipos de articulación y de estructuras coaptativas estudiadas en trilobites post-cámbricos y su comparación con trilobites cámbricos incluidos en este trabajo. A. Ejemplar estirado de Phacops (Chotecops) zizensis Alberti, 1983 (MPZ 2012/834). B. Ejemplar estirado de Pardailhania multispinosa (MPZ 2008/170) . C. Ejemplar semi-enrollado de Phacops (Chotecops) zizensis (MPZ 2013/49). D. Ejemplar flexionado de Solenopleuropsis sp. (MPZ 2008/119) E. Ejemplar flexionado de Paralejurus spatuliformis Schraut & Feist, 2004 (MPZ 2013/48=. F. Pigidio de Eccaparadoxides pradoanus (Verneuil & Barrande in Prado *et. al.*, 1860) (MPZ 2012/757). G. Placa rostral e hipostoma de Eccaparadoxides pradoanus (Verneuil & Barrande in Prado *et. al.*, 1860) (MPZ 2012/756). H. Ejemplar enrollado de Phacops (Chotecops) zizensis (MPZ 20013/50). I. Ejemplar enrollado de Solenopleuropsis sp. (MPZ 2008/121) J. Ejemplar enrollado de Schopfaspis? graciai Esteve *et al.*, 2012 (MPZ 2009/349).

Tipos de articulaciones

Una de las características más importantes para el enrollamiento es el tipo de articulaciones. Los trilobites que se estudian en este trabajo poseían unas articulaciones muy poco desarrolladas, como ya describieron Öpik (1970, 1975) ó Whittington (1990) para otros trilobites cámbricos. Este hecho hacía pensar que su enrollamiento no sería muy eficaz al no ser completamente hermético. Las articulaciones permitían a los trilobites la realización distintos actos cotidianos como desplazarse, mudar, excavar o enrollarse. A pesar de su gran importancia, algunos trilobites carecían por completo de ellas, como *Schmaleensia* Moberg, 1903, con todos sus escleritos fusionados (Peng *et al.*, 2004). Sin embargo, este tipo de casos son raros y aislados. Por tanto, en trilobites más basales, las articulaciones debían estar suficientemente bien integradas como para flexionar el cuerpo para las actividades de su vida diaria. El enrollamiento quizá represente la culminación en cuanto al desarrollo e integración de las articulaciones en los trilobites. Por eso este comportamiento nos ofrece la mejor fuente de datos sobre la morfología funcional de estos animales. Parece probable que la mayoría de los trilobites tuvieron la capacidad de enrollarse, aunque existen también pérdidas secundarias de esta capacidad, como por ejemplo en el remopleurídido *Hypodicranotus* Whittington, 1952, dado el crecimiento des-

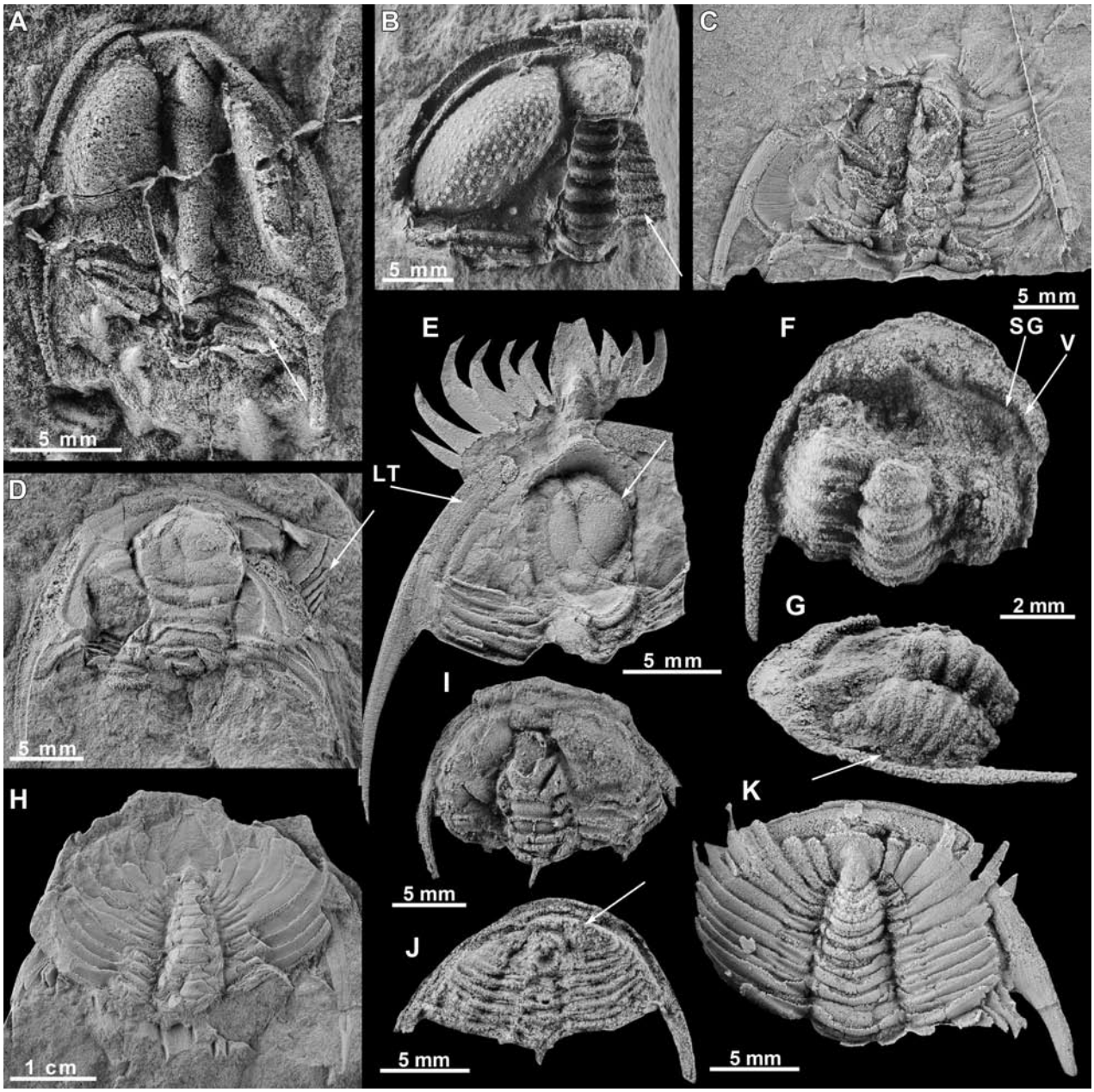

Fig. 3.—A-B Ctenocephalus antiquus Thoral, 1946 enrollado. A. Ejemplar enrollado, la flecha muestra la flexión de los primeros segmentos, procedente de la localidad de Murero RV1/14 (MPZ 2011/182). B. Ejemplar enrollado con el cefalón roto, la flecha señala la cara interna de los segmentos torácicos donde se puede ver la articulación pleural bien desarrollada Pur3/4B (MPZ 2011/183). C-E, H, K. Ejemplares enrollados de Eccaparadoxides pradoanus (Verneuil & Barrande in Prado et. al., 1860), Pur3/10. C Ejemplar en vista dorsal con el cefalón roto mostrando la cara interna de los segmentos (MPZ 2011/182) Pur3/10. D. Ejemplar en vista dorsal, la flecha señala la parte derecha del cefalón que está hundida permitiendo ver las puntas pleurales (MPZ 2011/758) Pur3/10. E. Ejemplar en vista ventral, los segmentos se han levantado permitiendo ver el hipostoma que está señalado con la flecha (MPZ 2011/759) Pur3/10, además se observa la doblez del cefalón con la líneas de terraza (LT) que engancharían en la líneas de terraza de las espinas pleurales. H. Molde interno de un ejemplar completamente enrollado en vista ventral (MPZ 2011/760) Pur3/10. K. Molde de látex de un ejemplar completamente enrollado en vista ventral (MPZ 2011/750) Pur3/10. F, G. Schopfaspis? graciai Esteve et al 2012 (MPZ 2009/350) Pur3/10. G Vista ventral donde se puede observar el surco genicular (SG), bajo una estructura denominada viga (V) que da firmeza y soporta la parte anterior del cefalón. I, J. Conocoryphe heberti Munier-Chalmas & Bergeron in Bergeron, 1889 enrollados Pur3/10. I. Molde de látex en vista dorsal, obsérvese la articulación pleural bien desarrollada de los primeros segmentos (MPZ 2012/1196) Pur3/10 . J. Molde de látex en vista ventral, la flecha señala el pigidio que descansa apoyado en el borde de cranidio típico del enrollamiento esferoidal (MPZ 2012/1197) Pur3/10

proporcionado del hipostoma que llegaba a ocupar toda la cara ventral del animal y le impedía flexionar los segmentos (ver Whittington, 1952).

La Figura 2 muestra, a modo de resumen, los distintos tipos de articulaciones más importantes para el enrollamiento en ejemplares cámbricos y post-cámbricos. Las articulaciones que sirven para el enrollamiento fueron ampliamente descritas por Whittington (1990) y básicamente son cinco tipos (Tabla 1):

Articulación pleural

Se encuentra en el filo anterior de la porción interna de la pleura que encaja por debajo del filo posterior de la pleura anterior (Figura 2A1, B). Aunque todos los trilobites desde el Cámbrico presentan este tipo de articulación, su desarrollo varía entre géneros. Entre los pticopáridos, los conocorífidos tienen muy bien desarrollada esta articulación (Fig. 3A, B, I, J), igual que los géneros *Solenopleuropsis* Thoral 1947 o *Pardailhania* Thoral 1947 (Figs 2B, 4F). Sin embargo, algunos redlíchiididos tienen una articulación pleural pco desarrollada como ya destacaron Öpik (1970) y Whittington (1990). *Eccaparadoxides*, género muy común en el Cámbrico medio español, posee una articulación pleural poco desarrollada en la parte anterior del tórax y casi inexistente en la parte posterior (Fig 3E, H, K).

Proceso axial

Se trata de un cóndilo en el margen anterior del surco axial que encaja en un hueco del margen posterior de la pleura anterior. Es una estructura que poseen todos los trilobites desde el Cámbrico inferior. Su desarrollo está muy ligado al enrollamiento ya que, dependiendo de la morfología, los segmentos pueden rotar más o menos (Bergström, 1973). Esteve (2009) y Esteve *et al.* (2010) describen esta estructura para los conocorífidos y solenopleuropsínidos, encontrándose bien desarrollada en ambos casos. Sin embargo, en los redlichidos como *Eccaparadoxides* está muy poco desarrollada.

Fulcro

Cada pleura se divide en una parte interna horizontal y una externa inclinada (Fig. 4B). El punto que divide cada parte, donde las pleuras rotan unas respecto a las otras, se denomina fulcro (Figura 2A1, B, E1). Esta estructura ha sido ampliamente descrita y muchas formas del Cámbrico inferior carecen de ella (ver Öpik, 1975; Whittington, 1990). Todos los pticopáridos descritos en este trabajo poseen un fulcro bien desarrollado (Figs. 3, 4, 5). Es interesante observar dicha estructura en *Agraulos longicephalus*. En este caso, al contrario que otros ptychopariidos como los solenopleuropsinidos, el fulcro se encuentra en una posición más axial (Fig. 5). Dentro de los paradoxididos podemos encontrar géneros con fulcro y otros sin fulcro. Öpik (1975, p. 23) citó paradoxididos con fulcro en la parte anterior y sin fulcro en la posterior, aunque nunca los figuró. *Eccaparadoxides pradoanus* (Fig. 3D, E, H, K) es la primera especie figurada con dicha característica y posee un fulcro poco desarrollado en la parte anterior y ausente en la parte posterior (Esteve *et al.*, 2013).

Semi-anillo articular

Se trata de una extensión del anillo axial bajo la doblez del anillo axial del segmento anterior o bien bajo el anillo occipital (Figura 2C, I). Los trilobites más basales poseían unos anillos axiales más cortos, lo que les impedía una flexión amplia entre segmentos (Whittington, 1989). La función de esta estructura es la protección de los órganos internos durante la extensión del exoesqueleto, además de permitir una mayor o menor flexión dependiendo de su longitud. Los anillos axiales de los trilobites aquí estudiados son al menos la mitad de la longitud del anillo axial, bastante más largos que en trilobites del Cámbrico inferior (ej. *Olenellus thompsoni*, ver Whittington, 1989).

Preannulus

No se trata de una articulación en sí, sino más bien de una prolongación del semi-anillo articular que se encuentra en algunos grupos de trilobites (Figura 2C, I). Esteve *et al.* (2010, p. 482) describen ampliamente esta estructura en los solenopleuropsínidos. En este trabajo se han figurado ejemplares nuevos que muestran más claramente dicha estructura (Fig. 4B). Su función principal era aumentar la extensión del semi-anillo articular, facilitando una mayor flexión del cuerpo, sobre todo de la parte anterior, y consiguiendo así un

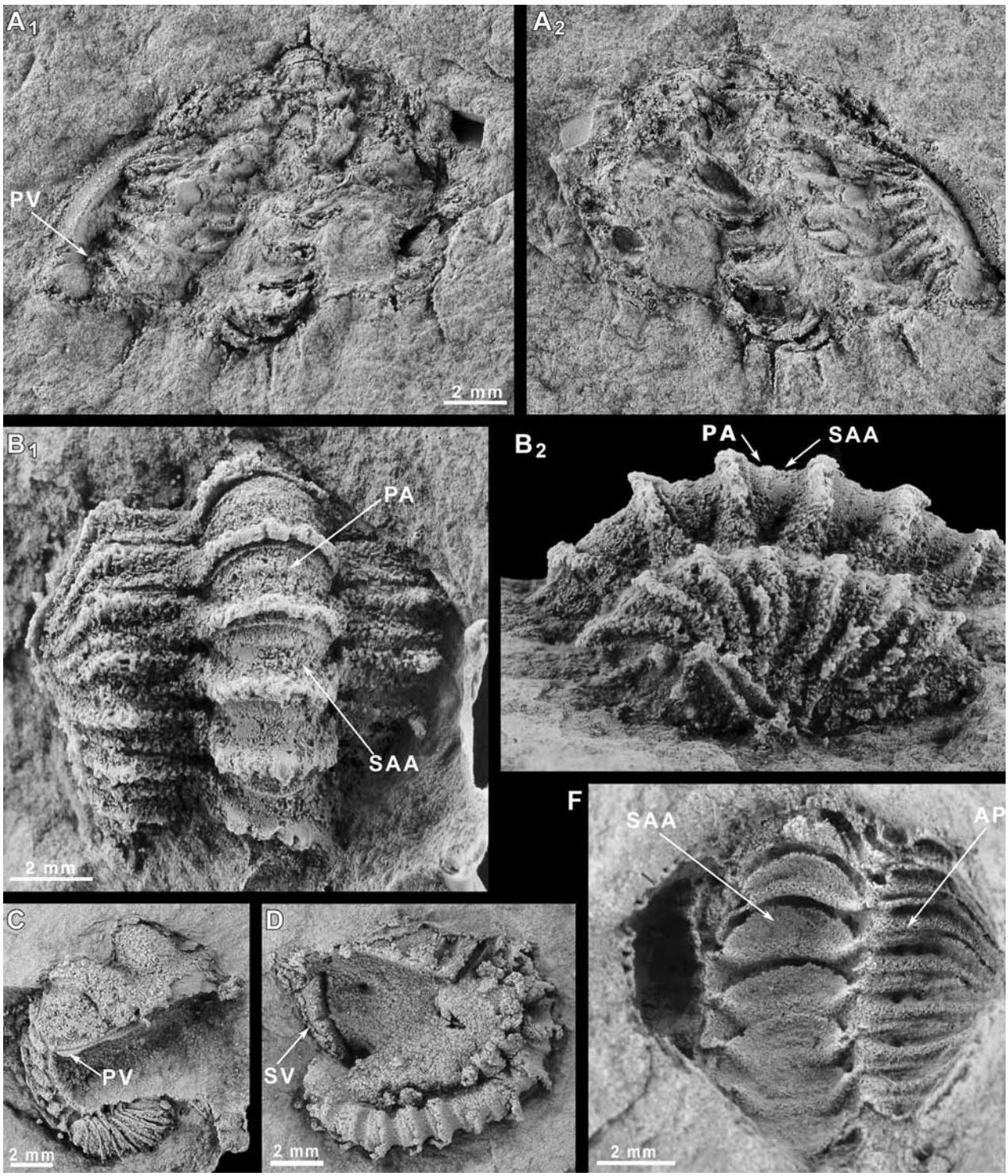

Fig. 4.—Tipos de articulaciones y estructuras coaptativas en solenopleuropsínidos procedentes de la localidad de Purujosa. A. Ejemplar enrollado de Pardailhania sp. (MPZ 2011/179) el ejemplar A1 muestra como las puntas pleurales encajan en la pestaña vincular (PV), Pur3/4B. B. Ejemplar enrollado de Pardailhania cf. hispida (Thoral, 1935) (MPZ 2011/180) mostrando el semi-anillo articular (SAA) y el preannulus (PA) en vista dorsal (B1) y lateral (B2), obsérvese en la región pleural la parte horizontal próxima al raquis de la inclinada Pur3/4B. C. Ejemplar semi-enrollado de Solenopleuropsis sp. (MPZ 2008⁄477) mostrando en vista lateral la pestaña vincular (PV) Pur3/10. D. Ejemplar semi-enrollado de Solenopleuropsis sp. mostrando el surco vincular (SV) (MPZ 2008⁄478). F. Ejemplar enrollado de Solenopleuropsis sp. mostrando el semi-anillo articular (SAA) y la articulación pleural (AP) (MPZ 2008⁄120) Puru3/10..

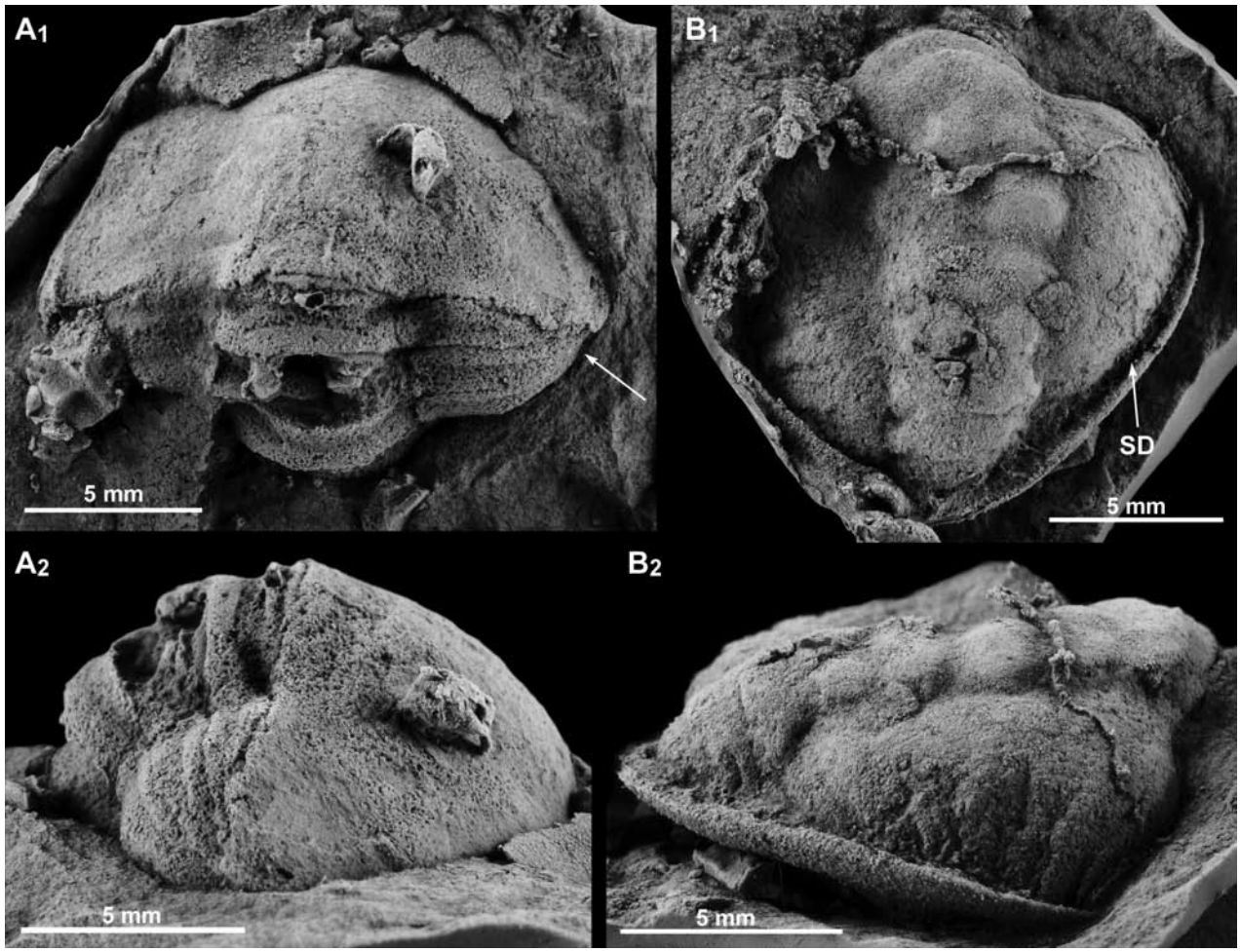

Fig. 5.—Ejemplar de Agraulos longicephalus (Hicks, 1872) enrollado procedente de la sección Pur6/3 correspondiente al mismo nivel Pur3/10, (MPZ 2011/181). A1 Vista dorsal, la flecha señala el fulcro, observar como las puntas pleurales encajan bajo la pestaña vincular. A1 Vista lateral. B1 Vista ventral mostrando las puntas pleurales encajadas en el surco de la doblez (SD), el pigidio esta debajo del cefalón lo que corresponde a un tipo de enrollamiento espiral. B2 Vista lateral, observar como las puntas pleurales están encajadas en la doblez del cefalón

enrollamiento encapsulado de tipo esferoidal. Sólo *Solenopleuropsis* y *Pardailhania* poseen esta estructura en el Cámbrico medio.

Faceta articular

Se trata de la parte más externa de las pleuras, siendo la zona de solape entre pleuras cuando éstas rotan durante el enrollamiento (Figura 2A1, B). Tiene gran importancia, ya que, sin dicho solape, no se conseguiría cerrar el cuerpo de manera hermética. Muchos trilobites cámbricos carecen de este tipo de articulación (Whittington, 1989). Sin embargo aquí se presentan algunos ejemplos de facetas articulares bien desarrolladas cómo en los trilobites *Solenopleuropsis*, *Pardailhania*, *Conocoryphe*, *Parabailella* y *Agraulos* (Fig. 6). En el caso de *Eccaparadoxides* esta faceta articular está muy poco desarrollada. Esteve *et al.* (2013) discuten el funcionamiento de las líneas de terrazas en las facetas articulares de *Eccaparadoxides pradoanus* que formarían una faceta similar a la petaloidal de otros trilobites postcámbricos como asáfidos o damanítidos y servirían no solo para solapar las pleuras, sino también para reducir la fricción entre pleuras durante el enrollamiento. Además Fortey (1986) sugiere que servirían para dejar un espacio suficiente entre pleuras para que circule el agua y poder respirar cuando el trilobites se encuentra totalmente enrollado.

Tabla 1.—**Terminología empleada en el trabajo en castellano y su equivalente en inglés**

CASTELLANO	INGLÉS
Articulaciones	**Articulations**
Articulación pleural	Articulated pleura
Proceso axial	Ball and socket
Fulcro	Fulcrum / Fulcra
Semi-anillo articular	Half ring articulating
Preannulus	Preannulus
Faceta articular	Articulated facet
Estructuras coaptivas	**Coaptive devices**
Cefalón	*Cephalon*
Surco bajo la doblez del cefalón	Furrow under the doublure
Surco vincular en la doblez subcranidial sensu Delo, 1935)	Vincular furrow on the doublure
Surco genicular bajo la viga	Genicular furrow under the girder
Surco en el margen anterior del hipostoma	Furrow on the anterior margin of hypostome
Muescas vinculares	Vincular notches
Estructure granulosa en el borde y/o la doblez	Granulose structure in the border and/or on doublure
Líneas de terraza	Terraces lines
Arco anterior bajo el area frontal	Anterior arch below frontal area
Pigidio	*Pygidium*
Surco vincular ventral	Ventral vincular furrow
Surco vincular dorsal	Dorsal vincular furrow
Pestaña submarginal	Submarginal flange
Garfio vincular	Vincular hook on the posterior part
Muescas vinculares	Vincular notches
Protuberancias o granulaciones en la cara ventral y/o dorsal	Knobs or granulose on dorsal surface structure and/or on doublure
Líneas de terraza	Terraces lines
Arqueamiento sagital en el raquis	Sagittal arching of the pigidial axis

Estructuras coaptativas o de cierre

Además de las articulaciones para el enrollamiento, los trilobites también desarrollaron gran variedad de estructuras para poder cerrar el cuerpo de manera hermética. Este tipo de estructuras, denominadas "estructuras coaptativas" o "de cierre", eran conocidas desde el siglo XIX (Barrande, 1852), pero fue Cuénot (1919) quien primero acuñó el término "coaptativo" y las estudió en profundidad.

Los trilobites polímeros enrollados del Cámbrico se consideraban meramente anecdóticos en el registro fósil y sus estructuras coaptativas eran conocidas sólo en unos pocos casos, (Palmer, 1958; Robison, 1964). Estos trilobites poseían unas estructuras de coaptación primitivas que les permitían cerrar el cuerpo únicamente mediante un enrollamiento de tipo esferoidal o espiral y, generalmente, no de forma encapsulada. Sin embargo Esteve *et al.* (2010, 2011) mostraron que los trilobites cámbricos poseían en muchos casos estructuras similares a las encontradas en trilobites post-Cámbricos (Fig. 2).

Las estructuras coaptativas se pueden encontrar tanto en el cefalón como en el pigidio. A continuación se enumeran y definen en español las 16 estructuras de mayor importancia, discutiendo brevemente cada una de ellas (Tabla 1).

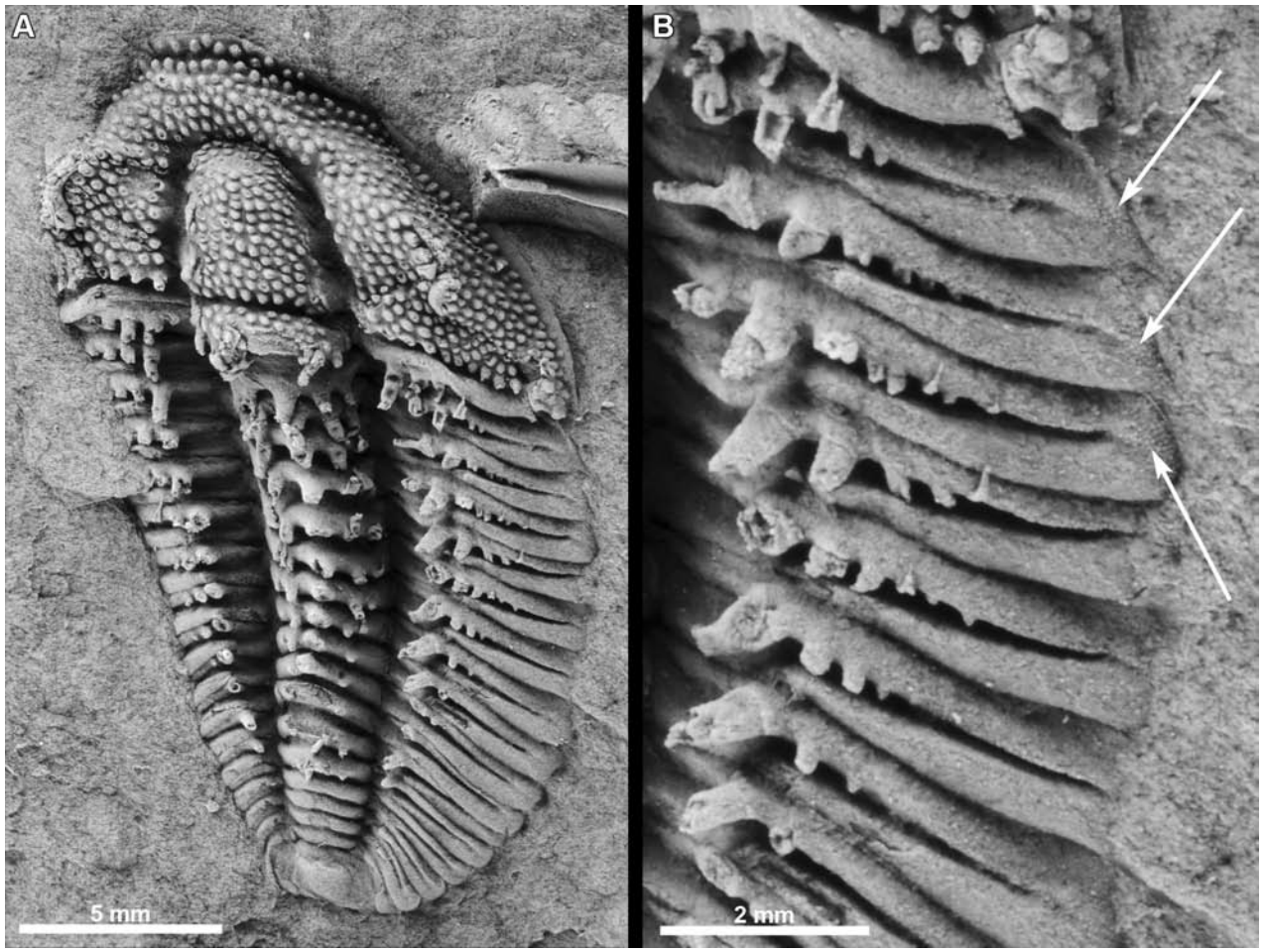

Fig. 6.—A. Solenopleuropsis vizcainoi Álvaro 1996 (MPZ 2011/153), ejemplar procedente de la localidad de Mesones, sección M5. B. Detalle de las primeras puntas pleurales, las flechas señalan una granulación fina

Cefalón

Surco bajo la doblez del cefalón. Se trata de un carácter plesiomórfico en trilobites. La mayoría de los trilobites cámbricos así como algunos grupos post-Cámbricos enganchaban el pigidio y las puntas pleurales de los últimos segmentos torácicos en este surco, obteniendo una configuración espiral. En la figura 5 podemos observar un ejemplar de *Agraulos longicephalus* procedente del nivel Pur3/4B en la localidad Purujosa con el surco bajo la doblez del cefalón, donde encajan las puntas pleurales.

Surco genicular. Se trata de un surco bajo una estructura denominada viga que recorre la parte anterior del cefalón típico en hárpidos y trinucleidos del Ordovícico, pero también en algunos trilobites cámbricos como en *Schopfaspis*? *graciai* (Esteve *et al.*, 2012).

Surco vincular. El surco vincular es un canal en la doblez que recorre el margen anterior del cefalón (Fig. 2A2, C, D). Se trata de una estructura donde encaja el pigidio dando un tipo de enrollamiento esferoidal (Speyer, 1988; Esteve *et al.* 2010). Esta estructura es típica de facópidos (Fig. 2A, C) aunque también se ha encontrado en los solenopleuropsínidos (Figs. 2D, 4D).

Surco en el margen anterior del hipostoma. Se trata de un surco análogo al surco vincular donde enganchaban el pigidio algunos géneros de trilobites ordovícicos (Hammann, 1985). Hasta el momento no se ha encontrado esta estructura en ningún trilobites del Cámbrico.

Muescas vinculares. Son unas estructuras ventrales en la parte posterior del cefalón (Fig. 2C, I), servían para fijar de manera más eficaz las puntas pleurales. Se trata de una estructura típica de facópidos (Speyer, 1988) que también ha sido descrita en solenopleuropsínidos. Nuevos ejemplares muestran como dicha estructura era más ancha en la parte donde más porción del borde de la pleura encajaba (Fig. 4C).

Granulación en el borde y/o la doblez. La granulación del cefalón sirve para aumentar la fricción al ponerse en contacto con el pigidio, a modo de "papel de lija" (ver Clarkson & Henry, 1973). Esta estructura no ha

sido observada en los solenopleuropsinidos hasta el momento. Sin embargo, *Solenopleuropsis vizcainoi* Álvaro, 1996 muestra una fina granulación en las puntas pleurales (Fig. 6), que desempeñaría una función similar, añadiendo fricción entre dos supeficies (ver discusión de las líneas de terraza). Otros solenopleuropsínidos, conservados en calizas del Cámbrico medio de Skåne en Suecia, sí muestran dichas granulaciones en el borde anterior (datos sin pulicar). Por este motivo, y puesto que sí han sido observadas en las puntas pleurales, podría pensarse que dicha granulación también podría encontrarse tanto en *Solenopleuropsis* como en *Pardailhania*.

Líneas de terraza en la cara ventral y/o en el interior del surco vincular. Las líneas de terraza son estructuras cuticulares ampliamente estudiadas (ver Fortey, 1985; Seilacher, 1985) (Figura 2A2, E, F, G). Esteve et al (2013) discuten la utilidad de estas estructuras en trilobites cámbricos, concretamente en *Eccaparadoxides pradoanus*. Se ha propuesto que su finalidad sería enganchar el cefalón y las puntas pleurales aumentando la fricción y mejorando así el cierre del cuerpo (Fig. 3E). Este hecho ya había sido discutido para trilobites más derivados (ver Fortey, 1986). Dichas terrazas también han sido observadas en *Agraulos* del norte de España (datos sin publicar), así como en agraulidos de otras regiones, como Suecia o el Norte de China. Sin embargo, debido a la mala conservación no se ha podido encontrar en los ejemplares del Cámbrico medio de las Cadenas Ibéricas. Por otra parte, estudios sobre la morfología funcional de dichas líneas de terrazas que se están realizando actualmente, señalan que posiblemente su función no esté relacionada con el enrollamiento.

Arco anterior. Se trata de una curvatura en la parte anterior del cefalón donde encajaría la parte posterior del tronco, muy típica en trilobites post-Cámbricos (ver Rábano 1989, lámina 19, figuras 2, 4). Esta característica ha sido hallada en trilobites cámbricos de las Cadenas Ibéricas recientemente (Álvaro *et al.*, 2013), pero ya había sido anteriormente descrita en otros taxones del Cámbrico superior de EE.UU. (ver Stitt, 1983). Del mismo modo que las características anteriores, el estado de conservación es determinante para el estudio de esta estructura y muchas veces los trilobites de las Cadenas Ibéricas tienen una conservación muy pobre.

Pigidio

Surco vincular ventral. Se trata de un canal que recorre la parte posterior en la doblez del pigidio y donde encaja el borde anterior del cefalón (Clarkson & Henry, 1973; Hammann, 1985). Hasta el momento este surco no se ha encontrado en ningún trilobites del cámbrico.

Surco vincular dorsal. Es un canal que recorre la parte posterior en la cara dorsal del pigidio y donde encaja el borde anterior del cefalón, exclusivo del enrollamiento invertido en trilobites post-Cámbricos, como facópidos y, mayoritariamente, proétidos (Bergström, 1973).

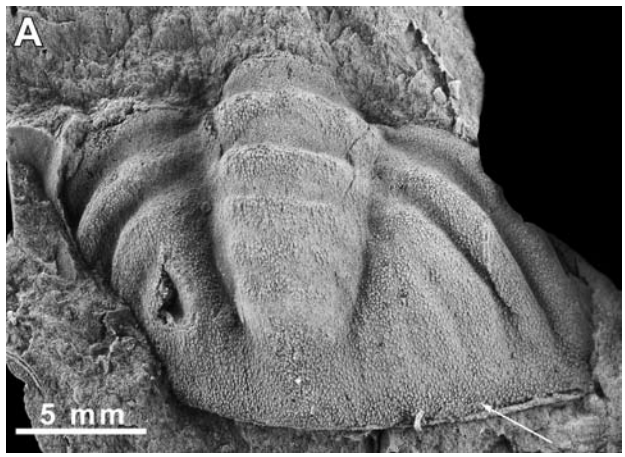

Fig. 7.—Bailiella levyi Munier-Chalmas & Bergeron in Bergeron, 1889. ejemplar procedente de la localidad de Murero, RV1/22. (MPZ 2011/ 174). Observar la granulación fina que en contacto con la doblez del cefalón aumentaría la fricción, consiguiendo así un enrollamiento eficaz

Pestaña submarginal. Corresponde a una zona de anclaje en la doblez del pigidio que poseen algunos dalmanitínidos del Devónico (Speyer, 1988).

Garfio vincular. Se trata de una zona de enganche en la parte anterior de la doblez del pigidio que engancha en la pestaña vincular del cefalón, muy típica en asáfidos (Harrington, 1959).

Muescas vinculares. Son unas estructuras ventrales en el interior de los surcos vinculares del pigidio que servían para fijar de manera más eficaz las puntas pleurales (Bergström, 1973).

Protuberancias o granulaciones en la cara ventral y/o dorsal. Tienen la misma función que las granulaciones presentes en el cefalón, aumentar la fricción al juntarse con las del cefalón a modo de papel de lija (Clarkson & Henry, 1973). Estas protuberancias no han sido descritas para trilobites cámbricos. Sin embargo, recientemente se han podido encontrar en ejemplares de *Bailella* (Fig. 7). Ejemplares de solenopleuropsinidos del Cámbrico escandinavo también presentan dichas granulaciones. De nuevo puede tratarse de un problema de conservación de los ejemplares. Parece probable que tanto *Solenopleuropsis* como *Pardailhania* poseyeran dicha granulación, dado su parentesco con los trilobites escandinavos. A pesar de esto no existe ninguna evidencia hasta el momento.

Líneas de terraza en la cara ventral y/o dorsal. Esas estructuras tendrían la misma función que las del cefalón.

Arqueamiento sagital en el raquis del pigidio. Se trata de una curvatura en la parte posterior del pigidio que facilita que el cefalón encaje bajo el pigidio. Es una estructura típica de trilobites post-cámbricos, sobre todo proétidos (ver Lerosey-Aubril & Angioloni, 2009).

Tabla 2.—**Clasificaciones de tipos y subtipos de enrollamiento y sus equivalencias.**

<table>
<tr><th colspan="2">Harrington 1959</th><th colspan="2">Bergström 1973</th><th>Chatterton & Campbell 1993</th><th colspan="2">Este trabajo</th></tr>
<tr><td colspan="2"></td><td colspan="2">Incomplete</td><td rowspan="2">Incomplete</td><td colspan="2">Incompleto</td></tr>
<tr><td rowspan="4">Spheroidal</td><td>Phillipsinellid</td><td rowspan="3">Sphaeroidal</td><td>Cylindrical</td><td rowspan="4">Spheroidal</td><td rowspan="4">Esferoidal</td><td>Cilíndrico</td></tr>
<tr><td>Phacopid</td><td>Inverted</td><td>Invertido</td></tr>
<tr><td>Asaphid</td><td>Asaphus</td><td>Esferoidal</td></tr>
<tr><td>Pseudomegalaspid</td><td rowspan="5">Spiral</td><td rowspan="2">Unrolled Spiral</td><td rowspan="2">Pseudoesferoidal</td></tr>
<tr><td colspan="2" rowspan="2">Double</td><td>Double</td></tr>
<tr><td>Spiral</td><td>Spiral</td><td rowspan="3">Espiral</td><td>Espiral</td></tr>
<tr><td rowspan="3">Discoidal</td><td>Hapalopleurid</td><td rowspan="3">Basket and lid</td><td rowspan="3">Discoidal</td><td rowspan="3">Discoidal</td></tr>
<tr><td>Harpid</td></tr>
<tr><td>Cryptolithid</td></tr>
</table>

Tipos de enrollamiento

En los numerosos trabajos que se han publicado sobre el enrollamiento de trilobites se han elaborado distintas clasificaciones de este fenómeno atendiendo a diferentes características. La clasificación más simple sería aquella que diferencia entre "enrollamientos incompletos" y "completos" (Bergström, 1973). El enrollamiento incompleto también fue usado por Chatterton & Campell (1993) como un tipo de enrollamineto más, incluyeron dentro de este tipo el subtipo cilíndrico de Bergström (1973). A su vez, dentro de los completos encontramos tres clasificaciones distintas llevadas a cabo por Harrington (1959), Bergström (1973) y Chatterton & Campell (1993). A pesar de que utilizan una terminología similar, la primera de ellas se basa en aspectos morfológicos del tórax y su disposición durante el enrollamiento, mientras que Bergström (1973) considera la posición del pigidio con respecto al cefalón. Ambas clasificaciones distinguen diferentes subtipos dependiendo de aspectos específicos (ver discusión abajo). Más recientemente, Chatterton & Campbell (1993) actualizaron la terminología usada en el enrollamiento de trilobites, englobando ambas clasificaciones y separando cada subtipo de enrollamiento en un tipo (Tabla 2). Esto no impide que autores actuales prefieran seguir una de las clasificaciones anteriores.

A continuación se enumeran y discuten los dos tipos de enrollamiento principales y sus subtipos (Tabla 2).

i) Esferoidal [*Spheroidal sensu* Harrington (1958). *Sphaeroidal sensu* Bergström (1973)]: El borde del pigidio y las puntas pleurales descansan en el borde del escudo cefálico, cada segmento rota de manera proporcional formando una esfera. En ocasiones pueden encajar en surcos o pequeñas depresiones que forman parte de las estructuras coaptativas. Se trata de un tipo de enrollamiento muy típico de trilobites post-cámbricos (Fig. 2H). Sin embargo, también se ha encontrado en trilobites cámbricos como *Conocoryphe*, *Pardailhania* y *Solenopleuropsis* (Figs. 3, 4). Sin embargo para Bergström (1973) dado que en estos trilobites el pigidio esta en ocasiones parcialmente visible por debajo del cefalón, denomino a este tipo de enrollamiento esferoidal como *unrolled spiral enrollment* dentro del enrollamiento espiral. Esteve *et al*. (2010) también se refirieron a este tipo de enrollamiento como *pseudo-sphaeroidal*, dado que el pigidio ocupa una posición más interna bajo el cefalón. Dentro del enrollamiento esferoidal Harrington (1959) incluyo los subtipos Phillipsinellid, Phacopid, Asaphid y Pseudomegalaspid, que corresponde con cada grupo de trilobites. Mientras, Bergström (1973) dividió tu tipo esferoidal en cilíndrico (*cylindrical*), *Asaphus* e invertido (*inverted*) . En el subtipo cilíndrico, el cefalón y el pigidio quedan enfrentados, pero cuando el enrollamiento está completo las espinas pleurales no cierran lateralmente el cuerpo del trilobites y es típico de olenélidos del Cámbrico inferior (ver Whittington, 1989). El tipo Asaphus corres-

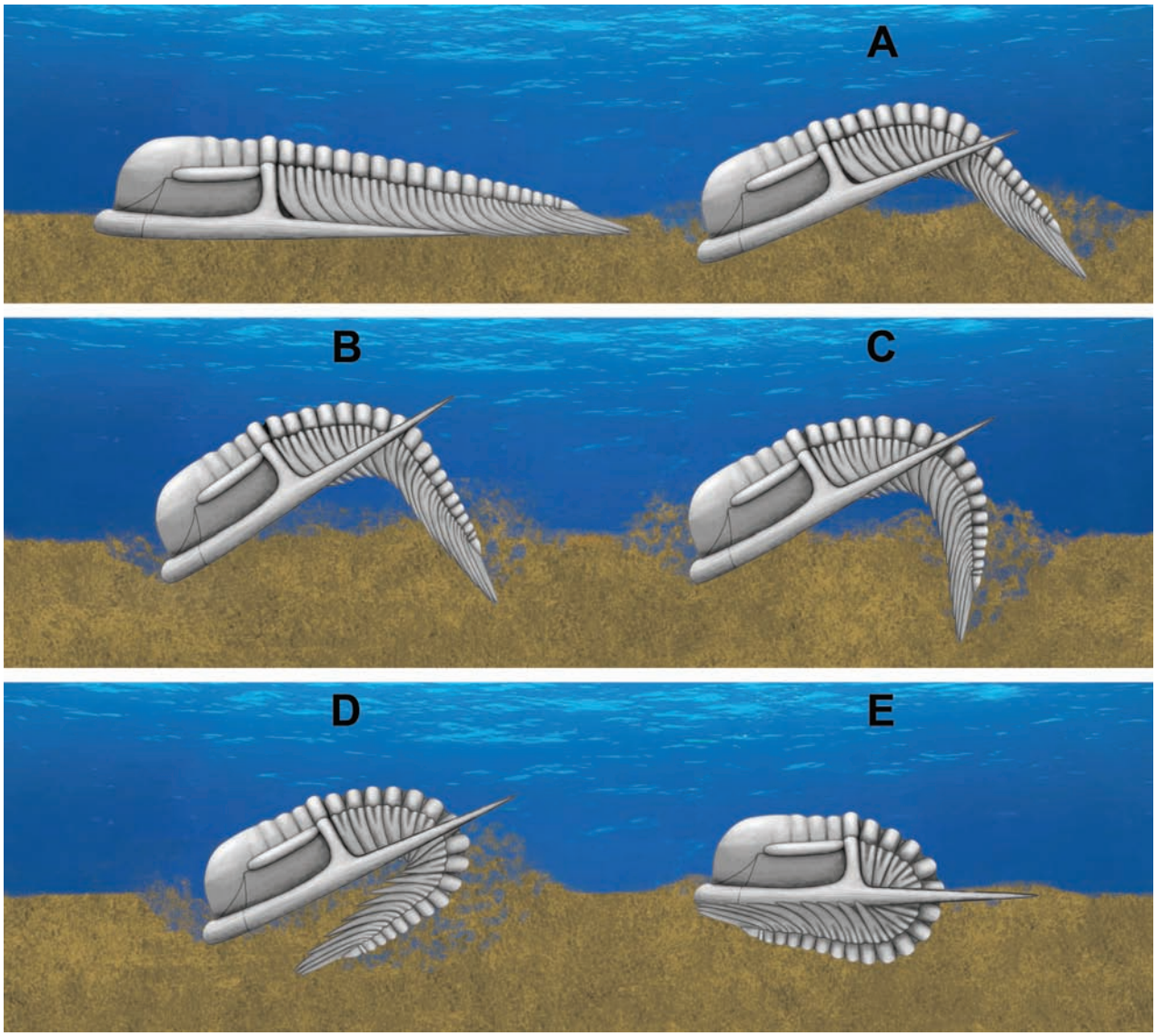

Fig. 8.—Procedimiento de enrollamiento en Eccapradoxides pradoaunus (Verneuil & Barrande in Prado et. al., 1860). Flexionarían la parte media del cuerpo (A) echándola hacia delante (B-C) y rotando los segmentos (D) hasta cerrar el cuerpo completamente (E). En un sedimento blando el animal podría medio enterrarse, como muestra la reconstrucción, para esconderse de los depredadores.

pondería con el esferoidal normal explicado arriba. En el subtipo invertido, el pigidio queda por encima del cefalón que encaja en un surco vincular en la doblez del pigidio. Corresponde mayoritariamente a algunos facópidos del Devónico y proétidos del Carbonífero.

ii) Espiral [*Double sensu* Harrington (1958). *Spiral sensu* Bergström (1973)]: El pigidio queda por debajo del cefalón de forma parcial o total, llegando en ocasiones a la cara ventral del tórax. Los segmentos del tórax no sufren una rotación proporcional y los segmentos posteriores rotan más para encajar el pigidio bajo el cefalón, en consecuencia el contorno que forma el cuerpo del trilobites no es esferoidal y el esquema representa una espiral. Pticopáridos del Cámbrico, como *Agraulos longicephalus* y de *Ctenocephalus antiquus*, figurados en este trabajo por primera vez (Figs. 3A, B, 5), se enrollaban de esta manera. Harrington (1959) considera un tipo de enrollamiento diferente el tipo discoidal (*discoidal*), denominado "cesta y tapa" (*Basket and lid*) por Bergström (1973) quien lo considera una variedad dentro del espiral y no un tipo de entollamineto aparte como

Harrington (1959) o Chatterton & Campbell (1993). A lo largo de este trabajo nos referiremos a él como discoidal. En este subtipo de enrollamiento los segmentos anteriores están muy juntos separándose hacia la parte posterior de tórax. El pigidio puede estar en contacto bien con el margen del cefalón o con una estructura a modo de viga como ocurre en el caso de *Schopfaspis*? *graciai* (Fig. 3F, G).

Enrollamiento en trilobites del Cámbrico medio de Purujosa: Implicaciones en la evolución de los trilobites

Tradicionalmente se había considerado que la mayoría de los trilobites cámbricos no eran capaces de presentar un enrollamiento encapsulado, es decir, que debido a su patrón corporal no podían cerrar el cuerpo a modo de una capsula hermética, sin huecos en su interior (ver Hughes, 2007). Por tanto, se podría hablar de enrollamiento encapsulado y no encapsulado. Sin embargo, los nuevos descubrimientos en Purujosa muestran que los trilobites del Cámbrico medio ya poseían la capacidad de enrollarse de modo encapsulado. En los materiales estudiados procedentes del Caesaraugustiense medio y el Languedociense inferior de la localidad de Purujosa se han encontrado un total de ocho géneros de trilobites polímeros pertenecientes a dos órdenes de trilobites (Ptychopariida y Redlichiida), y todos ellos enrollados de manera encapsulada (*Pardailhania*, *Solenopleuropsis*, *Schopfaspis*?, *Conocoryphe*, *Parabailiella, Ctenocephalus*, *Agraulos* y *Eccaparadoxides*). Estos ejemplares nos muestran que los tipos de enrollamiento ya eran muy diversos y eficientes entre los trilobites cámbricos. Además el yacimiento de Purujosa es extraordinario por ser el yacimiento cámbrico con mayor porcentaje de trilobites enrollados. Sin embargo, en otros yacimientos post-Cámbricos el porcentaje de trilobites enrollados es comparable y en muchas ocasiones mayor que el de Purujosa. Este hecho se debe posiblemente a la gran cantidad de estructuras coaptativas que tienen los trilobites más modernos. Esto permitiría una mejor conservación de los trilobites enrollados post-Cámbricos al ser enterrados por el sedimento. Los trilobites cámbricos, con un menor número de estructuras, no conseguirían que el exoesqueleto permaneciera enrollado al ser enterrados, con la excepción de yacimientos de conservación excepcional por la gran acumulación de ejemplares enrollados debido a unas condiciones sedimentarias muy especiales como es un evento de obrupción, como es el caso de Purujosa.

Sin embargo, no todos los trilobites Cámbricos tenían un bajo número de estructuras de coaptación. Los solenopleuropsinidos, por ejemplo, también poseían un gran número de estructuras, aunque menos desarrolladas. *Solenopleuropsis* y *Pardailhania* quizá sean los que presenten mayores novedades evolutivas en cuanto el enrollamiento se refiere, con estructuras que no se conocían hasta el momento en trilobites cámbricos como preannulus, surco vincular o pestaña vincular. Estas estructuras les proporcionaban la capacidad de enrollarse herméticamente de manera esferoidal y eran similares a las de facópidos del Devónico. A pesar de esto no existe ninguna relación entre estos grupos, lo que muestra la evolución paralela de las estructuras necesarias para un mejor enrollamiento y una tendencia hacia un mejor enrollamiento ya desde el Cámbrico.

También merece la pena destacar el descubrimiento de un trilobites Cámbrico, *Schopfaspis*? *graciai*, con enrollamiento discoidal. Como en el caso de los solenopleuropsinidos, no está relacionado con otros trilobites que utilizan tipos de enrollamiento similar, como por ejemplo los hárpidos. Otros pticopáridos como *Agraulos longicephalus* o *Ctenocephalus antiquus* presentan un enrollamiento espiral, típico en los trilobites cámbricos de este grupo y muy poco común durante el resto del Paleozoico (ver Esteve *et al.*, 2011).

Por otro lado, recientemente se ha profundizado en el estudio del las articulaciones y de las estructuras coaptativas del único redlíchiido que se ha encontrado enrollado hasta el momento en Purujosa: *Eccaparadoxides* (ver Esteve *et al.*, 2013 para mas detalles). Se trata de uno de los géneros del cámbrico que aparece con más frecuencia enrollado y ya había sido figurado por Gil-Cid (1985) y Liñán & Gozalo (1986). Lo más interesante de este trilobites es el hecho de que tanto su articulación pleural como el fulcro desaparecen en la mitad posterior del tórax. Esteve et al (2013) relacionan este hecho con la caudalización en los trilobites. No cabe duda que los trilobites con un mayor pigidio tienen la capacidad de enrollarse mejor. Sin embargo en este caso nos encontramos ante un trilobites con un micropigidio. La falta de articulaciones en la parte posterior de su cuerpo junto con su modo de enrollarse (Fig. 8) que le permitía a este trilobites un tipo de enrol-

lamiento completamente encapsulado, anuncian la condición caudalizada de los trilobites post-Cámbricos. Por tanto, parece probable que el enrollamiento jugara un papel importante en el desarrollo de la diferenciación de regiones del cuerpo o tagmas en los trilobites, induciendo la fusión de los segmentos posteriores del tórax al pigidio, consiguiendo así un enrollamiento más eficaz.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo forma parte de mi Tesis Doctoral y quiero agradecer las correcciones llevadas a cabo por mis directores de tesis el Rodolfo Gozalo (Universitat de Valéncia) y Eladio Liñán (Universidad de Zaragoza). A lo largo de cuatro años de investigaciones tuve innumerables discusiones sobre el enrollamiento en los trilobites con muchos colegas como Jan Bergström, David Bruton, Brian Chatterton, Euan Clarkson, Richard Fortey, Nigel Hughes y Samuel Zamora. A todos ellos les agradezco su apoyo y comentarios que, sin duda, han ayudado a mejorar mi trabajo. Quiero agradecer la ayuda en el campo a Samuel Zamora, Fernando Gracia, Jorge Colmenar, Zain Beláustegui y Miguel Apesteguía. Agradezco a Isabel Pérez (MEC-FSE, Universidad de Zaragoza) su ayuda técnica con las fotografías y las figuras de este trabajo. Quiero agradecer la revisión llevada a cabo de este manuscrito por Isabel Rábano (IGME) y Rodolfo Gozalo (Universitat de Valéncia). Este articulo es una contribución al proyecto CGL2011-24516 del MEC. Jorge Esteve disfruta una Fellowship for Young International Scientists Grant de la Academia de Ciencias China (Grant No 2012Y1ZB0010).

Referencias

Alberti, G.K.B. (1983). Trilobiten des jüngeren Silurtiums sowie des Unter- und Mitteldevons. IV. *Senckenbergiana lethaea* , 64: 1-87.

Álvaro, J.J. (1996). Nuevos Trilobites del Cámbrico Medio de las Cadenas Ibéricas (NE España). *Revista Española de Paleontología*, 11: 75-82.

Álvaro, J.J.; Zamora, S.; Vizcaïno, D. & Ahlberg, P. (2013). Guzhangian (mid Cambrian) trilobites from silica concretions of the Valtorres Formation, Iberian Chains, NE Spain. *Geological Magazine*, 150: 123-142. doi:10.1017/S0016756812000416

Babcock, L.E. & Speyer, S.E. (1987). Enrolled trilobites from the Alden Pyrite Bed, Ledyard Shale (Middle Devonian) of Western New York. *Journal of Paleontology,* 61: 539-548.

Barrande, J. (1852). *Système Silurien du Centre de la Bohême, 1ere Partie, Crustacés, Trilobites*. Praha, Paris, 935 pp. doi: 10.5962/bhl.title.14776

Bergeron, J. (1889). Étude géologique du massif ancien situé au sud du Plateau Central. *Annales des Sciences géologiques,* 22:1-362.

Bergström, J. (1973). Organization, life and systematic of trilobites. *Fossils and Strata*, 2: 1-69. doi:10.1111/j.1502-3931.1977.tb00597.x

Bergström, J. (1977). Proetida - a disorderly order of trilobites. *Lethaia*, 10: 95-105.

Chatterton, B.D.E. & Campbell, M. (1993). Enrolling in trilobites: a review and some new characters. *Memoirs of the Association of Australasian Palaeontologists,* 15: 103-123.

Clarkson, E.N.K. & Henry, J.L. (1973). Structures coaptatives et enroulement chez quelques Trilobites ordoviciens et siluriens. *Lethaia*, 6: 105-132. doi: 10.1111/j.1502-3931.1973.tb01186.x

Cuénot, L. (1919). La coaptation des fémurs antérieurs et de la tête chez les Phasmes. *Compte Rendus de L'Académie des Sciences*, 169: 835-838.

Dawson, J.W. (1868). *Acadian Geology: The geological structure, organic remains, and mineral resources of Nova Scotia, New Brunswick and Prince Edward Isalnd*s of Nova Scotia, New Brunswick and Prince Edward Isalnd. 2nd Edition. Macmillan, London, 694 pp.

Droser, M.L. & Bottjer, D.J. (1986). A semiquantitative field classification of ichnofabric. *Journal of Sedimentary Petrology*, 56: 558-559. doi:10.1306/21F89C2-2B24-11D7-8648000102C1865D

Esteve, J. (2009). Enrollamiento en *Conocoryphe heberti* Munier-Chalmas & Bergeron, 1889 (Cámbrico medio, Cadenas Ibéricas, NE España) y estructuras coaptativas en la familia Conocoryphidae. *Estudios Geológicos*, 65: 167-182.

Esteve, J. (in press). Intraspecific variability in paradoxidid trilobites from the *Purujosa trilobite assemblage* (middle Cambrian, northeast Spain). *Acta Palaeontologica Polonica*. doi: http://dx.doi.org/10.4202/app.2012.0006

Esteve, J.; Zamora, S.; Gozalo, R. & Liñán, E. (2010). Sphaeroidal enrolment in middle Cambrian solenopleoropsine trilobites. *Lethaia*, 43: 478-493.

Esteve, J.; Hughes, N.C. & Zamora, S. (2011). The *Purujosa trilobite assemblage* and the evolution of trilobite enrollment. *Geology*, 39: 575-578.

Esteve, J.; Sundberg, F.A.; Zamora, S. & Gozalo, R. (2012). A new Alokistocaridae Resser, 1939 (Trilobita) from the middle Cambrian of Spain. *Geobios*, 45: 275-283.

Esteve, J.; Hughes, N.C. & Zamora, S. (2013). Thoracic structure and enrollment style in *Eccaparadoxides pradoanus* (middle Cambrian, Spain), presage caudalization in the derived trilobite trunk. *Palaeontology*, 56: 589-601

Fortey R.A. (1985). Pelagic trilobites as an example of deducting life habits in extinct arthropods. *Transactions of the Royal Society of Edinburgh*, 76: 219-230.

Fortey R.A. (1986). The type species of the Ordovician trilobite Symphysurus: systematics, functional morphology and terrace ridges. Palaontologische Zeitschrift, 60: 255-275.

Fortey, R.A. & Owens, R.M. (1979). Enrollment in the classification of trilobites. *Lethaia*, 12: 219-226.

Gozalo, R.; Chirivella Martorell, J.B.; Esteve, J. & Liñán, E. (2011). Correlation between the base of Drumian Stage and the base of middle Caesaraugustan Stage in the Iberian Chains (NE Spain). *Bulletin of Geosciences*, 86: 545-554.

Gil Cid, M.D. (1985). Sobre la existencia de *Paradoxides* enrollados en el Cámbrico hispánico. Boletín Geológico y Minero, 96: 483-485.

Hammann, W. (1985). Life habit and enrolment in Calymenacea (Trilobita) and their significance for classification. *Transactions of the Royal Society of Edinburgh*, Earth Sciences, 76: 307-318. doi: 10.1017/S026359330001052X

Harrington, H. (1959). *General description of Trilobita.* In Treatise on Invertebrate Paleontology. Volume O, Arthropoda 1 (Moore R.C., ed.). Boulder, Colorado. Geological Society of America (and University of Kansas Press), 38-117.

Hernández Sampelayo, P.H. (1935). El Sistema Cambriano. Memorias del Instituto Geológico y Minero de España. *Explicación del Nuevo Mapa Geológico de España*, 1: 291-528.

Hughes, N.C. (2007). The evolution of trilobite body patterning. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, 35: 401–434. doi: 1146/annurev.earth.35.031306.140258

Hicks, H. (1872). On some undescribed fossils from the Menvian Group. *Journal of the Geological Society of London*, 28: 173-185. doi: 10.1144/GSL.JGS.1872.028.01-02.31

Lerosey-Aubril R. & Angioloni, L. (2009). Permian Trilobites from Antalya Province, Turkey and Enrollment in Late Palaeozoic Trilobites. *Turkish Journal of Earth Science,* 18: 427-448.

Liñán, E. & Gozalo, R. (1986). *Trilobites del Cámbrico inferior y medio de Murero (Cordillera Ibérica). Memorias del Museo Paleontológico de la Universidad de Zaragoza*, 2: 1-104.

Liñán, E.; Gozalo, R.; Gámez, J.A. & Álvaro, J.J. (1992). Las formaciones del Grupo Mesones (Cámbrico Inferior-Medio) en las Cadenas Ibéricas. *III Congreso Geológico de España y VIII Congreso Latinoamericano de geología, Actas*, 1: 517-523.

Liñán, E.; Gozalo, R.; Dies, M.E.; Gámez Vintaned, J.A.; Mayoral, E.; Chirivella, J.B.; Esteve, J.; Zamora, S.; Zhuravlev, A.Yu. & Andrés, J.A. (2008). *Post-Conference Field Trip Lower and Middle Cambrian Trilobites of Selected Localities in Cadenas Ibéricas (NE, Spain) Fourth International Trilobite Conference Trilo 08 Toledo, Spain*. Universidad de Zaragoza, Zaragoza, 52 pp.

Liñán, E.; Gozalo, R.; Palacios, T.; Gámez Vinaned, J.A.; Ugidos, J.M. & Mayoral, E. (2002). Cambrian. In: *The Geology of Spain* (Gibbons W. & Morenom T. eds.). The Geological Society, London, 17-29.

Miquel, J. (1905). Essai sur le Cambrien de la Montagne Noire. *Bulletin de la Société Géologique de France*, serie 4, 5: 465-483.

Moberg, J.C. (1903). *Schmalenseeia amphionura,* en ni trilobit-type. *Geologiska Föreningens i Stockholm Förhandlingar*, 25: 93-102. doi: 10.1080/11035890309443449

Öpik, A.A. (1970). *Redlichia* of Ordian (Cambrian) of Northern Australia and South Walles. t, 144: 1-67.

Öpik, A.A. (1975). Templetonian and Ordian xystridurid trilobites of Australia. *Bureau of Mineral Resources, Geology and Geophysics Bulletin*, 121: 1-84.

Palmer, A.R. (1958). Morphology and ontogeny of Lower Cambrian Ptychoparioid Trilobite from Nevada. *Journal of Paleontology,* 32: 154-170.

Peng, S.; Babcock, L. & Lin, H. (2004). *Polymerid Trilobites from the Cambrian of northwestern Hunan, China, Volume 2. Ptychopariida, Eodiscida, and Undetermined Form*. Science Press, Beijing, 255 pp.

Prado, C.; Verneuil, E., & Barrande, J. (1860). Sur l'existence de la faune primordial dans la Chaîne Cantabrique. *Bulletin de la Société Géologique de France*, 2: 516-542.

Rábano, I. 1989. *Trilobites del Ordovícico Medio del sector meridional de la zona Centroibérica española.* Publicaciones especiales del Boletín Geológico y Minero, Madrid, pp. 233.

Robison, R.A. (1964). Late Middle Cambrian faunas from western Utah. *Journal of Paleontology,* 38: 510-566.

Schraut, G. & Feist, R. (2004). The Devonian styginid trilobite *Paralejurus*, with new data from Spain and Morocco. *Journal of Paleontology,* 78: 709-722. doi: 10.1666/0022-3360(2004)078<0709:TDSTPW>2.0.CO;2

Sdzuy, K. (1958). Neue Trilobiten aus dem Mittelkambrium von Spanien. *Senckenbergiana lethaea* , 39: 235-253.

Seilacher, A. (1985). Trilobite palaeobiology and substrate relationships. *Transactions of the Royal Society of Edinburgh*, 76: 231-237.

Speyer, S.E. (1988). Biostratinomy and functional morphology of enrolment in two Middle Devonian trilobites. *Lethaia*, 51: 121-138.

Stitt, J.H. (1976). Functional morphology and life habits of the Late Cambrian trilobite *Stenopilus pronus* Raymond. *Journal of Paleontology,* 50: 561-576.

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

Thoral, M. (1935). *Contribution à l'étude paléontologique de l'Ordovicien inférieur de la Montagne Noire et révision sommaire de la faune cambrienne de la Montagne Noire.* Imprimerie de la Charité, Montpellier, 362 pp.

Thoral, M. (1936). Age et faune des schistes ordoviciens de Cabrières (Hérault) dits "Schistes à Asaphus". *Comptes Rendus des Séances de l'Académie de Sciences,* 203: 942-944.

Thoral, M. (1946). Conocoryphidae languedociens *Annales Université de Lyon, Sciences Naturelles*: 1-74.

Thoral, M. (1947). Trois nouveaux genres de trilobites acadiens du Languedoc et de l'Espagne. *Comptes Rendus des Séances de l'Académie de Sciences*, 244: 59-60.Tullberg. S.A. (1880). Om-Agnostus-arterna i de

kambriska aflagringarna vid Andrarum. *Sveriges Geologiska Undersöking (series C)*, 42: 1-38.

Whittington, H.B. (1952). A unique remopleuridid trilobite *Breviora. Harvard University Museum of Comparative Zoology (Cambridge)*, 4: 1-9.

Whittington, H.B. (1989). Olenelloid trilobites: type species, functional morphology and higher classification. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B: Biological Sciences,* 324: 111-147.

Whittington, H.B. (1990). Articulation and exuviation in Cambrian trilobites. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B,* 329: 27-46.

Whittington, H.B. (1996). Sphaeroidal enrolment and thoracic characters in *Beltella depressa* and other olenid trilobites. *Palaeontology*, 39: 377-388.

Zamora, S. (2010). Middle Cambrian echinoderms from North Spain show echinoderms diversified earlier in Gondwana. *Geology* 38: 507-510. doi: 10.1130/G30657.1

Zamora, S. & Smith, A.B. (2010). The oldest isorophid edrioasteroid (Echinodermata) and the evolution of attachment strategies in Cambrian edrioasteroids. *Acta Palaeontologica Polonica*, 53: 487-494. doi: 10.4202/app.2010.0012

Zamora, S. & Smith, A.B. (2012). Cambrian stalked echinoderms show unexpected plasticity of arm construction. *Proceedings of The Royal Society B*., 279: 293-298. doi: 10.1098/rspb.2011.0777

Zamora S.; Mayoral, E.; Esteve, J.; Gámez-Vintaned, J.A. & Santos A. (2011). Exoskeletal abnormalities in paradoxidid trilobites from the Cambrian of Spain, and a new type of bite trace. *Bulletin of Geoscience,* 86: 665-673. doi: 10.3140/bull.geosci.1275

Recibido el 2 de noviembre de 2012
Aceptado el 23 de abril de 2013
Publicado online el 30 de mayo de 2013