

## Trilobites de la cordillera Cantábrica y eventos geológicos

Miguel Arbizu Senosia

Departamento de Geología, Universidad de Oviedo  
c/ Jesús Arias de Velasco, s/nº; 33005 Oviedo (Asturias)

Conferencia presentada en el IX Congreso Ibérico de Entomología, Zaragoza, julio 2000.

El Paleozoico muchas veces se ha llamado y se conoce también como la "Era de los trilobites", artrópodos primitivos que vivieron en los mares de nuestro planeta durante cerca de trescientos millones de años. Esta duración supone más de la mitad del tiempo que comprende el Eón Fanerozoico, o de la fauna evidente en la Tierra, que comenzó hace unos 550 millones de años en la base del Periodo Cámbrico.

El límite Precámbrico/Cámbrico, históricamente en un principio y después tradicionalmente, se situó en la primera aparición de trilobites; este límite ha sufrido varios cambios a lo largo de la historia y hoy en día se sitúa cerca de los 550 millones de años donde hace su aparición *Phycodes pedum*, icnofósil que tiene una amplia distribución mundial. Dicho momento coincide prácticamente con la aparición de los llamados microfósiles conchíferos y los arqueociatos, mientras que los trilobites tardarán unos quince millones de años en aparecer en el registro fósil, iniciándose así lo que ha dado en llamarse la "radiación cámbrica" (Fig. 1). De todas maneras persiste la dificultad en la definición del límite Precámbrico/Cámbrico, y en cuanto a la "radiación cámbrica" se considera que puede estar ligada con otros factores, biológicos y geológicos, que permiten o impiden el registro fósil (Liñán y Gámez-Vintaned, 1999).

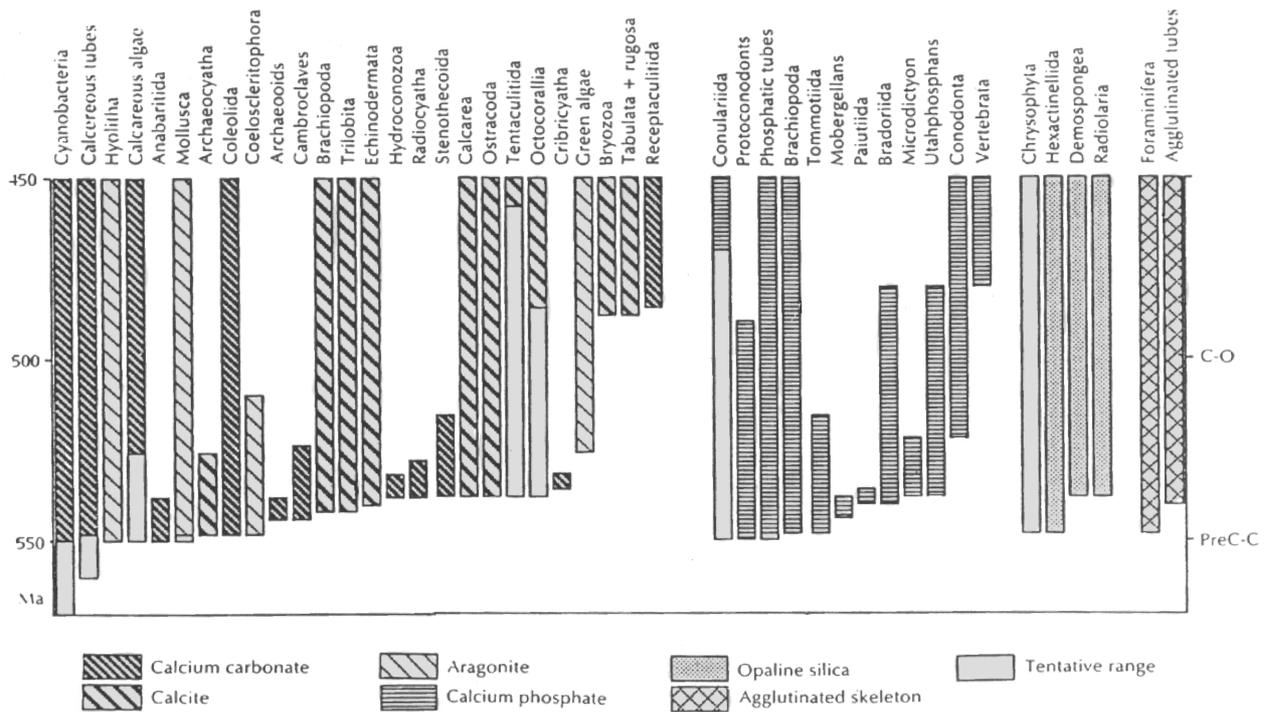
En el Precámbrico Superior, antes del hallazgo de los trilobites más antiguos, encontramos huellas de su actividad tales como *Cruziana* y *Rusophycus*; esto nos hace suponer que en ese tiempo ya existían trilobites aunque, como los Naraoiida, carecerían de un exoesqueleto carbonático susceptible de fosilización.

En esta época de finales del Precámbrico se ha detectado, a pesar de la escasez de fósiles, una gran crisis biológica ligada posiblemente a la terminación de una gran glaciación, que junto con otras causas fue posibilitada por la formación de Rodinia, un supercontinente comparable al de Pangea formado a finales del Paleozoico. Este evento, en

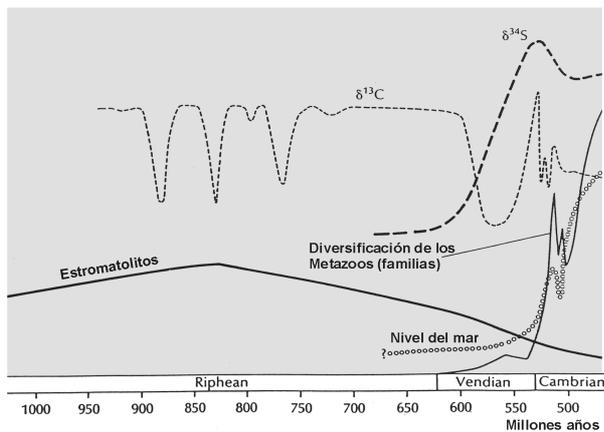
el que desaparecieron el 70% de las especies que constituían el fitoplancton marino, ocurrió hace unos 600 millones de años y ha quedado marcado geoquímicamente en las rocas marinas por la gran disminución en la concentración de  $C^{13}$  (Fig. 2), que refleja la fuerte reducción de la biomasa de los mares en las que se formaron. Los estromatolitos, estructuras organosedimentarias construidas por cianobacterias, sufren entonces un gran retroceso, no alcanzando ya nunca más una importancia comparable a la de aquella época. En la base del Cámbrico se han detectado también otros cambios, como la crisis salina marcada por el incremento en  $S^{34}$  de las rocas marinas de esa edad o la transgresión que propició nuevos biotopos libres de competencia (Fig. 2), relacionados con la gran diversificación de los metazoos y que inicialmente se asociaba a la esqueletización de los trilobites. Hoy en día, de acuerdo con lo indicado anteriormente, la aparición de los trilobites se sitúa alrededor de los 15 millones de años después del comienzo formal del Cámbrico, en la transición Tommotiense/Atdabaniense marcando el inicio claro del desarrollo de la esqueletización (Fig. 1).

Así nos encontramos en el Cámbrico Inferior y podemos ver que la esqueletización ha alcanzado una gran importancia entre los trilobites dando formas con unas características muy diferentes (Fig. 3); se encuentran en los sedimentos marinos de todos los continentes que existían en ese Período, y adaptados a las más variadas condiciones de sus mares (Fig. 4). Las características morfológicas tan diferentes corresponden a las distintas adaptaciones que resultan del denominado "primer llenado del barril ecológico".

Una vez diversificada la fauna de trilobites se ha podido constatar, en diferentes localidades, que los trilobites sufrieron varias crisis que redujeron de manera masiva su número. La práctica ausencia de competidores hizo posible que, de acuerdo con el registro fósil, durante el



**Fig. 1.** Distribución temporal de organismos con caparazón aglutinante o mineralizado, desde el Precámbrico Superior al Ordovícico final. El límite Precámbrico/Cámbrico se ha situado arbitrariamente en el inicio de la asociación *Protoherzina-Anabarites*, asignándole una edad de 550 M.a. (Tomado de Runnegar y Bengtson 1990, Fig. 1).



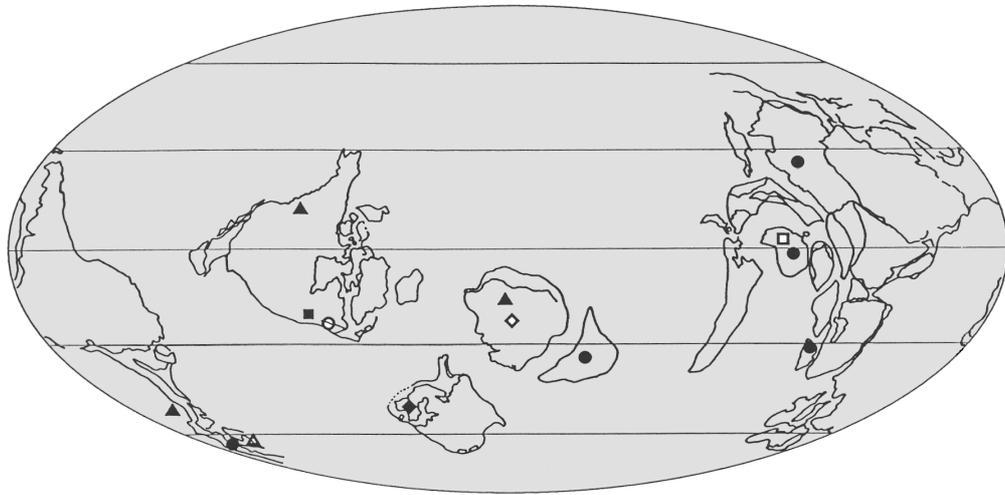
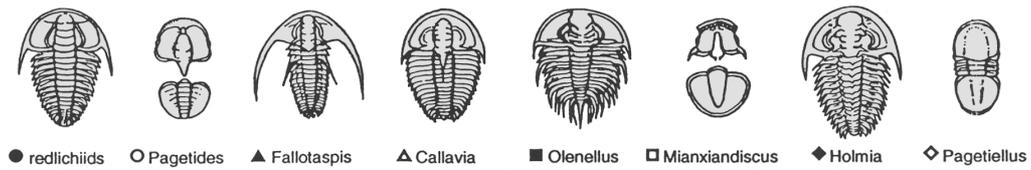
**Fig. 2.** Cambios en la composición química de las aguas oceánicas que registran el contenido en  $C^{13}$  y  $S^{34}$ , y variaciones del nivel del mar inferidas. También muestra la diversificación de los metazoos y evolución de los estromatolitos desde el Rifeense al Cámbrico. (Tomado de Conway Morris 1990, Fig. 2).

Cámbrico, después de cada extinción de trilobites, surgieran otros nuevos que ocuparían los nichos que dejaron libres las formas desaparecidas; este hecho es producto de la gran capacidad de diversificación de los trilobites de aquella época, llegando a alcanzar entonces el máximo número de familias de trilobites que se conoce en el registro fósil (Fig. 4).

En el Cámbrico del Oeste de Norteamérica se han distinguido varios niveles de extinción masiva de trilobites que separan faunas no relacionadas entre ellas, constituyendo los límites de lo que Palmer (1965, 1984) denomina "biómeros"; cada uno de estos biómeros corresponde a una

unidad bioestratigráfica regional y comprende varias zonas de trilobites. El modelo de desarrollo de la fauna que se encuentra después de cada extinción, se repite en cada uno de los biómeros. En los niveles inmediatos que siguen a la crisis, solo se encuentran normalmente dos o tres formas de las que había antes de la extinción, y hacen su aparición otros géneros inmigrantes. Estos últimos corresponden a formas generalistas que posiblemente procederían de medios más profundos o de otras latitudes más frías, ya que las crisis afectaron principalmente a los trilobites de áreas tropicales y subtropicales. A partir de este punto, tanto los géneros que sobrevivieron a la extinción como los inmigrantes, se diversifican y aumentan rápidamente en número hasta que uno de estos géneros se hace dominante; desde este momento el conjunto de la fauna de trilobites pasa a mostrar una evolución de carácter gradual, con una diversificación más lenta, hasta que vuelve a ocurrir la siguiente crisis. De manera iterativa se suceden las fases de invasión, evolución, desastre y nueva invasión, al menos por tres veces consecutivas, en secciones de la parte final del Cámbrico Medio y del Cámbrico Superior de Norteamérica (Palmer, 1984).

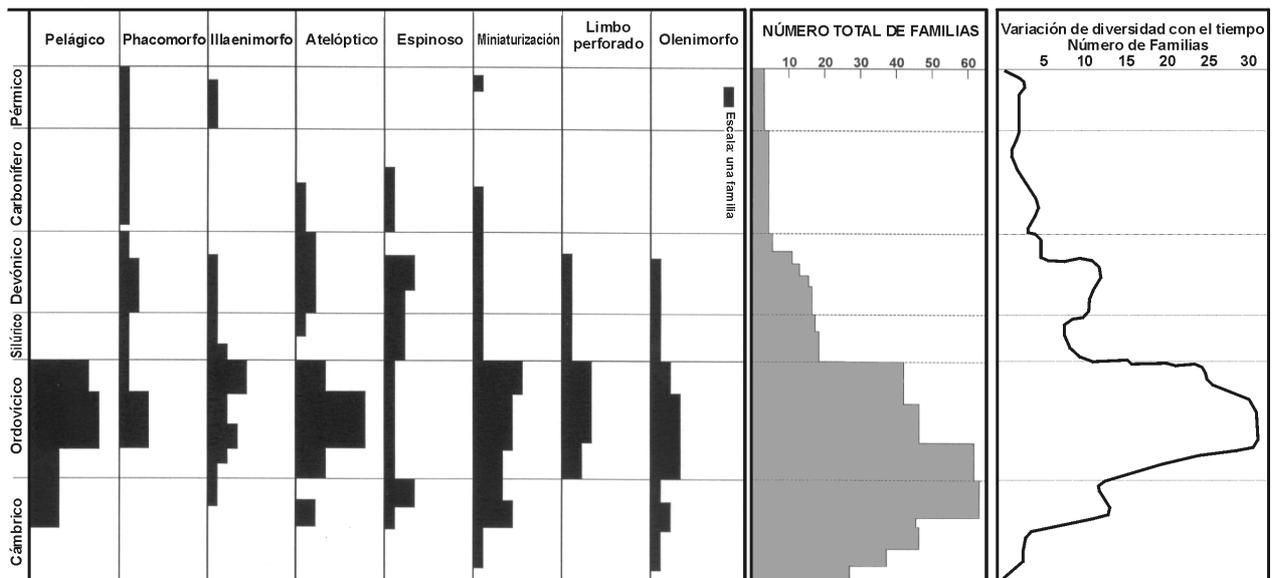
Durante el Cámbrico las extinciones que sufrieron los trilobites afectaron como máximo, casi en general, sólo a niveles de género o de familia, y no se puede asegurar que todas tuvieran un carácter global; de todas maneras parece que existen algunas que fueron más generales. La primera de estas extinciones globales sucedió a fines del Cámbrico Inferior, y afectó no solo a los trilobites sino que también sufrieron los efectos otros grupos, entre los que podemos destacar a los arqueociatos que desaparecen casi por completo. Esto ocurre en el límite entre los biómeros Olenélico y Corinexóquido, que marca el tránsito entre el



### Cámbrico Inferior

**Fig. 3.** Reconstrucción paleogeográfica a principios del Cámbrico (basada en los mapas de Scotese & McKerrow, 1990), mostrando la distribución en provincias de los trilobites. Se observa una primera gran división entre los reinos de Redlichina y Olenellina (*Olenellus*, *Holmia*, *Callavia*, *Fallotaspis*), y el desarrollo local de formas endémicas. (Tomado de Fortey y Owens 1997, Fig. 208).

#### Caracteres morfológicos



**Fig. 4.** Distribución de los principales morfotipos de trilobites a través del tiempo, mostrando el período de mayor diversidad de diseños durante el Ordovícico y una reducción máxima ligada a la extinción finiordovícica. (Tomado de Fortey y Owens 1997, Fig. 200).

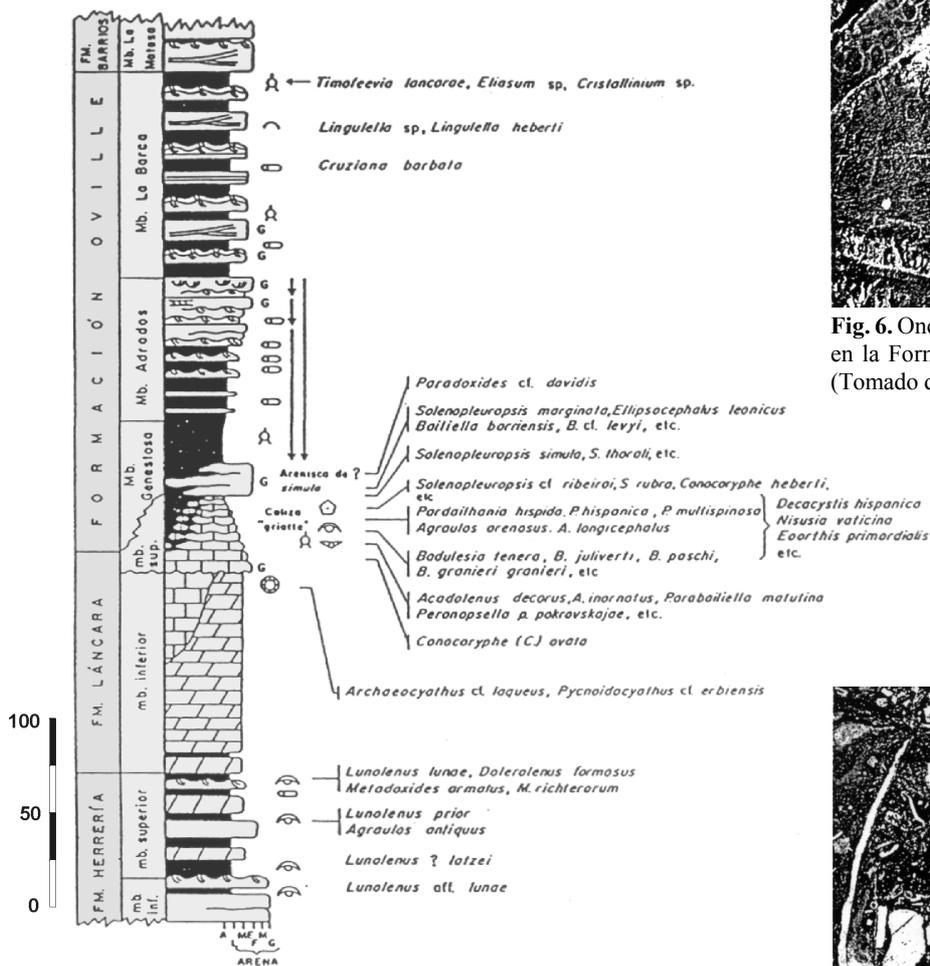


Fig. 5. Columna estratigráfica generalizada del Cámbrico de la Cordillera Cantábrica con la distribución de fósiles e icnofósiles. (Tomado de Aramburu et al. 1992, Fig. 5).



Fig. 6. Oncolitos del Cámbrico Inferior terminal en la Formación Láncara de Barrios de Luna. (Tomado de Zamarreño 1972, Lam. IV, Fig. 2).

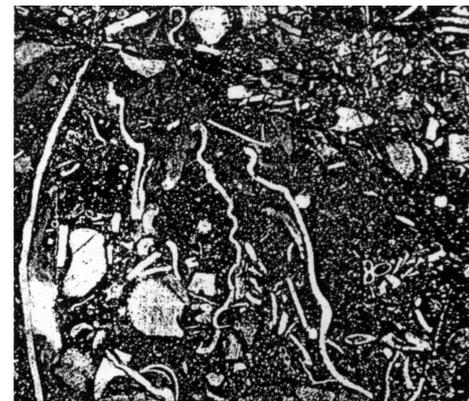


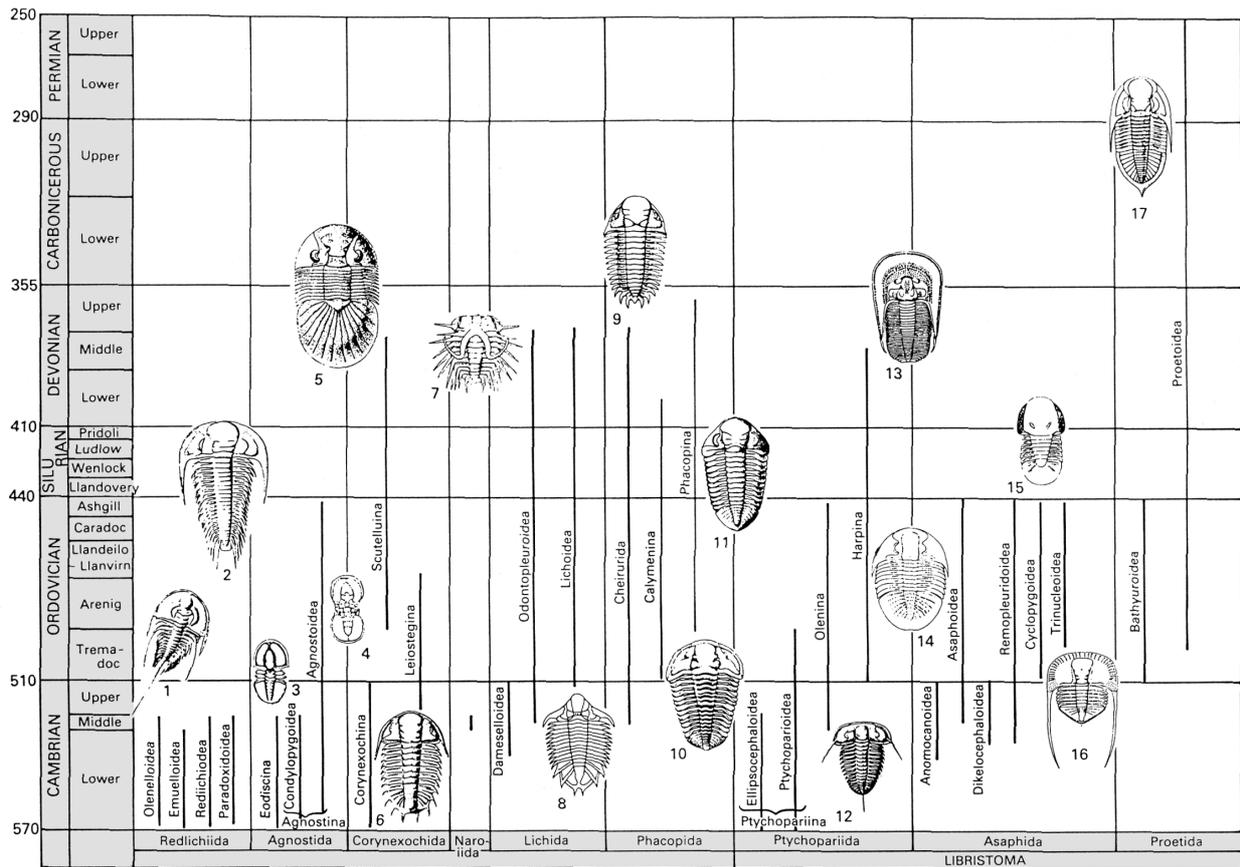
Fig. 7. Lámina delgada de las calizas superiores de la Formación Láncara, con gran cantidad de restos fósiles observándose secciones de trilobites, equinodermos y braquiópodos. (Tomado de Zamarreño 1972, Lam. XIII, Fig. 1).

Cámbrico Inferior y Cámbrico Medio, momento que en gran número de localidades se puede observar por primera vez el desarrollo de las llamadas "formas del desastre", estando representadas en este caso por estromatolitos originados por mallas de algas cianofíceas y a los que, por su importancia en el Proterozoico Superior, ya hicimos alusión anteriormente.

Este fenómeno de "las formas del desastre" es frecuente durante el Fanerozoico y están representadas por organismos oportunistas de muy amplio rango estratigráfico y que en los momentos normales se encuentran restringidos a zonas marginales de condiciones medioambientales extremas donde no pueden llegar sus competidores o depredadores. Después de la extinción, que afectó a muchos de sus competidores, los estromatolitos pudieron alcanzar de nuevo una gran importancia y una distribución geográfica muy amplia.

Aunque en España el Cámbrico ya se conocía desde el siglo pasado, los estudios modernos sobre su contenido faunístico no comienzan hasta mediado el siglo XX con los trabajos de Sdzuy, en Lotze y Sdzuy (1961), de la escuela alemana de Würzburg. Este último autor realizó el estudio de los yacimientos cámbricos con trilobites que se conocían con anterioridad y otros nuevos descubrimientos realizados por él, sobre todo en las Cordilleras Cantábrica e Ibérica. En España los estudios sobre los trilobites del Cámbrico han sido realizados principalmente por el grupo de Zaragoza dirigido por Liñán, quién desde los años setenta colabora con Sdzuy.

En la columna estratigráfica del Cámbrico de la Cordillera Cantábrica (Fig. 5), se muestra la distribución, entre otros fósiles, de los trilobites más característicos. Algunos nombres, como *Lunolenus* en el Cámbrico Inferior o *Ellipsocephalus leonicus* en el Cámbrico Medio, hacen referencia a nombres de la geografía de la Zona Cantábrica.



**Fig. 8.** Distribución temporal de los órdenes, subórdenes y superfamilias de trilobites. Géneros figurados: 1 *Paedumias*; 2 *Paradoxides*; 3 *Eodiscus*; 4 *Agnostida*; 5 *Scutellum*; 6 *Kootenia*; 7 *Dicranurus*; 8 *Trochurus*; 9 *Cheirus*; 10 *Calymene*; 11 *Acaste*; 12 *Leptoplastus*; 13 *Harpes*; 14 *Ogygiocaris*; 15 *Cyclopyge*; 16 *Trinucleus*; 17 *Paladin*. (Tomado de Clarkson 1993, Fig.11.20).

El estudio de las calizas del Cámbrico que constituyen la Formación Láncara se debe a Zamarreño (1972), quién señala que por debajo del miembro superior de dicha Formación se pueden encontrar en algunas localidades arqueociatos y, de manera casi constante, un desarrollo más o menos importante de estructuras estromatolíticas que nos indican el auge de las cianofíceas durante el Cámbrico Inferior (Fig. 6); en la Zona Cantábrica, el límite entre el Cámbrico Inferior y Medio está marcado por una discontinuidad a partir de la cual se deposita el miembro superior de la Formación Láncara. Este miembro superior se inicia con unas calizas grises glauconíticas seguidas, en la Región de Pliegues y Mantos de la Zona Cantábrica, por otras calizas bioclásticas nodulosas y rojas con una facies "griotte" (Fig. 7), que representan una secuencia transgresiva donde se encuentran muchos fósiles.

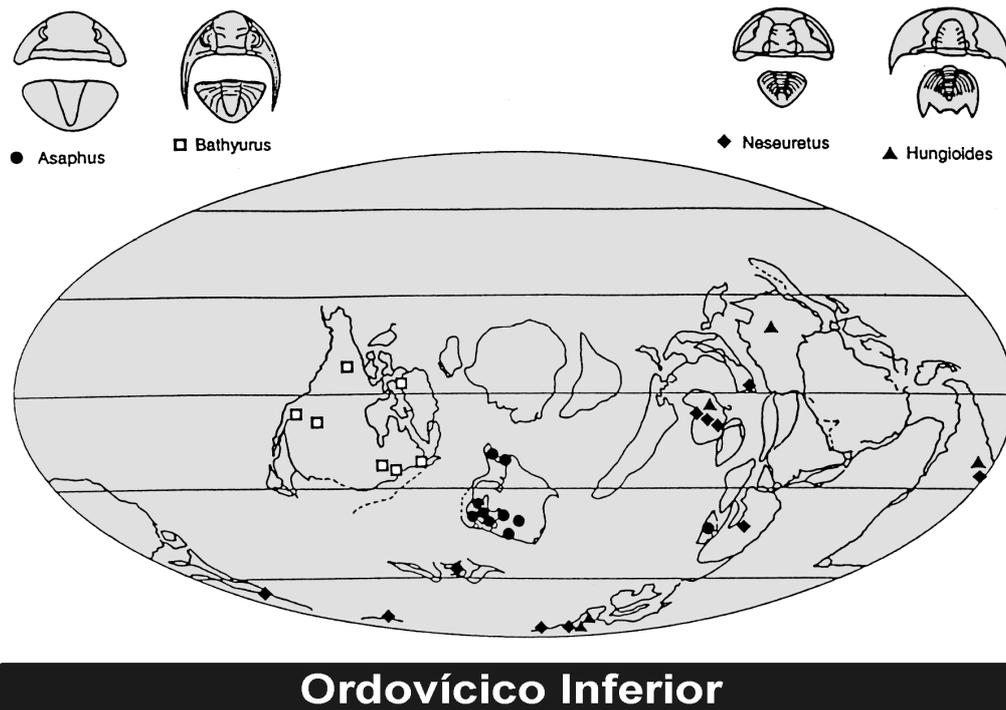
A partir de la transgresión del Cámbrico Medio, que propició la creación de nuevos biotopos libres de competidores, es cuando el número de formas de trilobites y otros artrópodos crece otra vez de manera espectacular en todo el mundo. En unas pocas localidades, como en el yacimiento de Burgess Shale en Canadá, se han encontrado faunas con una conservación excepcional que representan no menos de veinte filos diferentes de organismos, los que casi en su totalidad desaparecieron a finales del Cámbrico.

En España existen dos localidades del Cámbrico Medio que destacan por su gran contenido en trilobites,

tanto en cuanto al número de taxones diferentes como en cantidad de ejemplares de cada uno de ellos, que son la de Barrios de Luna en el Norte de León, y la de Murero en Aragón. El Leoniense corresponde a la parte más baja del Cámbrico Medio y comprende los "niveles" de Sdzuy (1971), o biocronozonas, con *Conocoryphe ovata* y *Acadolenus*. Por encima se encuentra el Cesaraugustiense con los "niveles" de *Badulesia*, *Pardailhania* y *Solenopleuropsis* de Sdzuy (Fig. 5).

En la Cordillera Cantábrica, por encima de la Formación Láncara, y a partir de la isócrona marcada por la "arenisca de *simula*" (Sdzuy, 1968), que se sitúa a distintas alturas por encima de dicha Formación, solo se encuentran unos pocos restos inclasificables de trilobites en los niveles más bajos, y conforme ascendemos en la serie estos restos son cada vez más raros, no habiéndose encontrado ningún ejemplar en niveles del Cámbrico Superior de las Formaciones Oville y Barrios. Esta falta de trilobites es manifiesta en toda el área mediterránea, donde únicamente se han encontrado unos pocos ejemplares, y no nos permiten aportar datos de interés sobre la gran extinción que ocurrió al final del biómero ticásido, en el límite entre el Cámbrico y el Ordovícico.

Según Whittington (1966), a finales del Cámbrico ocurre la mayor crisis en la historia de los trilobites, desapareciendo muchas de las formas que constituían la reserva de taxones poco especializados, y solo unos pocos



**Fig. 9.** Reconstrucción paleogeográfica a principios del Ordovícico (basada en los mapas de Scotese y McKerrow, 1990), mostrando la distintas provincias de trilobites. Se observa la distribución de faunas en Gondwana (*Neseuretus*, *Hungioides*), Báltica (*Asaphus*) y Laurentia (*Bathyrurus*). (Tomado de Fortey y Owens 1997, Fig. 208).

de ellos alcanzan el Ordovícico; en ese momento sucumbieron cuarenta de las sesenta familias de trilobites que existían, y sufren también similares efectos grupos como los cefalópodos que acababan de hacer su aparición a finales del Cámbrico, o los braquiópodos inarticulados que se encuentran desde el Precámbrico Superior. Contrariamente piensan Briggs, Fortey y Clarkson (1988), que destacando la importancia de esta extinción, afirman que no es la principal que sufrieron los trilobites ya que la más catastrófica para este grupo fue la acaecida a fines del Ordovícico.

Las razones de esta extinción finicámbrica son, por ahora, desconocidas, y entre otras se ha sugerido que pudo ser debida a la invasión de los mares epicontinentales por aguas frías y anóxicas, o incluso por causas exógenas, como el impacto de un meteorito del que hasta ahora no se han encontrado evidencias; en cuanto a la crisis de los trilobites, las dos hipótesis que tienen más partidarios son que, o fué originada por una regresión que habría motivado la pérdida brusca de hábitats propios de las formas estenotópicas, o por la aparición de los cefalódos que se alimentarían de ellos.

Después de la última crisis del Cámbrico se produjo durante el Ordovícico otra gran radiación de trilobites, y grupos tales como los equinodermos, graptolitos, moluscos, corales, ostrácodos y otros, que constituyen lo que Sepkoski (1981) denomina "Fauna Paleozoica", dando lugar, según distintos autores, a la mayor biodiversidad conocida hasta entonces (Fig. 18). En las figuras 4 y 6, se

observa que los trilobites del Ordovícico, además de recuperar casi totalmente la importancia en cuanto al número de familias presentes, muestran un marcado provincialismo en su comienzo (Fig. 9), y desarrollan una variabilidad morfológica máxima a lo largo de su historia (Rábano, 1999); esto coincide con la aparición y desarrollo de órdenes como los Phacopida y Proetida, mientras que los ya representados en el Cámbrico, excepto los Redlichiida, se continúan con más o menos éxito. En este Período los trilobites ocuparon prácticamente todos los medios marinos (Fig. 4) y se desarrollan ampliamente en algunos, como el arrecifal; los tipos morfológicos que aparecen en el medio arrecifal van a mantenerse a lo largo del tiempo, con muy pocas variaciones, en los distintos géneros que se suceden a lo largo del Paleozoico. En distintas áreas aisladas se ha mostrado la existencia de radiaciones adaptativas originadas por una forma ancestral invasora, lo que indica que los trilobites poseían también durante el Ordovícico un gran potencial de diversificación morfológica. Al final del Período sobrevino una gran extinción que eliminó más del 70% de las especies, alrededor de 100 familias de invertebrados marinos e incluso desaparecieron en este evento taxones superiores. A los trilobites les afectó de tal manera que desaparecieron, además de especies, géneros y familias, superfamilias, subórdenes e incluso órdenes completos, como los Agnostida y Asaphida (Figs. 8), y no volvieron a alcanzar nunca más su esplendor anterior. Chatterton y Speyer (1989, 1997), han estudiado los trilobites en el tránsito Ordovíci-

co/Silúrico y las distintas estrategias adoptadas en su desarrollo larval (Fig. 10, I-II-IIIa-IIIb). El resultado es que la gran mayoría de trilobites que superaron la barrera de la glaciación finiordevónica (Figs. 11 y 12), eran formas cuyas larvas poseían un desarrollo bentónico desde el comienzo de su fase protáspide (Fig. 10, IIIa-IIIb), o bien su fase protáspide planctónica era muy corta (Fig. 10, II), mientras que las formas cuyas protáspidas tenían desarrollo planctónico (Fig. 10, I), redujeron drásticamente su número en ese tiempo (Figs. 11 y 12), posiblemente al no poder soportar las condiciones de frío intenso de las aguas de superficie.

Se han aportado pruebas a favor y en contra de la glaciación como la causante de esta gran extinción, pero también se han sugerido otros fenómenos que la pudieron provocar; posiblemente a finales del Ordovícico existió una crisis de salinidad o incluso cambios en las condiciones de pureza y oxigenación de las aguas, con fenómenos de afloramiento de aguas profundas (*upwellings*); estos fenómenos, según distintos autores, pudieron ser causadas por una rápida transgresión, por cambios en la dirección de las corrientes marinas o, incluso, por el impacto de meteoritos, y pudieron haber provocado, por ejemplo, la extinción casi completa de los organismos arrecifales, de numerosos taxones de graptolitos y del fitoplankton, registrado en los mares de la época.

Los datos existentes sugieren que lo más probable es que se debiera a la conjunción de varias de las causas que se han invocado, y también se ha pensado que esta extinción pudo haberse desarrollado en distintas etapas. Así, en un principio el enfriamiento afectaría a las faunas de los mares cálidos y éstas migrarían hacia latitudes más bajas cerca del ecuador; posteriormente le seguiría un descenso en el nivel del mar, debido en parte a la formación de casquetes polares, que produciría una regresión y la correspondiente reducción de las áreas habitables de las plataformas. Al final del evento, se produciría la extinción de la cosmopolita "fauna de *Dalmanitina-Hirnantia*", cuya repartición geográfica, como muestra por ejemplo *Mucronaspis* (Fig. 13), nos indica la pérdida del provincialismo anterior.

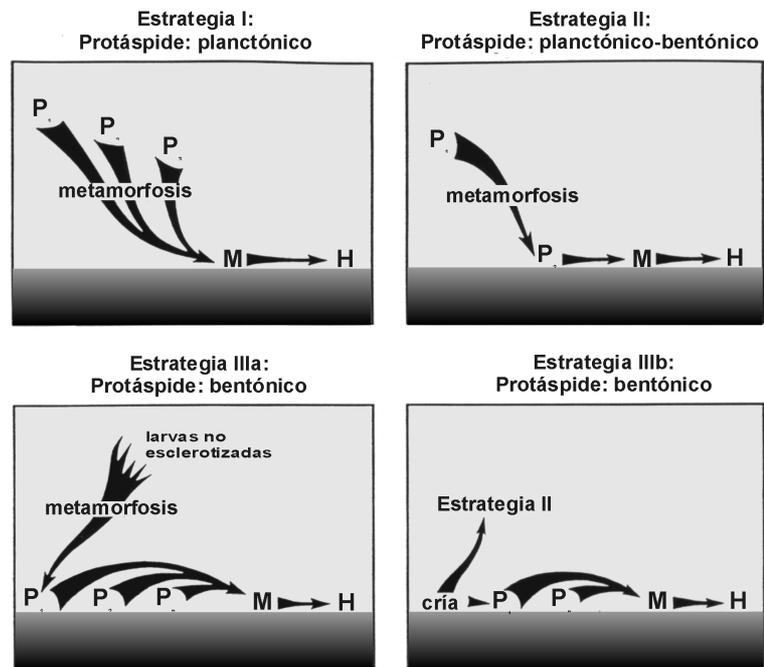


Fig. 10. Modelo de desarrollo larval en trilobites. P= Periodo protáspide; M= Periodo meráspide; H= Periodo holáspide. (Tomado de Chatterton y Speyer 1997, Fig 156).

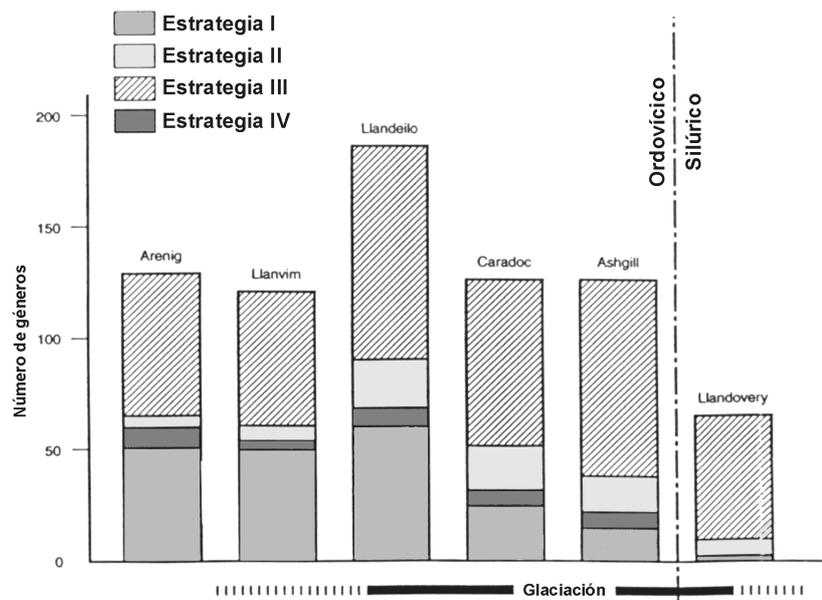


Fig. 11. Histogramas que muestran el número de géneros de trilobites en el Ordovícico y Silúrico Inferior. Se incluye una estrategia más, estrategia IV, que corresponde a las formas con adultos pelágicos, los cuales no superan el evento finiordevónico. (Tomado de Chatterton y Speyer 1997, Fig 164).

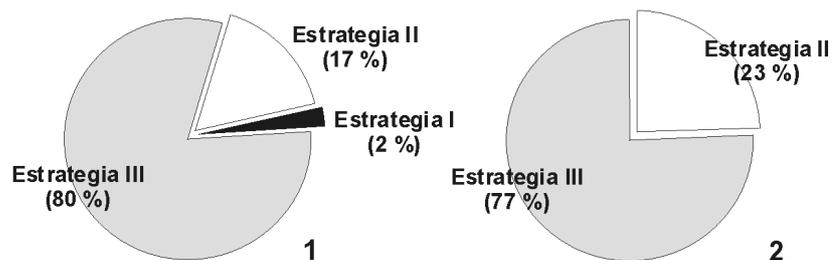
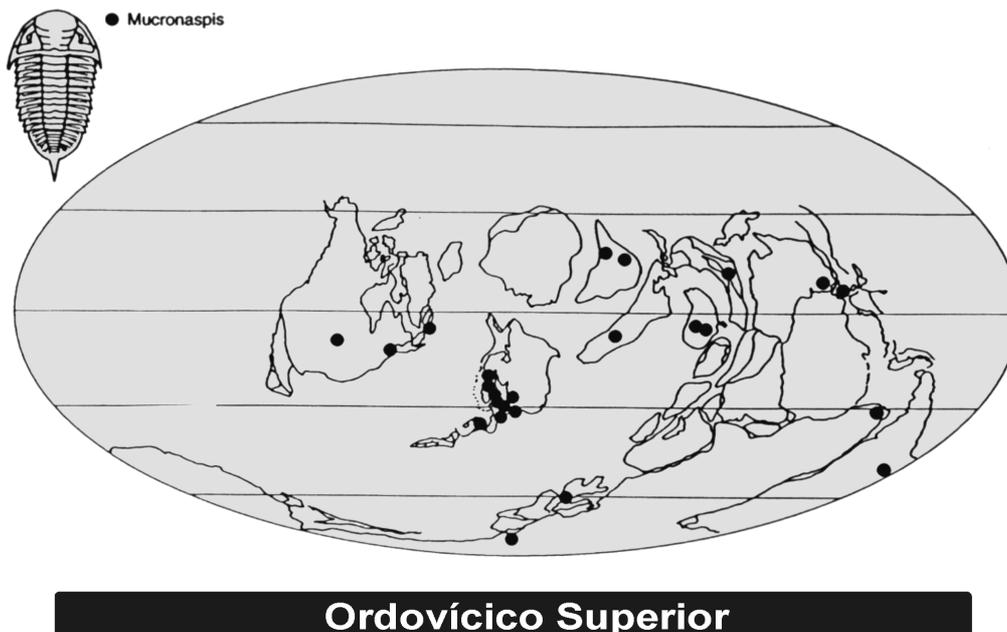


Fig. 12. 1, Porcentaje de géneros, según las distintas estrategias de desarrollo larval de trilobites, que sobrevivieron a la extinción de finales del Ordovícico, y 2, nuevos géneros originados en el Silúrico Inferior. (Tomado de Chatterton y Speyer 1997, Fig 165).



**Fig. 13.** Reconstrucción paleogeográfica a finales del Ordovícico (basada en los mapas de Scotese & McKerrow, 1990), mostrando la amplia distribución de *Mucronaspis* por todos los continentes durante la glaciación. (Tomado de Fortey & Owens 1997, Fig. 208).

En la península Ibérica, el Ordovícico está muy bien representado y está constituido prácticamente por sedimentos siliciclásticos, a excepción de niveles poco potentes de calizas y margas que se encuentran prácticamente restringidos al Ashgillense; en estos niveles carbonatados se han hecho distintos estudios, destacando el que sobre los trilobites realizó Hammann (1992), discípulo de Sdzuy. La fauna durante el Ordovícico Inferior es muy pobre, y las publicaciones que hacen referencia a los trilobites procedentes de estos materiales son muy escasas; posiblemente esta carencia se debe a que los sedimentos de esta edad, areniscas y cuarzoareniscas, son similares a los de la parte superior del Cámbrico y no son los más adecuados para la conservación de faunas fósiles.

Es en las pizarras del Ordovícico Medio donde encontramos esa profusión de fauna fósil a la que hacen alusión tantos autores y que hemos podido constatar personalmente durante el desarrollo de diferentes proyectos de investigación. Los trilobites constituyen normalmente una parte muy importante de la fauna citada en los distintos yacimientos que se encuentran en las diferentes formaciones distinguidas en la geología ibérica.

Aunque los trilobites del Ordovícico Medio de España se conocen desde el siglo pasado, los primeros estudios modernos realizados de forma sistemática se deben a Hammann, quien en 1971 inició sus publicaciones sobre estos fósiles. La Zona Centroibérica se ha revelado la más fosilífera de todas y hay que destacar, entre otros trabajos, la tesis doctoral de Rábano (1989), quien cita la presencia de sesenta y cuatro especies diferentes de trilobites en el sector meridional de dicha Zona.

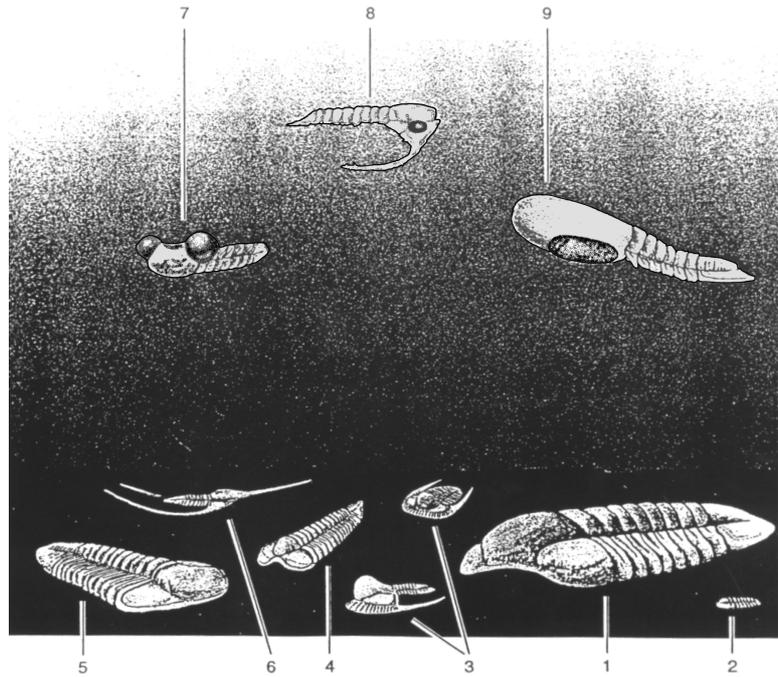
En el noroeste peninsular, los estudios paleontológicos realizados hasta esta última década no aportaron un número importante de fósiles. En lo referente a la Zona

Cantábrica, dentro de los materiales del Ordovícico Medio, según García-Alcalde (1995), se habían citado hasta esa fecha un total de 36 taxones diferentes, de los que 13 correspondían a trilobites. En la Zona Asturoccidental-leonesa el número de taxones encontrados dentro de las pizarras de la Formación Luarca era algo superior, debido a trabajos clásicos como el de Barrois (1882), y, principalmente, a los que Hernández Sampelayo cita en sus obras publicadas entre "Los fósiles de Galicia..." de 1915 y los "Graptolítidos españoles" de 1960; a estos estudios hay que añadir los más modernos de Gutiérrez Marco (1986), Gutiérrez-Marco y Rábano (1984, 1997) y Truyols *et al.* (1997).

Los estudios llevados a cabo en esta última década sobre las faunas del Ordovícico Medio de Asturias, León y Galicia, se recogen en el trabajo de Gutiérrez-Marco *et al.* (1999), donde se estudian 76 localidades que comprenden más de un centenar de yacimientos. Los autores muestran en una tabla 79 taxones de invertebrados en la Zona Cantábrica, de los que 25 corresponden a trilobites, mientras que en la Zona Asturoccidental-leonesa el número se reduce a 44 taxones diferentes entre los que destacan los trilobites con 19 de ellos; aquí se incluyen también los yacimientos de la Zona Centroibérica septentrional, en el denominado "Dominio del Olla de Sapo", donde se citan 32 taxones diferentes, de los que 9 son trilobites.

El número de taxones citado en este último trabajo duplica los conocidos hasta entonces en la Zona Cantábrica. Aunque los autores tenían originalmente la idea de que los hallazgos en las Zonas Asturoccidental-leonesa y Centroibérica septentrional iban a ser mayores, debido a la gran extensión de los afloramientos de las pizarras del Ordovícico Medio en esas áreas, no fue así. Esta pobreza de faunas, tanto en número de formas como en diversidad taxonómica,

**Fig. 14.** Asociación atelóptica de formas ciegas o con ojos muy reducidos, de trilobites bentónicos (núm. 1-6), que se pueden encontrar junto con restos de formas mesopelágicas provistas de grandes ojos (núm. 7-9) que caerían al fondo. 1 *Illaeonopsis*; 2 *Shumardia*; 3 *Bergamia*; 4 *Colpocoryphe taylorum*; 5 *Ormathops nicholsoni*; 6 *Ampyx*; 7 *Pricyclopyge*; 8 *Bohemilla (Fenniops)*; 9 *Degamella*. (Tomado de Fortey y Owens 1987, Fig. 13).



les hace suponer, de acuerdo con autores anteriores, que estas regiones corresponderían a las zonas más profundas con escasa circulación de aguas. Es también en la Zona Asturoccidental-leonesa, donde se cita la posible presencia de una fauna epibentónica profunda de trilobites rafiofóridos provistos de largas espinas, genales y cefálica, que les impediría su hundimiento en los fondos blandos (Fortey y Owens, 1978, 1987); en estas pizarras se encuentran también, esporádicamente, faunas propias de comunidades atelópticas de medios bentónicos profundos, así como restos de formas pelágicas que caerían al fondo (Fig. 14).

Aunque la abundancia de fauna en la Zona Cantábrica, en relación con la que se encuentra en otras áreas del noroeste peninsular es grande, no puede compararse con la que se encuentra en otras regiones; así por ejemplo, en las "Capas con Tristani" surcentroibéricas, se han citado más de 120 taxones tan solo en el Oretaniense (Gutiérrez-Marco *et al.* 1984), entre los que Rábano (1989) describe más de sesenta especies de trilobites.

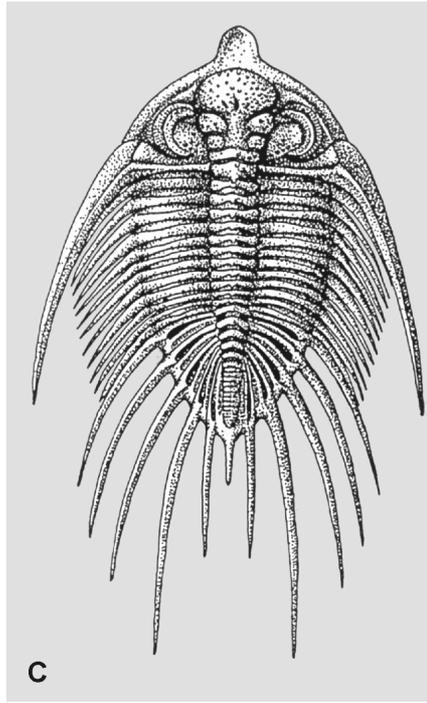
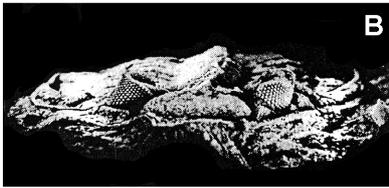
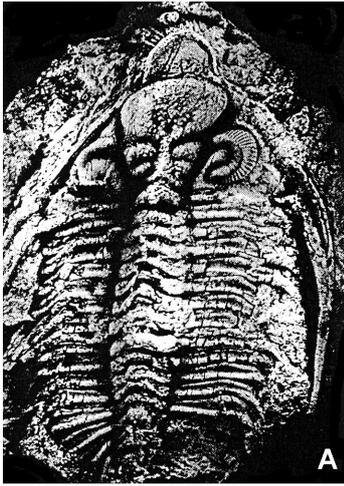
El Ordovícico Superior de la Cordillera Cantábrica presenta una superficie de afloramientos reducida, y paleontológicamente solo tiene una riqueza faunística importante el yacimiento de Portilla de Luna de calizas del Ashgill pre-Hirnantense, donde Gutiérrez-Marco *et al.* (1996), citan la presencia de unos cuarenta taxones de invertebrados entre los que destacan los braquiópodos y equinodermos, e indican la presencia de una docena de ejemplares que corresponden a dos especies de trilobites. Los equinodermos son la fauna más importante que aparece en los niveles comparables a los de Portilla de Luna, mientras que los braquiópodos, que son los que les siguen en importancia, se encuentran junto con briozoos y escasos restos de trilobites mal conservados, en los niveles pizarrosos del Ordovícico final pre-Hirnantense. En distintas localidades se encuentran unos niveles de pelitas y limolitas, con granos y cantos de cuarzo que en el Manto de

Mondoñedo alcanzan hasta tres centímetros de diámetro. La potencia de dichas capas varía entre los 7 y 20 m, y por su posición estratigráfica y características corresponderían a las llamadas "pelitas con fragmentos" relacionadas con la gran glaciación del Ordovícico terminal, la cual, como ya indicamos antes, se ha invocado en repetidas ocasiones como la causante de la gran extinción ocurrida en ese tiempo.

Las condiciones de aguas estratificadas con condiciones anóxicas en sus fondos, acedidas durante el Ordovícico terminal, se continúan durante el Silúrico Inferior, tal como se deduce de las pizarras negras que se encuentran repartidas por casi todo el mundo. A partir del Silúrico Inferior las faunas fueron recuperándose, unas, como los graptolitos, rápidamente, mientras que otras, como los organismos arrecifales, lo hicieron más lentamente. Los arrecifes son prácticamente inexistentes en el Llandoveryense y Wenlockiense inferior, mientras que a partir de ese momento cada vez van adquiriendo una mayor importancia hasta alcanzar su máximo desarrollo durante el Devónico, antes de sufrir la gran extinción que marca el límite Frasnense/Fameniense.

El Silúrico va a suponer también para los trilobites un período de recuperación y hay que esperar hasta el Devónico para que vuelvan a tener importancia en el registro fósil de la península Ibérica.

En la Cordillera Cantábrica los trilobites son muy escasos en el Silúrico, aunque además de las formas de *Calymene* sp. y *Leonaspis* sp., citadas por Aramburu *et al.* (1992), se han encontrado unos pocos ejemplares de *Dalmanites* sp. en las pizarras negras con graptolitos monógráptidos del Llandoveryense. La presencia de *Dalmanites* sp., igual que la del rafiofórido citado en el Ordovícico, indica condiciones de vida bentónica profunda en el límite, o ligeramente por debajo, del nivel de acción de las olas de tormenta (Fortey y Owens, 1978).



**Fig. 15.** *Alcaldops*, género de trilobites con grandes ojos y un exoesqueleto muy ligero (incluso sin mineralizar en algunas partes) y aerodinámico propio de formas pelágicas. A-B: molde en látex del ejemplar DPO 10.985, vistas dorsal y frontal. C: reconstrucción de *Alcaldops alcaldei*; las zonas en negro que se observan en el pigidio corresponden a las partes no mineralizadas.

Todos los grandes grupos de trilobites del Silúrico van a continuarse después del límite con el Devónico (Fig. 8). De éstos, hay algunos taxones de Phacopina, Scutelluina o Proctoidea que llegarán durante este Período a alcanzar un importante éxito evolutivo con una gran variabilidad morfológica (Fig 4).

Los trilobites del Devónico son conocidos en España también desde el siglo XIX. En la Cordillera Cantábrica ya en trabajos clásicos como el de Casiano de Prado y Verneuil (1850), o el de Barrois (1882), se citan, entre otros fósiles, distintas especies de trilobites devónicos, pertenecientes sobre todo a las familias Phacopidae y Dalmanitidae. Muchos de los representantes de esta última familia se consideraron como diferentes especies de *Cryphaeus*, y hoy en día se incluyen dentro de distintos géneros de la subfamilia Asteropyginae.

Aunque no estén representadas en la figura 4 hay que incluir también las formas pelágicas de grandes ojos. Algunas de estas formas las encontramos en pizarras depositadas en condiciones de mar abierto, junto con dacioconáridos y cefalópodos goniatítidos (García-Alcalde y Arbizu, 1976).

En este medio pelágico debieron de vivir algunos trilobites que, como *Alcaldops* (Fig. 15), poseen un perfil muy aerodinámico con largas espinas que le servirían de timones para mantener el equilibrio, un exoesqueleto muy delgado e incluso sin mineralizar en algunas de sus partes, como en los pigidios con segmentación "*alcaldei*" (Arbizu, 1979), donde la práctica totalidad del amplísimo surco interpleural se presenta como una perforación que les daría gran ligereza, y unos grandes ojos con un elevado número de lentillas que les permitiría, igual que a algunos cangrejos pelágicos actuales, poder ver bien a profundidades donde la luz es tenue durante el día, así como por la noche cuando suben a la superficie para alimentarse.

En cuanto a la evolución y filogenia de los trilobites destacaremos que, por ejemplo, tal como recogen Lieberman y Kloc (1997), sobre la subfamilia Asteropyginae se propusieron, entre 1970 y 1983, cinco filogenias diferentes (Haas, 1970; Gandl, 1972; Arbizu, 1979; Morzadec, 1983; Smeenk, 1983), de las cuales las de Arbizu (1979) y Smeenk (1983), se basan principalmente en los datos aportados por los trilobites encontrados en la Cordillera Cantábrica.

Durante el Devónico se han detectado más de diez eventos de extinción y posterior aparición de otros taxones; en los trilobites Asteropyginae se ha podido mostrar la relación de la evolución y diversidad del grupo con las variaciones eustáticas (Morzadec, 1992).

Sobre los eventos globales que han sido registrados en la Cordillera Cantábrica, y su correlación con otras áreas del suroeste de Europa durante el Devónico, hay que destacar el estudio realizado por García-Alcalde (1998); muchos de estos eventos debieron estar ligados a pulsos transgresión/regresión que provocaron, posiblemente junto con otras causas, numerosas crisis biológicas en un mundo con una paleogeografía muy cambiante. Entre los eventos de extinción ocurridos durante este Período destaca el denominado *Kellwasser*, que se encuentra situado temporalmente en el tránsito Frasnense/Famenense.

En los trabajos realizados en las distintas cuencas devónicas sobre las faunas de trilobites, el momento de mayor variabilidad y número de taxones de las distintas categorías es durante el Emsiense (Fig. 8), y a partir de ese momento las sucesivas crisis van a hacer disminuir paulatinamente el número de ellos hasta que en el evento *Kellwasser*, que por sus características y efectos se ha comparado con la extinción ocurrida a finales del Ordovícico, sufren una extinción masiva (Figs. 8 y 16). Este evento provocó una brusca extinción pero aún a mayor escala que la



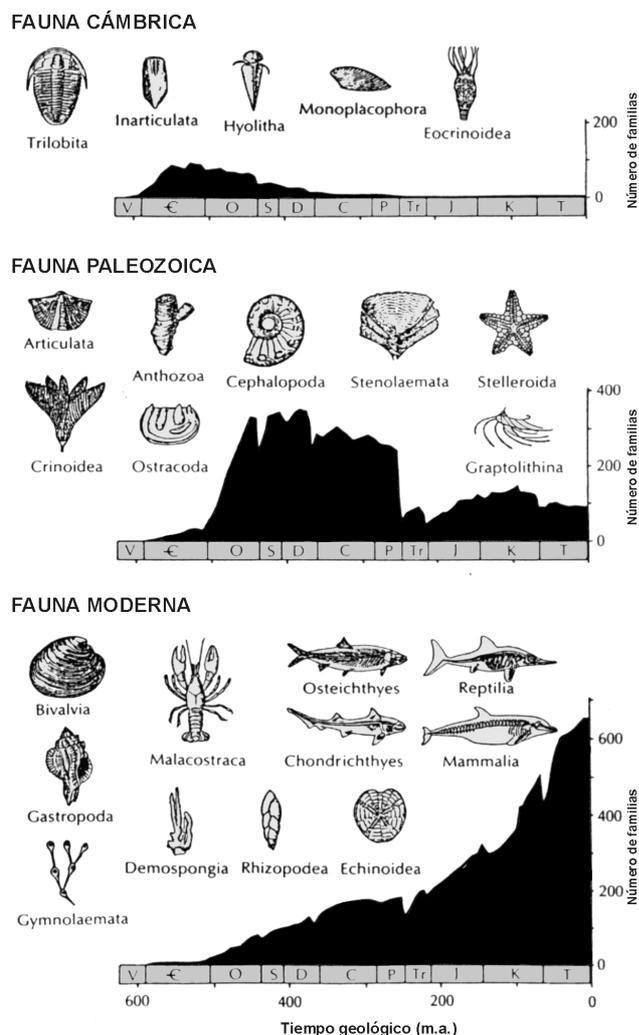


Fig. 18. Los tres tipos principales de faunas marinas, que corresponden a las radiaciones cámbrica, ordovícica y postpaleozoica (Tomado de Sepkoski 1984).

En la Cordillera Cantábrica los sedimentos del Pérmico presentan poca superficie de afloramientos y hasta ahora sólo se han encontrado rocas propias del dominio continental, por lo que no se han encontrado restos de trilobites en ellos que nos puedan ayudar a conocer las últimas formas que existieron en los mares de los tiempos finales del Paleozoico.

### Nota

Previamente a la exposición de este tema se mostró un caso de convergencia morfológica entre los proarticulados y un tipo de ootecas de insectos actuales detectado en las montañas leonesas. Esto aclaraba el resumen presentado anteriormente al congreso y que era previo al descubrimiento de la verdadera naturaleza de los pretendidos proarticulados. En resumen se indicó que las causas de este error fueron, en primer lugar, la asunción, por parte del autor, de que los dos ejemplares que le fueron entregados para su estudio procedían de muestras de roca fresca; en segundo lugar, los análisis no destructivos realizados de la cubierta externa de las muestras revelaba una naturaleza mineral que podía corresponder a la propia de silicatos o geles de sílice alterados. Por último, las observaciones que sobre fotografías de los ejemplares indicó un reputado especialista en el tema, siempre desde la prudencia de la identificación fotográfica, sobre la posible pertenencia a formas de Bilateria axialmente asimétricos.

### Agradecimiento

Agradezco a mi amigo y compañero Jenaro García-Alcalde el haber puesto a mi disposición sus apuntes del Curso de Doctorado sobre Extinciones, "El día después", así como la corrección y sugerencias que ha realizado sobre el escrito original que ha sido mejorado notablemente.

El límite Devónico/Carbonífero se encuentra bien documentado paleontológicamente en la parte más alta de la Formación Vidrieros, aunque los últimos trilobites devónicos de la Cordillera Cantábrica se encuentran unos veinte metros por debajo de este límite señalado por el evento *Hangenberg* (Sanz-López *et al.*, 1999).

Este golpe fue demasiado fuerte para los trilobites supervivientes y los pocos Phacopinidae que sobrevivieron al evento *Kellwasser* desaparecieron en el tránsito Fameniense/Turnesiense, y ya en el Carbonífero sólo encontramos formas pertenecientes al Orden Proetida (Figs. 8 y 16). Estos proetidos del Paleozoico Superior ya no fueron muy numerosos en el registro fósil, aunque en algunas localidades pueden presentar alguna importancia.

Los trilobites del Carbonífero se conocen también en la Cordillera Cantábrica desde el siglo pasado (Barrois, 1882), aunque el número de taxones citados no era muy grande. Se debe a la escuela de Würzburg, con los estudios de Gandl que describe y cita el mayor número de taxones de trilobites de esta región, el conocimiento de la importancia de este grupo en esta región, desde el Turnesiense (Gandl, 1973), hasta el Estefaniense (Gandl, 1985).

De todas maneras, estos supervivientes del Paleozoico Superior no pudieron diversificarse ni conquistar ventajosamente, frente a otros competidores, los distintos biotopos, lo que les hubiera supuesto un éxito evolutivo.

Las pocas posibilidades de diversificación que tuvieron los trilobites a partir del evento *Kellwasser* hizo que siguiera disminuyendo su número hasta estar representados sólo por dos géneros, *Pseudophillipsia* y *Acropyge*, poco antes de su extinción total.

La desaparición de los trilobites ocurre unos pocos millones de años antes de la mayor crisis biológica que se conoce en la historia, y puede considerarse como el prelude de la gran catástrofe biológica que acompañará a la dramática regresión que ocurrió a finales del Pérmico; en estos momentos ocurrió la desaparición prácticamente total del medio arrecifal y periarrecifal, lo que supuso, según Sepkoski (1984), la gran reducción de la Fauna del Paleozoico que cedería el paso a la Fauna Moderna (Fig. 18).

## Bibliografía

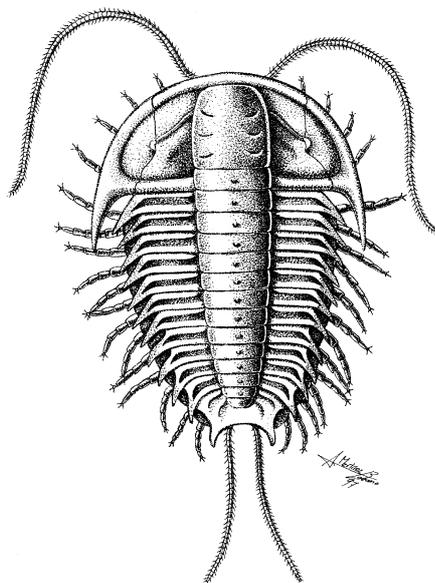
- ARAMBURU, C., TRUYOLS, J., ARBIZU, M., MÉNDEZ-BEDIA, I., ZAMARREÑO, I., GARCÍA-RAMOS, J.C., SUÁREZ DE CENTI, C. & VALENZUELA, M. 1992. El Paleozoico Inferior de la Zona Cantábrica. In J.C. Gutiérrez-Marco, J. Saavedra, I. Rábano (eds.), *Paleozoico Inferior de Ibero-América. Universidad de Extremadura*, 397-421.
- ARBIZU, M. 1979. Asteropyginae (Trilobita) du Dévonien des Montagnes Cantabriques (Espagne). *Bulletin de la Société Géologique et Mineralogique de Bretagne*, (C), **9** (2): 59-102.
- ARBIZU, M. 1985. Trilobites Phacopinae de la Formación Vidrieiros en el área de Gildar-Montó (León, NO de España) y su distribución estratigráfica. *Trabajos de Geología, Universidad de Oviedo*, **15**: 65-75.
- ARBIZU, M., GARCÍA-ALCALDE, J.L. & MONTESINOS, J.R. 1986. La edad de la Formación Murcia en el Dominio Palentino (Cordillera Cantábrica, NO de España). *Paleontología y evolución*, **20**: 87-91.
- BARROIS, Ch. 1882. Recherches sur les terrains anciens des Asturies et de la Galice (Espagne). *Mémoires de la Société Géologique du Nord*, **2**: 1-630.
- BRIGGS, D.E.G., FORTEY, R.A. & CLARKSON, E.N. 1988. Extinction and the fossil record of the arthropods. In G. P. Larwood (ed.), *Extinction and Survival in the fossil record. Systematics Association, Clarendon Press*, Volumen especial, 34, 171-209.
- CLARKSON, E. N. K. 1993. Arthropods. In Clarkson, E. N. K. (ed.), *Invertebrate Palaeontology and Evolution. Chapman & Hall*, 339-395.
- CONWAY MORRIS, S. 1987. The search for the Precambrian/Cambrian boundary. *American Scientist*, **75**: 156-167.
- CHATTERTON, B. D. E. & SPEYER, S. E. 1989. Larval ecology, life history strategies, and patterns of extinction and survivorship among Ordovician trilobites. *Paleobiology*, **15**: 118-132.
- CHATTERTON, B. D. E. & SPEYER, S.E. 1997. Ontogeny. In: H.B. Whittington et al. (eds.), *Treatise on Invertebrate Paleontology. Part O, Arthropoda 1, Trilobita. The Geological Society of America & The University of Kansas*, 173-247.
- FEIST, R. 1991. The late Devonian trilobite crises. *Historical Biology*, **5**: 197-214.
- FEIST, R & SCHINDLER, E. 1994. Trilobites during the Frasnian Kellwasser crisis in European Late Devonian cephalopod limestones. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, **169**: 195-223.
- FORTEY, R.A. & OWENS, R.M. 1978. Early Ordovician (Arenig) stratigraphy and faunas of the Carmarthen district, southwest Wales. *Bulletin of the British Museum (Natural History), Geology*, **30**: 225-294.
- FORTEY, R.A. & OWENS, R.M. 1987. The Arenig Series in South Wales: Stratigraphy and Palaeontology. I. The Arenig Series in South Wales. *Bulletin of the British Museum (Natural History), Geology*, **41**: 67-307.
- FORTEY, R.A. & OWENS, R.M. 1997. Evolutionary history. In: H.B. Whittington et al. (eds.), *Treatise on Invertebrate Paleontology. Part O, Arthropoda 1, Trilobita. The Geological Society of America & The University of Kansas*, 250-287.
- GANDL, J. 1972. Die Acastavinae und Asteropyginae (Trilobita) Keltiberiens (NE-Spanien). *Abhandlungen der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft.*, **530**: 1-184.
- GANDL, J. 1973. Die Karbon-Trilobiten des Kantabischen Gebirges (NW-Spanien), 1: Die Trilobiten der Vegamián-Schichten (Ober-Tournaí). *Senckenbergiana Lethaea*, **54** (1): 21-63.
- GANDL, J. 1985. Trilobites from the upper Carboniferous of the Cantabrian Mountains (NW-Spain) and Their biostratigraphic significance. *X Congreso Internacional de Estratigrafía y Geología del Carbonífero*, Madrid 1983, 2, 501-507.
- GARCÍA-ALCALDE, J. L. 1995. L'évolution paléogéographique prévarisque de la Zone Cantabrique (Espagne). *Revista Española de Paleontología*, **10**: 9-29.
- GARCÍA-ALCALDE, J.L. 1998. Devonian events in northern Spain. *Newsletters in Stratigraphy*, **36** (2-3): 157-175.
- GARCÍA-ALCALDE, J.L. & ARBIZU, M. 1976. Les faunes pélagiques du Dévonien moyen de León (versant méridional des Montagnes Cantabriques, NO de l'Espagne). *Annales de la Société Géologique du Nord*, **96**: 13-417.
- GUTIÉRREZ-MARCO, J.C. 1986. *Graptolitos del Ordovícico español*. Tesis doctoral, Universidad Complutense de Madrid, 701 p. (ined.)
- GUTIÉRREZ-MARCO, J.C. & RÁBANO, I. 1984. Fósiles ordovícicos del sinclinal de Villadrid (Zona Asturoccidental-leonesa, NW de España). *Cuadernos do Laboratorio Xeolóxico de Laxe*, **7**: 213-216.
- GUTIÉRREZ-MARCO, J.C. & RÁBANO, I. 1997. Los materiales del Ordovícico y Silúrico de la región limítrofe entre los dominios de Caurel-Peñalba (Zona Asturoccidental-leonesa) y Truchas (flanco norte del Antiforme del Olló de Sapo: Zona Centroibérica). In A. Grandal d'Anglade, J.C. Gutiérrez-Marco, L. Santos Fidalgo (eds.). *XIII Jornadas de Paleontología y V Reunión Internacional PIGC 351*, 298-313.
- GUTIÉRREZ-MARCO, J.C., RÁBANO, I., PRIETO, M. & MARTÍN, J. 1984. Estudio bioestratigráfico del Llanvirn y Llandeilo (Dobrotiviense) en la parte meridional de la zona Centroibérica (España). *Cuadernos de Geología Ibérica*, **9**: 289-321.
- GUTIÉRREZ-MARCO, J.C., ARAMBURU, C., ARBIZU, M., MÉNDEZ-BEDIA, I., RÁBANO, I., & VILLAS, E. 1996. Rasgos estratigráficos de la sucesión del Ordovícico Superior en Portilla de Luna (Zona Cantábrica, noroeste de España). *Geogaceta*, **20** (1): 11-14.
- GUTIÉRREZ-MARCO, J.C., ARAMBURU, C., ARBIZU, M., BERNÁNDEZ, E., HACAR RODRÍGUEZ, M.P., MÉNDEZ-BEDIA, I., MONTESINOS LÓPEZ, R., RÁBANO, I., TRUYOLS, J. & VILLAS, E. 1999. Revisión bioestratigráfica de las pizarras del Ordovícico Medio en el noroeste de España (zonas Cantábrica, Asturoccidental-leonesa y Centroibérica septentrional). *Acta Geológica Hispánica*, **34**(1): 3-87.
- HAAS, W. 1970. Zur Phylogenie und Systematik der Asteropyginae und Beschreibung einiger neuer Arten (Phacopacea, Trilobita). *Senckenbergiana Lethaea*, **51**(3-4): 97-132.
- HAMMANN, W. 1971. Die Placopariinae (Trilobita, Cheirurina; Ordovizium). *Senckenbergiana Lethaea*, **52**(1): 53-75.
- HAMMANN, W. 1992. The Ordovician trilobites from the Iberian Chains in the province of Aragón, NE-Spain. I The trilobites of the Cystoid Limestone (Ashgill Series). *Beringeria*, **6**: 3-144.
- HERNÁNDEZ SAMPELEYO, P. 1915. Fósiles de Galicia. Nota sobre la fauna paleozoica de la provincia de Lugo. *Boletín del Instituto Geológico de España*, **36**: 277-303.
- HERNÁNDEZ SAMPELEYO, P. 1960. Graptolítidos españoles (recopilados por R. Fernández Rubio). *Notas y Comunicaciones del Instituto Geológico y Minero de España*, **57**: 3-78.
- LIEBERMAN, B.S. & KLOC, G.J. 1997. Evolutionary and biogeographic patterns in the Asteropyginae (Trilobita, Devonian) Delo, 1935. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, **232**: 3-127.

- LIÑÁN, E & GÁMEZ-VINTANED, J.A. 1999. La radiación cámbrica: ¿Explosión de biodiversidad o de fosilización?. *Boletín Sociedad Entomológica Aragonesa*, **26**: 133-143.
- LOTZE, F. & SDZUY, K. 1961. Das Kambrium Spaniens. Teil I: Stratigraphie. Teil II: Trilobiten. *Akademie der Wissenschaften und der Literatur. Abhandlungen der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Klasse*, **6-8**: 1- 408.
- MONTESINOS, J.R. & ARBIZU, M. 1988. Ammonoideos y Trilobites de la Formación Vidrieros (Horcada del Oro, Dominio Palentino, NO de España). *Cuadernos do Laboratorio Xeolóxico de Laxe*, **12**: 89-91.
- MORZADÉC, P. 1983. Trilobites du Devonien (Emsien-Famenien) de la rade de Brest (Massif Armoricain). *Palaeontographica*, (A)**181**(4-6): 103-184.
- MORZADÉC, P. 1992. Evolution des Asteropyginae (Trilobita) et variations eustatiques au Dévonien. *Lethaia*, **25**: 85-96.
- PALMER, A. R. 1965. Biomere, a new kind of stratigraphic unit. *Journal of Paleontology*, **39**: 149-153.
- PALMER, A. R. 1984. The biomere problem: Evolution of an idea. *Journal of Paleontology*, **58**: 599-611.
- PRADO, C. DE & VERNEUIL, E. DE 1850. Les terrains de Sabero et des ses environs dans les montagnes de León (Espagne). *Bulletin de la Société Géologique de France*, (2<sup>a</sup>) **7**: 137-186.
- RÁBANO, I. 1989. Trilobites del Ordovícico Medio del sector meridional de la zona Centroibérica española. Parte I. Yacimientos, bioestratigrafía y aspectos paleobiogeográficos. *Boletín Geológico y Minero*, **100** (3): 307-338.
- RÁBANO, I. 1989. Trilobites del Ordovícico Medio del sector meridional de la zona Centroibérica española. Parte II. Agnostina y Asaphina. *Boletín Geológico y Minero*, **100** (4): 541-609.
- RÁBANO, I. 1989. Trilobites del Ordovícico Medio del sector meridional de la zona Centroibérica española. Parte III. Calymenina y Cheirurina. *Boletín Geológico y Minero*, **100** (5): 971-1032.
- RÁBANO, I. 1989. Trilobites del Ordovícico Medio del sector meridional de la zona Centroibérica española. Parte IV. Phacopina, Scutelluina, Odontopleurida y Lichida. *Boletín Geológico y Minero*, **100** (6): 541-609.
- RÁBANO, I. 1999. Historia evolutiva de los trilobites. *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa*, **26**: 225-233.
- RUNNEGAR, B. & BENGSTON, S. 1990. Origin of Hard Parts - Early Skeletal Fossils. In D.E.G. Briggs & P.R. Crowther (eds.). *PALAEOBIOLOGY A SYNTHESIS*, 24-29.
- SANZ-LÓPEZ, J., GARCÍA-LÓPEZ, S., MONTESINOS, J.R. & ARBIZU, M. 1999. Biostratigraphy and sedimentation of the Vidrieros Formation (middle Famennian-lower Tournaisian) in the Gildar-Montó unit (northwest Spain). *Bollettino della Società Paleontologica Italiana*, **37** (2-3): 393-406.
- SDZUY, K. 1961. Das Kambrium Spaniens. Teil II: Trilobiten. *Akademie der Wissenschaften und der Literatur. Abhandlungen der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Klasse*, **7-8**: 217-408.
- SDZUY, K. 1968. Biostratigrafía de la griotte cámbrica de los Barrios de Luna (León) y de otras sucesiones comparables. *Trabajos de Geología, Universidad de Oviedo*, **2**: 45-67.
- SEPKOSKI, J. J. 1984. A kinetic model of Phanerozoic taxonomic diversity. III. Post Paleozoic families and mass extinctions. *Paleobiology*, **10**: 246-267.
- SEPKOSKI, J. J. 1981. A factor analytic description of the Phanerozoic marine fossil record. *Paleobiology*, **7**: 36-53.
- SMEENK, Z. 1983. Devonian trilobites of the southern Cantabrian Mountains (northern Spain) with a systematic description of the Asteropyginae. *Leidse Geologische Mededelingen*, **52** (2): 383-511.
- TRUYOLS, J., GUTIÉRREZ-MARCO, J.C., ARBIZU, M., MÉNDEZ-BEDIA, I., RÁBANO, I. & VILLAS, E. 1997. Bioestratigrafía y correlación de las formaciones pelíticas del Ordovícico Medio en el noroeste de la Península Ibérica: primeros resultados generales. In A. Grandal d'Anglade, J.C. Gutiérrez-Marco, L. Santos Fidalgo (eds.). *XIII Jornadas de Paleontología y V Reunión Internacional PIGC 351*, 118-120.
- WHITTINGTON, H. B. 1966. Phylogeny and distribution of Ordovician trilobites. *Journal of Paleontology*, **40**: 696-737.
- ZAMARREÑO, I. 1972. Las litofacies carbonatadas del Cámbrico de la Zona Cantábrica (NW, España) y su distribución paleogeográfica. *Trabajos de Geología, Universidad de Oviedo*, **5**: 1-118.

Bol. S.E.A., VOLÚMENES MONOGRÁFICOS

## *Paleo-entomología*

nº 16, 1996, 206 pp., 2000 pta.



1. A modo de introducción: Paleontología para Neoentomólogos. A. Melic.
2. La Historia de la Vida. José A. Domínguez.
3. Notas breves: Monegros y el origen de la vida. J. A. Domínguez.
4. Fósiles y fosilización: procesos y resultados de la larga historia subterránea. A. Pardo.
5. Notas Breves: *Megaplanolites ibericus*: un espectacular icnofósil de Teruel. A. Melic.
6. Los trilobites. E. Liñán.
7. Trilobites del Cámbrico aragonés. Taxonomía y bioestratigrafía. O. Martínez-Montero.
8. El registro fósil de los Crustacea: apuntes sobre su origen y evolución. A. Pardo & L. Bolea.
9. Arácnidos fósiles (con exclusión de arañas y escorpiones). J. A. Dunlop.
10. El registro fósil de los escorpiones: entre el agua y la tierra. A. Melic.
11. La historia geológica de las arañas. Paul A. Selden.
12. El registro fósil de un grupo heterogéneo: Myriapoda. A. Melic & D. Grustán.
13. Origen y diversificación de los insectos. Su registro fósil. X. Martínez-Delclos.
14. Yacimientos con insectos fósiles de Aragón (España). E. Peñalver.
15. Los insectos en ámbar. A. Arillo.
16. Notas breves: los insectos del ámbar según Marcial.
17. Notas breves: Algunos artrópodos del ámbar Báltico. J. García Carrillo.
18. Notas breves: Las Petrificaciones. A. Melic y P. Fernández.
19. Técnicas y métodos de obtención, preparación, conservación y estudio de insectos fósiles. E. Peñalver.
20. Entomología del Cuaternario. R. Angus & I. Ribera.
21. Arqueo-entomología: cuando los insectos fósiles contribuyen al conocimiento de nuestro pasado. P. Moret.
22. La cronodiversidad biológica. A. Melic & I. Ribera.