



Universidad de Oviedo



Facultad de Geología

TRABAJO FIN DE GRADO

ESCLERITOS DE INVERTEBRADOS DE LAS CALIZAS DEL CÁMBRICO DE LA CORDILLERA CANTÁBRICA

MIRELLA LÓPEZ MIGUEL

GRADO EN GEOLOGÍA
JULIO - 2021



Escleritos de invertebrados de las calizas del Cámbrico de la Cordillera Cantábrica

Mirella López Miguel

@uniovi.es

Resumen: El contenido en microfósiles de una muestra de caliza del miembro superior de la Formación Láncara cerca de Las Salas (León) y de otra muestra procedente de la parte inferior de la Formación Oville en Sotres (Asturias) es estudiado. Ambas muestras corresponden al Cámbrico medio (intervalo entre los pisos regionales Leonense y Caesaraugustense, entre el Piso global 4 y el Piso Drumense). En las dos muestras abundan los escleritos preservados en fosfato de paleoscolécidos, un grupo con posible afinidad con los priapulidos, que son asignados al parataxon *Hadimopanella oezgueli*. En la segunda muestra se presenta una mayor diversidad y abundancia de otros restos de invertebrados preservados. Entre ellos se han estudiado los radios y escleritos de los canceloriidos, un grupo de afinidad incierta de la Fauna cámbrica. Se reconoce por primera vez la presencia del género *Chancellaria*, así como radios probables de *Archiasterella* en la Formación Oville. La preservación de los microfósiles obtenidos por disolución depende entre otros factores de la diagénesis de las calizas en la que se encuentran.

Abstract: The content in microfossils of a sample of limestone of the upper member of the Láncara Formation near Las Salas (León) and another sample from the lower part of the Oville Formation in Sotres (Asturias) is studied. Both samples correspond to the middle Cambrian (interval between the regional stages Leonian and Caesaraugustan, Global Stage 4 to Stage Drumian). The sclerites preserved in phosphate of palaeoscoleids, a group with possible affinity with the priapulids, are abundant in the two samples. The specimens are assigned to the parataxon *Hadimopanella oezgueli*. The second sample shows a greater diversity and abundance of other preserved invertebrate remains. Among them have been studied the rays and sclerites of the chancelloriids, a group of uncertain affinity of the Cambrian Fauna. The occurrence of the genus *Chancellaria*, as well as probable rays of the genus *Archiasterella* is firstly recognized in the Oville Formation. The preservation of microfossils obtained by dissolution depends, among other factors, on the diagenesis of the limestones in which they are found.

INTRODUCCIÓN

La biota o Fauna cámbrica supuso una revolución en la diversificación y abundancia de la vida en nuestro planeta con el desarrollo y colonización del fondo marino y una proliferación de organismos con esqueleto (Liñán *et al.*, 2009). Esta fauna está compuesta por artrópodos, frecuentes trilobites, braquiópodos, moluscos, esponjas y arqueociatos, que son conocidos regionalmente, y de microfósiles con concha que tienen una asignación biológica problemática, conocidos como “la fauna de conchas pequeñas” (Fig. 1). Estos últimos son predominantes en las primeras capas del Cámbrico y constituyen un grupo en el que coexisten organismos con esqueleto mineralizado y otros en los que la presencia de fluidos en el sedimento bioturbado ha dado lugar a una mineralización secundaria de partes de los restos durante la diagénesis. La reconstrucción de estas faunas tiene lugar a través del estudio de yacimientos paleontológicos excepcionales (*Lagerstätte*) como el de Murero (Zaragoza, Fig. 1) y el estudio de los fósiles en otros yacimientos.

La fauna de conchas pequeñas o SSF (*small shelly fossils*), nombrada así por Matthews y Missarzhevsky (1975), es un término general que se refiere a un conjunto de organismos esqueletizados de pequeño tamaño que se desarrollaron durante el Cámbrico inferior. Se les suele encontrar como microfósiles que se pueden extraer con facilidad al disolver una roca carbonatada con algún ácido débil. La fauna de conchas pequeñas tiene una gran utilidad paleobiogeográfica (Yang *et al.*, 2015) y paleoecológica (Budd y Jackson, 2016), aportándonos mucha información sobre la biota de la explosión cámbrica, así como las primeras fases de la radiación bilateral. También nos sirven como herramientas bioestratigráficas para los intervalos cámbricos desprovistos de trilobites.

Entre las placas o escleritos que suelen aparecer no siempre es posible reconocer la afinidad biológica de las mismas, sobre todo si pertenecen a organismos de dudosa asignación o corresponden a grupos ya extintos. Entre estos últimos se encuentran los escleritos de los paleoscolécidos y de los cancelóridos.

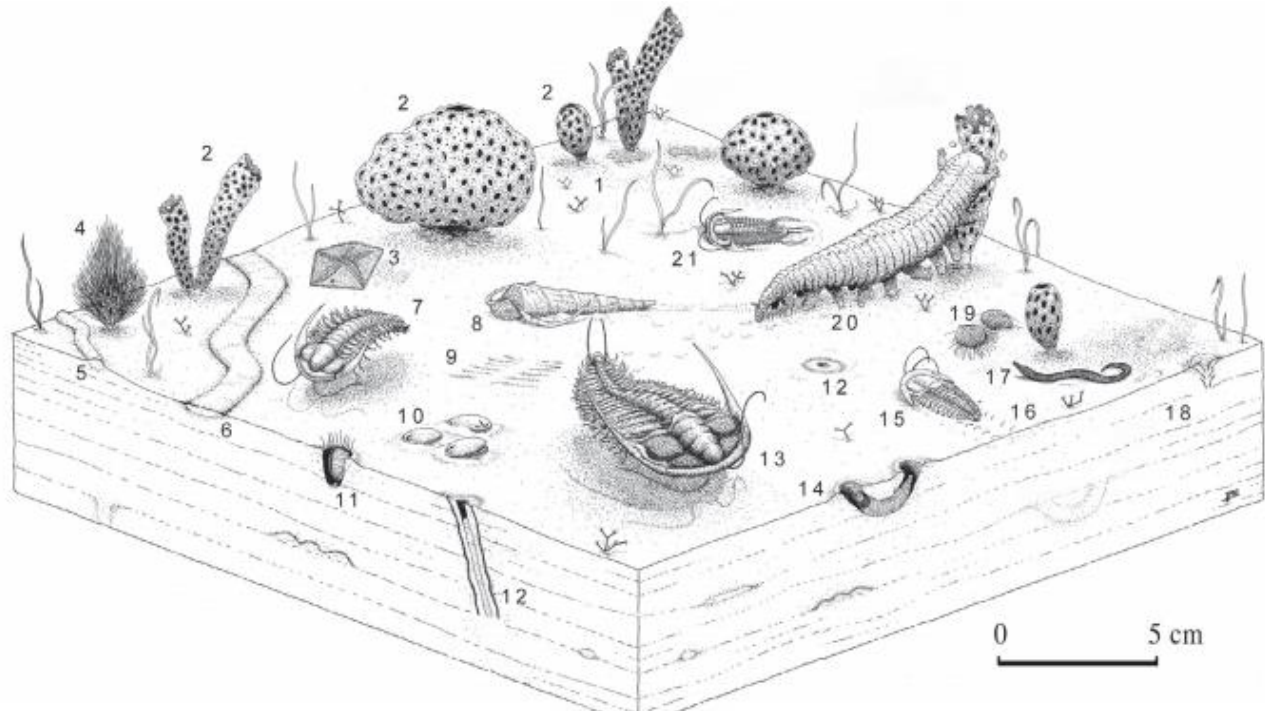


FIGURA 1. Reconstrucción paleoecológica de los niveles altos del Cámbrico Inferior del yacimiento de Murero, modificado de Liñán et al. (1995) en Braga et al. (2009).

Los paleoscolécidos eran un grupo extinto de metazoos vermiformes, con cuerpo alargado, delgado, cilíndrico y anulado, cubierto de una cutícula de escleritos fosfáticos. Estos escleritos poseen formas redondeadas con una ornamentación de tubérculos, de muy pequeño tamaño, formando lo que se denomina el escleritoma (Bengtson, 1985). Según Ivantsov y Wrona (2004) este escleritoma podría haber sido exudado periódicamente, lo que sugieren que pertenecería al subfilo Ecdysozoa (Aguinaldo *et al.*, 1997).

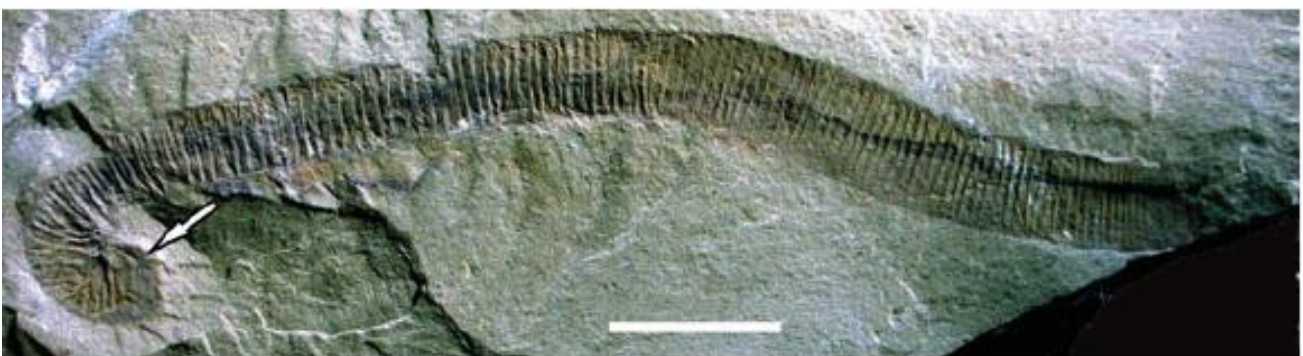


FIGURA 2. *Wronascolex geyienseis*, espécimen casi recto de paleoscolécido con el extremo posterior y el intestino conservados. La flecha blanca indica los ganchos caudales. Imagen de Peng et al. (2016).

La afinidad sistemática de este grupo ha sido ampliamente discutida. A lo largo de la historia han sido relacionados con anélidos (Whittard, 1953), nematomorfos (Wills *et al.*, 2012) o priapúlidos (Conway Morris, 1997) Pero la hipótesis más compartida es que podrían ser un tipo de Cycloneuralia (Zhuravlev *et al.*, 2011) o estar relacionado con el grupo, acercándose más a los priapúlidos o a los nematomorfos (Wills *et al.*, 2012), ya que Conway Morris y Robinson (1986) destacaron la presencia de una probóscide armada en la región proximal de este animal y junto con la pseudosegmentación impiden su asignación al filo de los anélidos.

Los escleritos corresponden a placas dispuestas en filas transversales separadas por surcos que daría lugar a los anillos de la cutícula (Fig. 3) pero que no afectaría a la segmentación de la cavidad corporal, y solo sería epicuticular (no estarían divididos en metámeros) (Kraft y Mergl, 1989).

Para cada uno de estos segmentos aparecen dos filas de escleritos llamados placas, caracterizados por una ornamentación de tubérculos, dispuestos en filas con forma de anillo y posiblemente otras dos filas de escleritos de menor tamaño, llamadas plaquetas de igual morfología. En el lado ventral del tronco aparecerían un tipo de escleritos con espinas en vez de tubérculos (Ivatsov y Wrona, 2004).

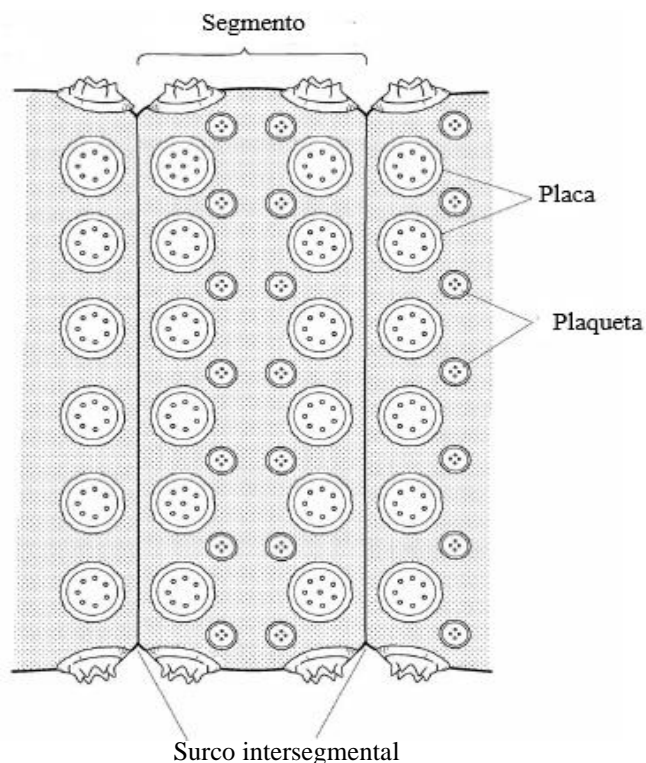


FIGURA 3. Reconstrucción idealizada de los fragmentos de cutícula que muestran la disposición de los escleritos en los anillos del cuerpo de *Paleoscolex sp.* Imagen de Ivatsov y Wrona (2004).

Los restos fósiles de los paleoscolécidos son un componente importante en las comunidades bióticas marinas entre el Cámbrico y el Silúrico, con una amplia distribución geográfica (Australia, Estados Unidos, China, España, Reino Unido, Siberia, Groenlandia, Turquía, Cerdeña, Kazajstán, Irán y Antártida) según García-Bellido *et al.* (2013). Los restos se pueden conservar de tres modos: Uno puede ser la conservación del cuerpo blando (por ejemplo, el tipo *Burgess Shale*), donde se puede llegar a preservar los tejidos blandos (Conway Morris y Robison, 1986; Zhu *et al.*, 2005). El segundo es la preservación tipo “*Orsten*”, donde la cutícula orgánica externa se fosfatiza secundariamente y se conserva como fragmentos microscópicos de la misma de no más de 1 mm de tamaño. No representa el organismo completo pero los escleritos se conservan en su posición original (Müller y Hinz-Schallreuter, 1993; Topper *et al.*, 2010). Y en tercer lugar se encuentran los escleritos aislados, formando parte de la “*small shelly fossil*”. Solo los restos de la primera conservación, de cuerpo entero, son clasificados dentro de una taxonomía biológica. Para el caso de los escleritos aislados usaremos una parataxonomía basada exclusivamente en la forma y ornamentación externa del esclerito. Se conocen los para-géneros: *Milaculum*, *Hadimopanella* y *Kaimenella* (Gedik, 1977; Hinz *et al.*, 1990; van den Boogaard, 1983). La conexión entre un esclerito aislado y un taxón de cuerpo entero puede ser muy difícil de establecer ya que en una misma muestra se han encontrado diferentes escleritos en cuanto a tamaño y ornamentación. Un individuo con el cuerpo preservado puede presentar varios tipos de escleritos que varían a lo largo de la cutícula, y el mismo esclerito se puede encontrar en varias de las especies conocidas a partir de restos de todo el organismo (Müller y Hinz-Schallreuter, 1993).

Los Chancellorídeos o cancelóridos son un grupo de animales extinto del Cámbrico de los cuales no se ha podido concretar su posición filogenética y se incluyen en los coeloscleritofóridos (Liñán *et al.*, 2009). Los restos de sus tejidos permiten interpretar una forma de saco recubierto por un tegumento flexible y formado por escleritos generalmente compuestos (Walcott, 1920; Bengtson y Hou, 2001; Yun *et al.*, 2018) por una serie de radios huecos, que en vida estaban rellenos de materia orgánica (Rigby, 1978; Butterfield y Nicholas, 1996) y se colocaban en forma de roseta (Fig. 4). El escleritoma completo constaría de decenas o cientos de escleritos aumentando su tamaño desde la parte abapical a la apical, gradualmente (Yun *et al.*, 2018).

Los escleritos formaban parte del tegumento externo, apuntando las puntas de sus rayos hacia fuera, y teniendo un efecto disuasorio en los depredadores (Bengtson y Collins, 2015). Estos escleritos no muestran líneas de crecimiento ni indicadores de crecimiento por acreción, por lo que no debieron crecer una vez formados (Bengtson y Conway Morris, 1984). Los cancelóridos eran unos animales sedentarios que en el *Lagerstätte* de *Burgess Shale* aparecen de tres modos diferentes (Bengtson y Collins, 2015): como bulbos de raíz unidos a granos gruesos del sedimento marino, a conchas o esqueletos en el fondo del mar, o unidos a organismos vivos como esponjas, braquiópodos o incluso a otros cancelóridos. Podemos interpretar estos animales como habitantes de sustratos duros que para adaptarse a sedimentos blandos se adherían a objetos o utilizaban como bulbos o raíces que anclaban el animal al sedimento (Janussen *et al.*, 2002). No se han encontrado evidencias de órganos internos como podría ser el intestino. Algunos ejemplares han aparecido parcialmente reducidos, sugiriendo que podrían contraer su cuerpo para expulsar el material de desecho de la actividad corporal.

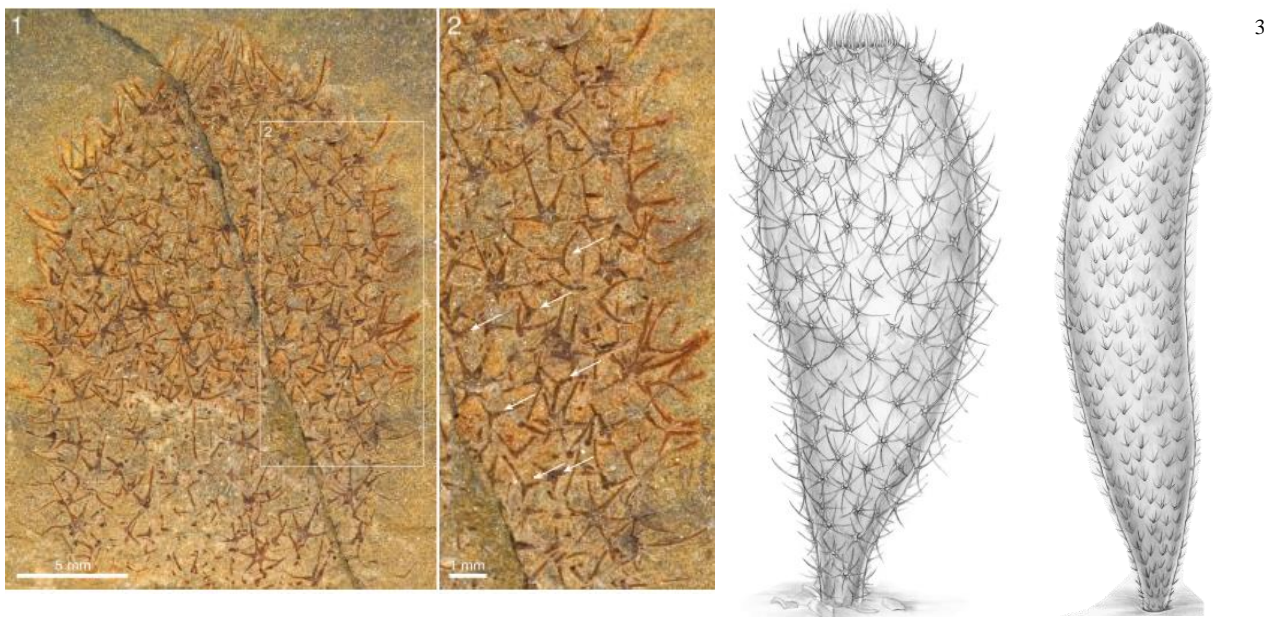


FIGURA 4. 1. Chancelloria eros. 2. Detalle (posición marcada por el rectángulo blanco), 3. Reconstrucción en vida de Chancelloria eros y Archiasterella coriacea respectivamente. Dibujo de Pollyanna von Knorring e imágenes extraídas de Bengtson y Collins (2015).

Objetivos

Los objetivos de este trabajo son el estudio e identificación de los escleritos o restos de microfósiles del Cámbrico, particularmente los de paleoscolécidos y cancelóridos, obtenidos en la disolución de dos calizas de la Cordillera Cantábrica, que fueron recogidas en el miembro superior de la Formación Láncara cerca de la cantera de Las Salas (León) y en la Formación Oville en Sotres (Asturias). Estas muestras se sumarán a unas pocas muestras conocidas en los trabajos previos, en particular resulta interesante la muestra obtenida en una caliza de la Formación Oville, ya que es rara la presencia de estos fósiles en dicha formación.

CONTEXTO GEOLÓGICO

El Cámbrico de la Cordillera Cantábrica se dispone mediante una discordancia sobre rocas del Precámbrico. La sucesión del Cámbrico alcanza 2700 m de espesor y fue subdividida en tres formaciones por Lotze (1961) (Fig. 5): La Formación La Herrería, siliciclástica y con unos 800 m de espesor; la Formación Láncara, carbonatada y de 75 m de espesor, y la Formación Oville, siliciclástica y con un espesor de 820 m. Los límites entre estas formaciones son diacrónicos (Sdzuy y Liñán, 1993; Liñán *et al.*, 2002).

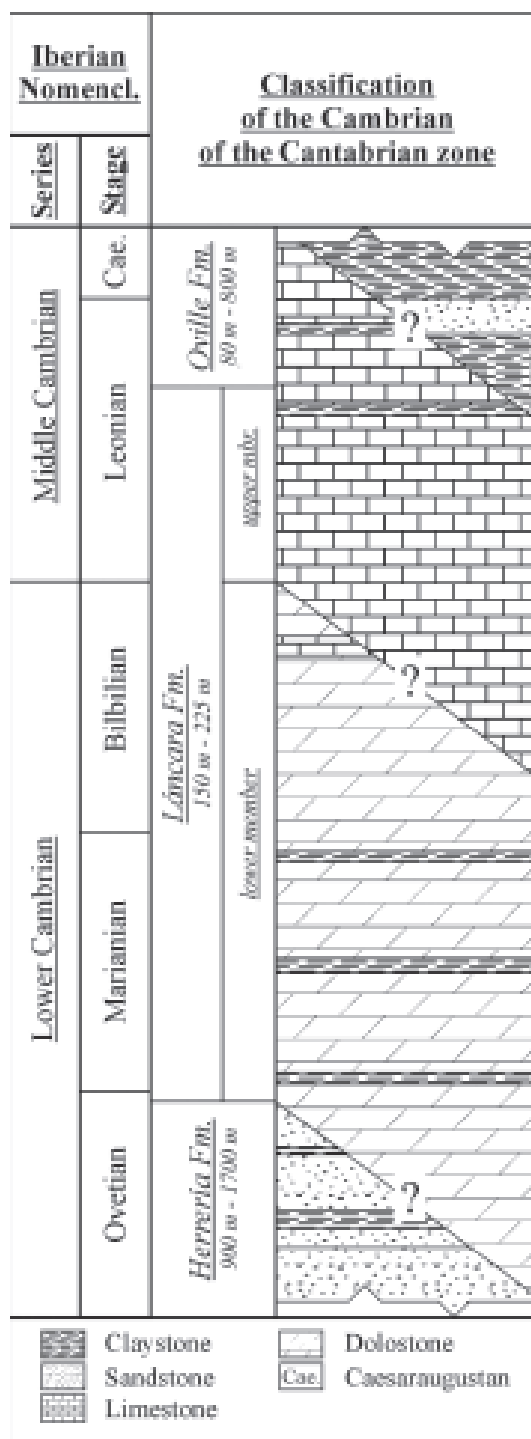


FIGURA 5. Columna estratigráfica simplificada para el Cámbrico en la Cordillera Cantábrica extraída desde Wotte (2006).

La Formación La Herrería consiste en arcillas, areniscas y conglomerados con algunas intercalaciones de carbonatos. Su ambiente sedimentario fue interpretado como una plataforma marina somera influenciada por episodios intermareales según Aramburu *et al.* (1992).

La Formación Láncara comprende 200 m de carbonatos subdivididos en dos miembros separados por una disconformidad (Zamarreño, 1972): uno inferior de dolomías con algunas calizas *mudstone* y un miembro superior con calizas grises bioclásticas glauconíticas en su base, que pasan gradualmente a calizas nodulares rojizas tipo *Griotte* hacia arriba. El miembro inferior de la Formación Láncara fue depositado en un ambiente de llanura mareal (Zamarreño, 1972) y probablemente una rampa homoclinal con poca pendiente (Aramburu, 1989). Para el miembro superior, la caliza *Griotte* solo se desarrolla en la provincia de Pliegues y mantos (Zamarreño, 1972). Esta caliza *Griotte* se depositó en una plataforma aislada con un perfil en forma de rampa (Aramburu, 1989).

La Formación Oville se diferencia según Aramburu y García Ramos (1993) en tres miembros: El Miembro Genestosa, inferior, con un tránsito gradual desde la Formación Láncara, consiste en lutitas verdes con trilobites e intercalaciones de capas de calizas arenosas y cuarzoarenitas de grano fino con algo de glauconita. El Miembro Andrados consiste en una alternancia rítmica de areniscas de grano fino a muy fino, limolitas y lutitas, que en conjunto forman una secuencia grano y estratocreciente.

En la parte alta del Miembro Andrados se encuentran cuarzoarenitas con glauconita en las que en algunas capas pueden observarse *ripples* y laminación paralela. El Miembro La Barca consta de una alternancia de limolitas grises y lutitas grises y verdes con cuarzoarenitas grises y blancas hacia el techo, en capas de espesor variable. La sucesión de la Formación Oville se ha interpretado como una secuencia de somerización ligada a la progradación de un sistema deltaico tipo “*braidplain delta*” según Aramburu y García Ramos, (1993). El Miembro Genestosa representaría las facies más profundas, bajo el nivel de base del oleaje de tempestad y el Miembro La Barca representaría las facies más someras.

Muestras recogidas en la Cantera de las Salas (León)

Se recogieron varias muestras en la Formación Láncara que aflora de manera discontinua en la escama tectónica al sur del dúplex de Pico Jano según el mapa de Riaño (Heredia *et al.*, 1991) (Fig. 6). Las muestras fueron tomadas en las campañas de estudio para la determinación del grado de maduración térmica de las rocas del manto del Esla. Las muestras SAL1 y SAL3 corresponden a una caliza micrítica ocre con porosidades que podría corresponder al miembro inferior de la Formación Láncara. La muestra SAL-2 fue recogida en una capa de 22 cm de espesor de caliza rica en arcillas y óxidos de hierro con gran cantidad de restos de equinodermos que aflora de manera discontinua en la ladera. La muestra corresponde al miembro superior de la Formación Láncara, que ha sido estudiada en otros afloramientos del manto del Esla (van den Boogaard, 1983).

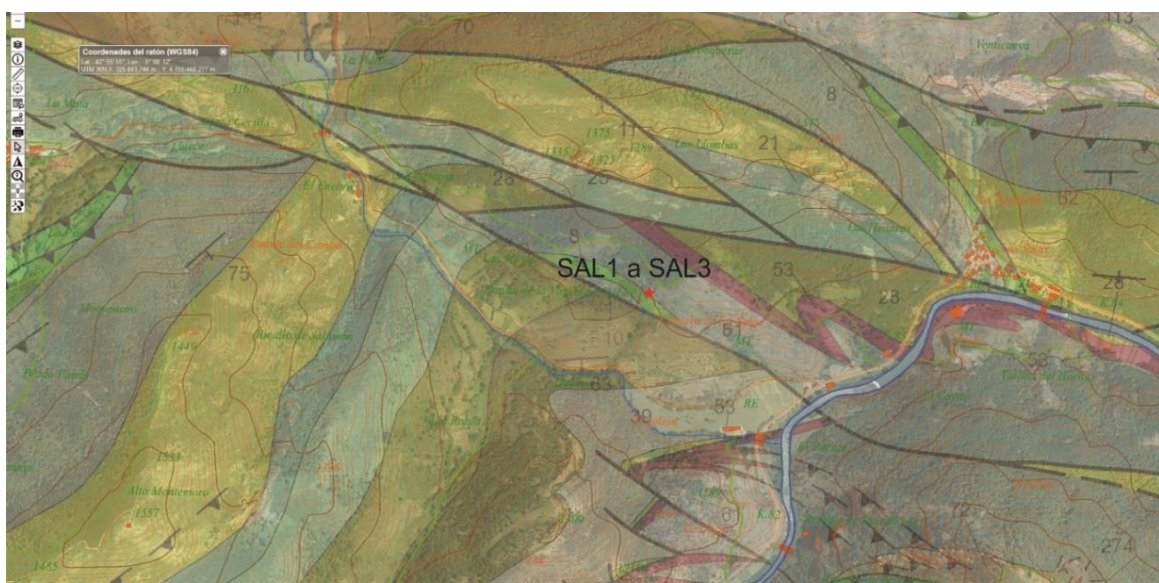


FIGURA 6. Recorte del mapa geológico cerca de Salas en el manto del Esla según Merino-Tomé *et al.* (2014), con la situación de las muestras estudiadas del Cámbrico.

Muestras de la sección de Sotres (Asturias)

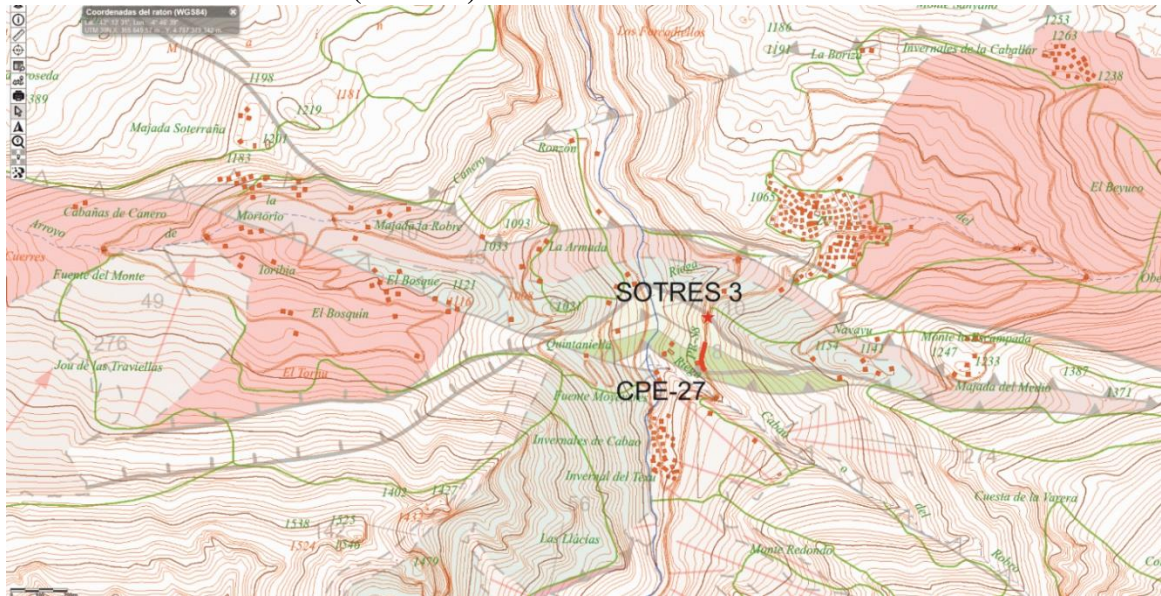


FIGURA 7. Recorte del mapa geológico en los alrededores de Sotres según Merino-Tomé et al. (2014), con la situación de la sección estudiada del Cámbrico y la localización de la muestra Sotres 3.

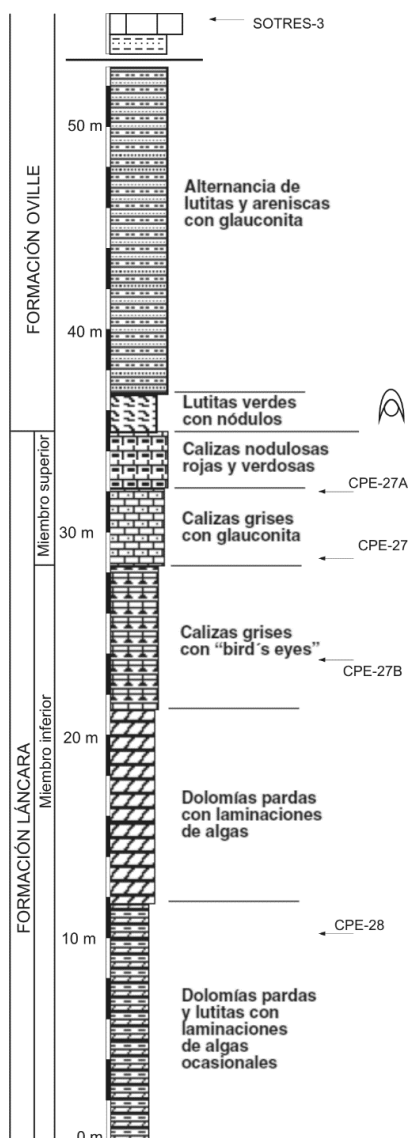


FIGURA 8. Columna estratigráfica simplificada de la sucesión cámbrica de Sotres modificada de (Martínez García y Liñán, 2005) con la posición de las muestras estudiadas y el horizonte con trilobites.

La sucesión de la Formación Láncara observada en Sotres es la más oriental de las conocidas en la Zona Cantábrica y se encuentra en la unidad tectónica de los Picos de Europa. La sucesión está invertida, muestra pliegues y está cortada por fallas (Fig. 7).

La sucesión cámbrica fue reconstruida por Liñán y Martínez García (2005) (Fig. 8). El miembro inferior de la Formación Láncara consiste en calizas y dolomías grises en capas decimétricas entre lutitas limosas que pueden estar silicificadas (12 m). Este tramo debe corresponder a las dolomías pardas y lutitas con ocasionales laminaciones de algas descrito por Liñán y Martínez García (2005). Sigue un tramo carbonatado que contienen laminaciones algales y porosidades fenestrales de tipo *birdseye* según los autores mencionados (17 m). Blanco-Ferrera (2011) recogió en este tramo la muestra CPE-27B (Fig. 8). Encima se dispone el miembro superior que corresponde a una caliza bioclástica de grano grueso, con abundante glauconita y cuarzo de grano fino (5 m) donde se recolectaron las muestras CPE-27 y CPE-27A. Encima, se disponen calizas con tonos más rojizos con equinodermos y algunas capas de lutitas (5 m) que se enriquecen en lutitas hacia arriba (3,5 m). Las lutitas con nódulos de la Formación Oville contienen capas de areniscas de grano fino o limolitas con algunos restos de trilobites. Encima se suceden más de 16 m de areniscas y lutitas con glauconita. Este tramo más arenoso está limitado por fallas y encima de unas lutitas con capas delgadas de cuarcitas de grano fino se dispone 20 cm de calizas nodulares con equinodermos que muestran un incremento en carbonato hacia arriba. La muestra Sotres 3 proporcionó abundantes escleritos desarticulados de invertebrados.

Los trilobites obtenidos en los primeros metros de la Formación Oville indican la correlación con capas del Leoniense superior (Zona de *Eccaparadoxides asturianus*) según Liñán y Martínez García (2005). Por tanto, la muestra SOTRES-3 localizada por encima del nivel fosilífero podría corresponder al Leoniense superior o, más probablemente, al Caesaraugustiense.

METODOLOGÍA

Los escleritos fosfáticos han sido extraídos químicamente de la roca caliza. La composición predominante de carbonato supuso el uso de ácido fórmico, en una solución concentrada al 10% y amortiguada mediante fosfato y carbonato cálcico según la metodología propuesta en Jeppsson y Anehus (1995). El uso de esta técnica previene el daño sobre los elementos con composición fosfática. El residuo del ataque fue recuperado por decantación, de manera que no hubo pérdida de los elementos de menor talla que suele ocurrir si se usa una columna de tamices con diferente luz.

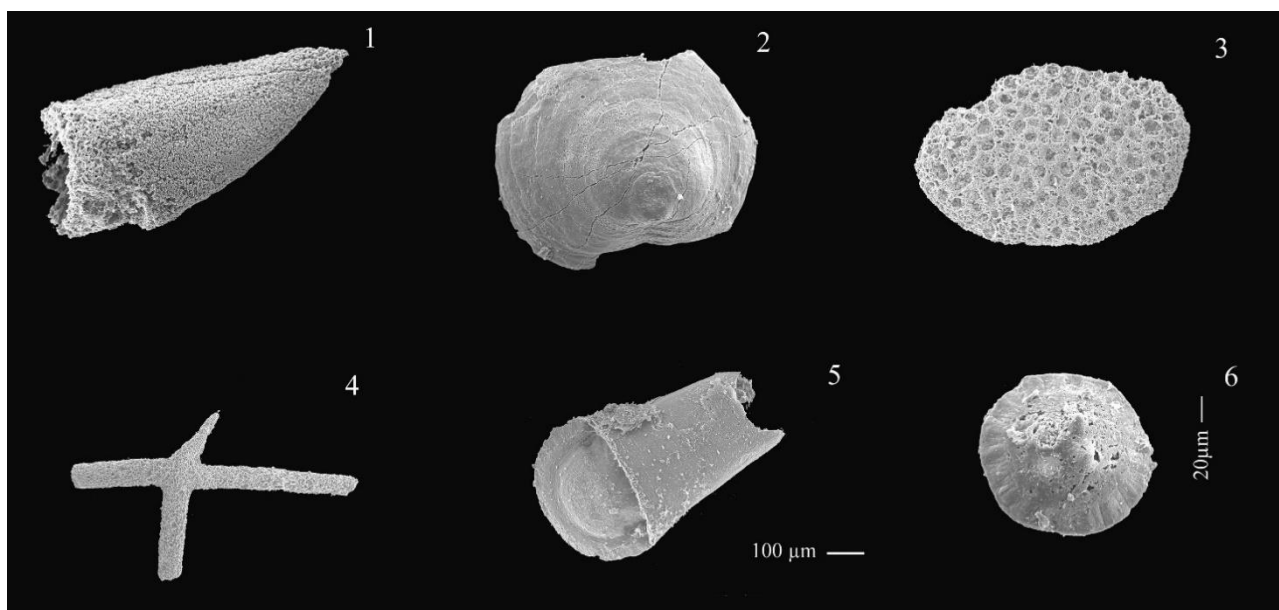


FIGURA 9. Fósiles de concha pequeña encontradas en la muestra SOTRES-3 de la Formación Oville en la sección de Sotres. 1, molde interno de un esclerito de halkérido, *Mackinnia* sp. 2, concha ventral de braquiópodo inarticulado, 3, placa de equinodermo. 4, espícula de esponja. 5, concha de hyolítido. 6, placa de paleoscolécido.

Los residuos de las muestras fueron disueltos previamente a la realización de este trabajo, por lo que hemos procesado una muestra de caliza en el laboratorio para aprender la metodología. Entre las muestras recolectadas (SAL1 a SAL3, CPE-27, 27A, 27B, CPE-28 y SOTRES-3), se seleccionaron las muestras SAL-2 (Las Salas) y SOTRES-3 (Sotres), ya que contenían una mayor cantidad de escleritos.

El residuo de las muestras seleccionadas fue concentrado en el separador magnético tipo Frantz, Modelo L-1 del Departamento de Geología de la Universidad de Oviedo siguiendo el método expuesto en Dow (1960). La concentración fue excelente en el caso de la muestra SAL-2, en donde la fracción de granos que correspondía a la parte magnética era numerosa y con muchos filosilicatos, óxidos e hidróxidos de hierro (residuo de color rojo). La fracción no magnética contenía los escleritos. En el caso de la muestra SOTRES 3, el resultado no fue bueno, en parte los escleritos de fosfato salían en la parte magnética asociados a la presencia de glauconita.

Para separar los microfósiles de nuestro residuo concentrado se realizó un triado a través de una lupa binocular ZEISS 47 52 00-99 01, con una magnificación entre 10 y 40. Para la extracción de los escleritos tuvimos que usar el máximo aumento y conseguimos extraer un buen número de paleoscolécidos, que muestran tamaños de menos a un centenar de micras. además de algunas placas de equinodermos. Para hacer la identificación de los cancelóridos se ha usado una lupa NIKON THP con hasta 63 aumentos de máximo y para los paleoscolécidos se utilizó una lupa Nikon SMZ18 135 que alcanzaba 135 aumentos, ya que el tamaño pequeño no permitía reconocer las características necesarias para su clasificación a menor aumento.

Las microfotografías fueron tomadas mediante el Microscopio Electrónico de Barrido (SEM) modelo JEOL JSM-661OLV del Servicio Científico-Técnico de la Universidad de Oviedo. Antes de sacar las fotografías, los microfósiles fueron cubiertos por una capa de oro. Las fotografías fueron tomadas con un voltaje de 20 kV y una distancia focal de 10.

RESULTADOS (SISTEMÁTICA)

Un buen número de escleritos de cancelóridos se encuentran en la muestra SOTRES-3, con diferente tipo de preservación. Los ejemplares con reemplazamiento por fosfato son los que están mejor preservados. Los ejemplares que muestran partes de carbonato están mal preservados, mientras que los ejemplares con reemplazamiento por glauconita muestran una preservación deficiente, con cambio de forma y volumen. Además, son muy abundantes las placas de paleoscolécidos, y con menor frecuencia las placas de equinodermos, las conchas de braquiópodos y de hiolítidos, o hiolites. Las espículas de esponjas y los restos de moluscos de dudosa afinidad son escasos (Fig. 9).

La muestra SAL-2 contiene abundantes paleoscolécidos y un bajo número de cancelóridos, equinodermos y restos de braquiópodos. Algunos de ellos están preservados como un carbonato rico en óxidos de hierro. Entre los restos obtenidos y debido a su abundancia se van a describir los correspondientes a paleoscolécidos y cancelóridos. Los escleritos fueron identificados a partir de los estudios de Qian y Bengtson (1999), Fernández Remolar (2001), Clausen y Álvaro (2006), Wotte (2006), Braga *et al.* (2009).

Clase Palaeoscolecida Conway Morris y Robison, 1986

Familia Palaeoscolecidae Whittard, 1953

Observaciones.

La terminología morfológica utilizada en la descripción de los paleoscolécidos se basa en los anillos del cuerpo, los escleritos y la probóscide cuando se conserva (García-Bellido *et al.*, 2013). La clasificación mediante los escleritos aislados corresponde a una parataxonomía útil en la mayoría de los hallazgos en donde sólo ellos están preservados.

Género *Hadimopanella* Gedik, 1977

Hadimopanella oezgueli Gedik, 1977

Figs. 9.6, 10.1-10.12

1983 *Hadimopanella oezgueli* Gedik. - van de Boogaard, p. 36; láms. 1a-f y 2a-b.

2002 *Hadimopanella oezgueli* Gedik. - Fernandez Remolar, p. 119; lám. 1.1-4.

2014a *Hadimopanella oezgueli* Gedik. - Barragán *et al.*, pp. 22-23, 25; fig. 2A-T.

2014b *Hadimopanella oezgueli* Gedik. - Barragán *et al.*, figs. 51-5-16, 7.1-7.3.

Material

Se ha estudiado alrededor de 100 escleritos de la muestra SOTRES-3 (Sotres) y 109 escleritos de la muestra SAL-2 (Las Salas).

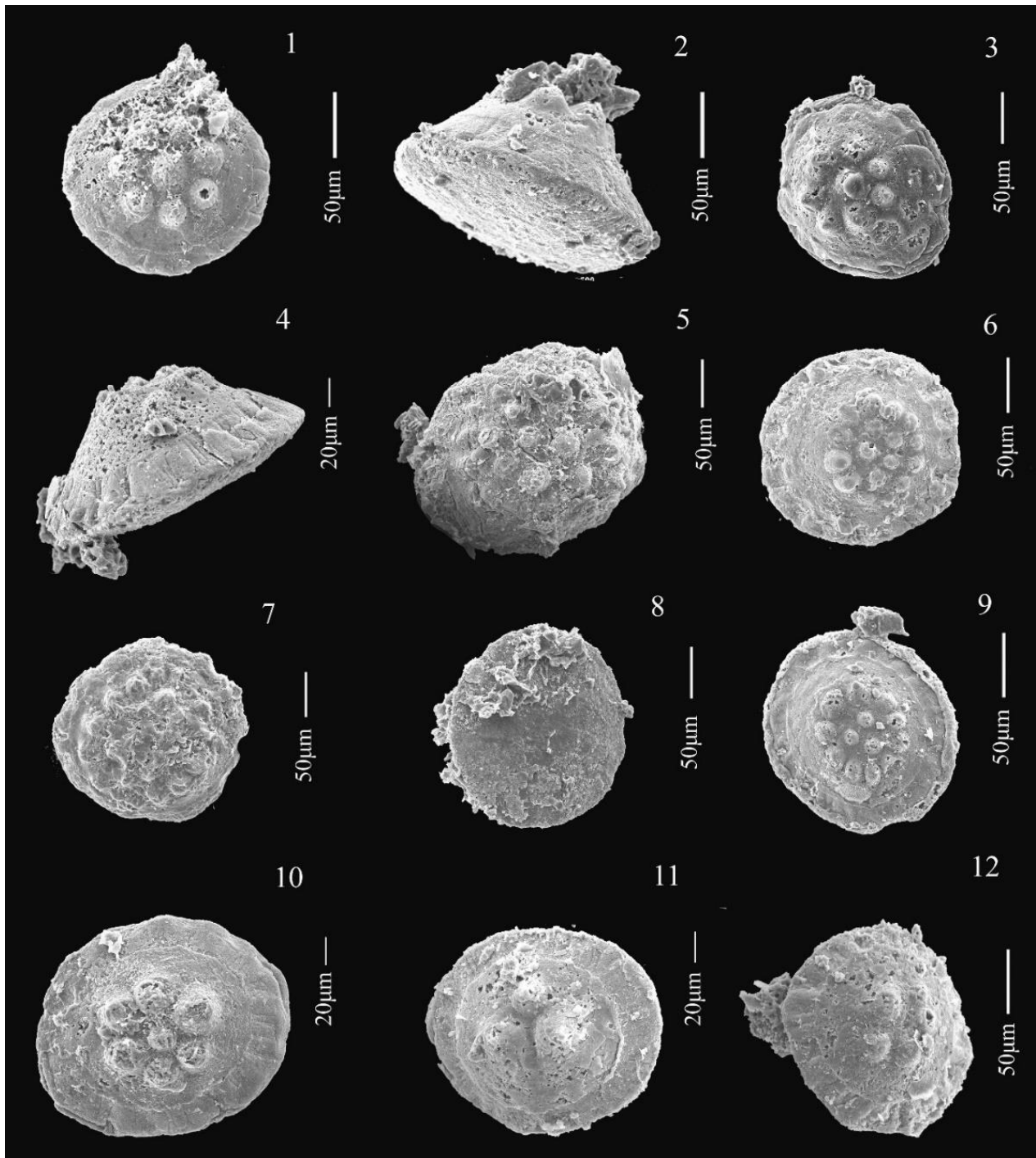


FIGURA 10. Escleritos fosfáticos de paleoscolécidos en vista de la superficie superior (1, 3, 5-7, 9-12), lateral (2 y 4) y de la superficie inferior (8). 1-3 y 9-12, muestra SOTRES-3, Formación Oville. 4-8, muestra SAL-2 de la Formación Láncara

Descripción

Escleritos circulares fosfatados. Basándonos en la terminología de Bengtson, (1977), podemos distinguir dos superficies: una inferior plana o levemente convexa lisa (Fig. 10), y otra superior ornamentada y mucho más convexa (Fig. 9.6). La parte superior podemos dividirla a su vez en 3 partes: el borde marginal, con una estriación radial que representaría la superficie expuesta del núcleo del disco (van den Boogaard, 1983), una superficie media lisa a la que se denomina faja, y una superficie más alta llamada meseta, ornamentada con tubérculos (Fig. 11). Esta meseta tiene menor diámetro que la faja. Entre la faja y el borde marginal puede estar más o menos marcada una sutura que los divide llamada cinturón o sutura basal. Si la meseta es muy prominente, el esclerito tendrá una forma de cono truncado, visto de perfil, pero si por el contrario la meseta no destaca sobre la faja, el esclerito tendrá un perfil más redondeado (Fig. 10.2 y 10.4). En vista lateral, el borde sobresale de la estructura del esclerito y al ser más aplanado forma una pequeña plataforma (Fig. 10.10 y 10.11).

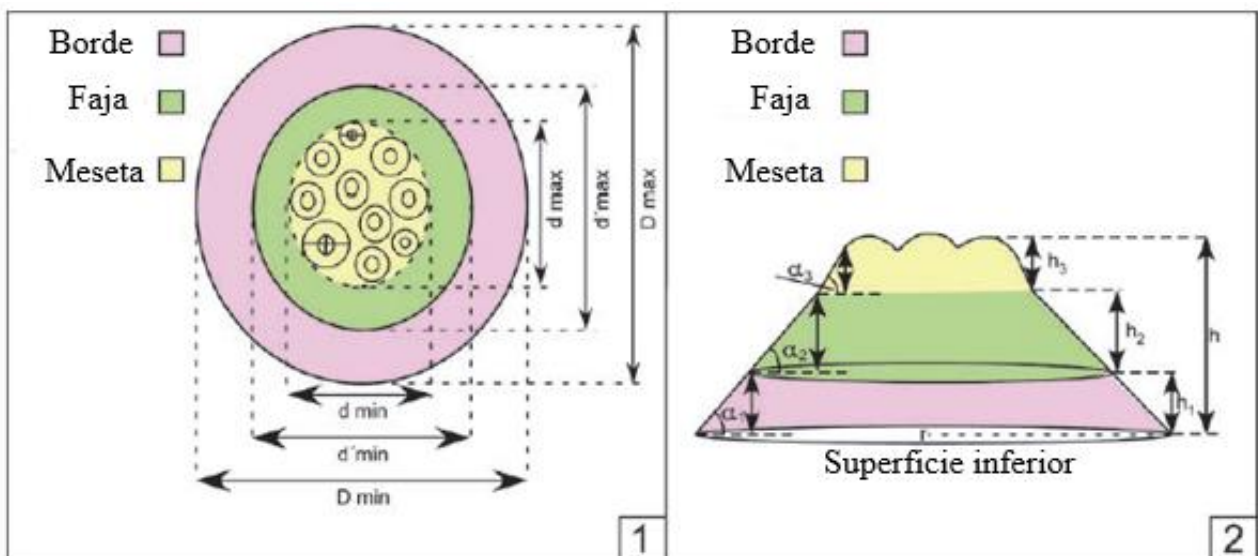


FIGURA 11. Esquema de las partes de un esclerito de paleoscolécido en vista de perfil y planta (Barragán et al. 2014b).

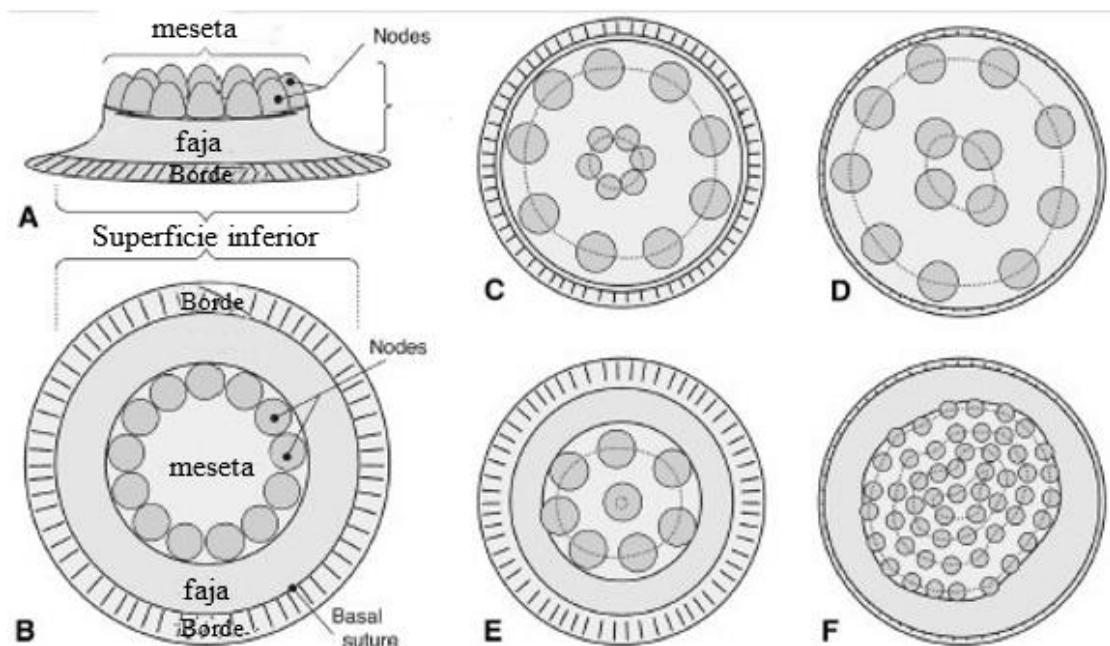


FIGURA 12. Esquema de las partes de un esclerito en vista de perfil y planta con las diferentes disposiciones de los tubérculos extraído de Streng et al. (2017).

Los tubérculos suelen estar desarrollados tan sólo en la meseta, o extenderse sobre la faja y el borde (Fig. 12), siendo la superficie superior del esclerito algo menos convexa en los dos últimos casos. Los escleritos de la muestra SAL-2 muestran tubérculos sobre la meseta (Fig. 10.4 y 10.6) o sobre la meseta y faja (Fig. 10.5 y 10.7), mientras que en la muestra SOTRES-3 se encuentran limitados a la meseta. La superficie inferior de los escleritos es totalmente plana en el segundo caso. El número de tubérculos, así como su tamaño o su disposición pueden variar en los escleritos (Fig. 12). En algunos escleritos, los tubérculos son numerosos y tienen una distribución irregular (Fig. 10.5 y 10.7), mientras en otros sólo muestran 3-5 tubérculos situados en el centro de la meseta (Fig. 10.11 y 10.12). También se presenta un patrón circular de tubérculos con otros situados en el centro del anillo. El caso más sencillo es de un tubérculo en medio de un anillo formado por 6 o 7 tubérculos (Fig. 10.1, 10.3 y 10.10). Otros incrementan el número, 3 a 4 tubérculos en el centro y 10 a 11 forman el anillo (Fig. 10.6 y 10.9). Además, algunos ejemplares tienen los tubérculos del centro del anillo de menor tamaño que los de alrededor.

Los escleritos presentan diferentes procesos diagenéticos (Fig. 13). La superficie superior de algunos de ellos aparece muy erosionada, afectando principalmente a los tubérculos, que pueden llegar a desaparecer por completo en algunos de los ejemplares. Barragán *et al.* (2014) explicaron que la abrasión de estos tubérculos podría deberse al crecimiento por muda de estos animales. La capa vieja quedaría superpuesta a la nueva y serían fácilmente erosionados por fricción durante el enterramiento. También podemos encontrar algunos agujeros en los escleritos, originados por la disolución del fosfato, concentradas en la meseta y en la faja; en cambio el borde marginal no presenta marcas de disolución, lo que nos lleva a pensar que la estructura cristalina en esa zona podría ser más resistente a las disoluciones durante la diagénesis. Junto a esta disolución selectiva del fosfato se ha producido el crecimiento de cristales sobre la meseta de los escleritos. Muchos de ellos son filosilicatos y cristales de fosfato, pero en ocasiones se reconocen cristales de dolomía o cuarzo, minerales que no se disolvieron durante el tratamiento con un ácido débil.

Observaciones.

La presencia de escleritos de invertebrados de la SSF en la Caliza de Láncara ha sido descrita en unos pocos trabajos, localmente en la facies Beleño del miembro superior de la Formación Láncara y con frecuencia en la facies Barrios del mismo miembro. La muestra SAL-2 (Las Salas) se añade en una nueva localidad del manto del Esla en la que ocurren los escleritos del paleoscolécido *Hadimopanella oezgueli*, un esclerito que cuando está enriquecido en fosfato facilita su hallazgo en los residuos de la disolución de calizas. Suele estar fosfatizado.

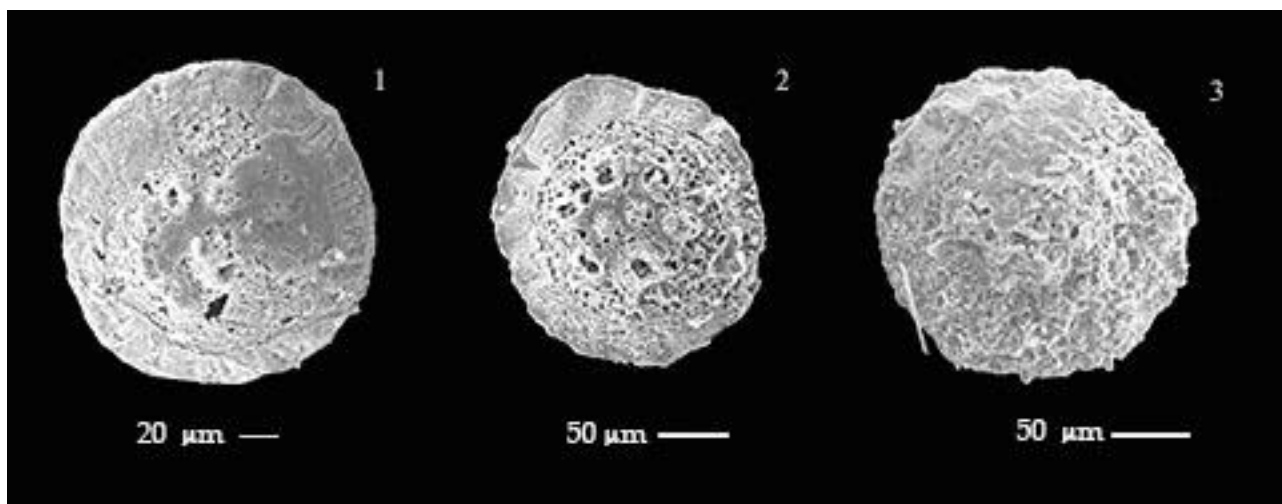


FIGURA 13. Disoluciones y crecimiento de cristales en la superficie superior de los escleritos de paleoscolécidos de la muestra SOTRES-3.

Van den Boogaard (1983) no encontró relación estricta entre la variación en la abundancia de escleritos de *Hadimopanella* en el miembro superior de la Formación Láncara y las facies o el desarrollo de presión-disolución durante la diagénesis. Este autor concluyó que la variación estuvo relacionada con factores biológicos y/o sedimentarios. Los escleritos de cancelóridos se encuentran en el miembro superior de la

Formación Láncara, particularmente en la caliza *Griotte*, donde Szduy (1969), los estudió y raramente se pueden extraer de las mismas.

Phylum incierto
Clase incierta
Orden *chancelloriida* Walcott, 1920
Familia *chancelloriidae* Walcott, 1920

Observaciones

Una parataxonomía de los cancelóridos se ha desarrollado usándose únicamente el número, la orientación y los detalles de los escleritos aislados (Szduy, 1969; Demidenko, 2000; Moore *et al.*, 2014) en paralelo a la taxonomía basada en organismos completos (Bengtson y Collins, 2015). Esta parataxonomía utiliza una formulación para los escleritos aislados de los distingos géneros (modificada después Szduy, 1969 y Qian y Bengtson, 1989), que se expresa como $(m + nC)$, $(m + nA)$ y $(m+0)$ donde “m” es el número de radios laterales, “nC” es el número de escleritos centrales y “nA” es el número de escleritos ascendentes (Fig. 14). Los escleritos $m+nC$ (=central) se asignaron al género *Chancelloria*, $m+nA$ (=ascendente) a *Archiasterella* y $m+0$ para *Allonia* (Moore *et al.*, 2014). Para poder integrar los escleritos aislados dentro del contexto de la estructura del escleritoma se deben realizar análisis numéricos y estadísticos con una gran cantidad de muestras de diferentes rocas.

Gen. indet.
Fig. 16.1-16.3, 16.6

Material

Se han estudiado alrededor de 340 radios procedentes de escleritos desarticulados en la muestra SOTRES-3 y 40 en la muestra SAL-2.

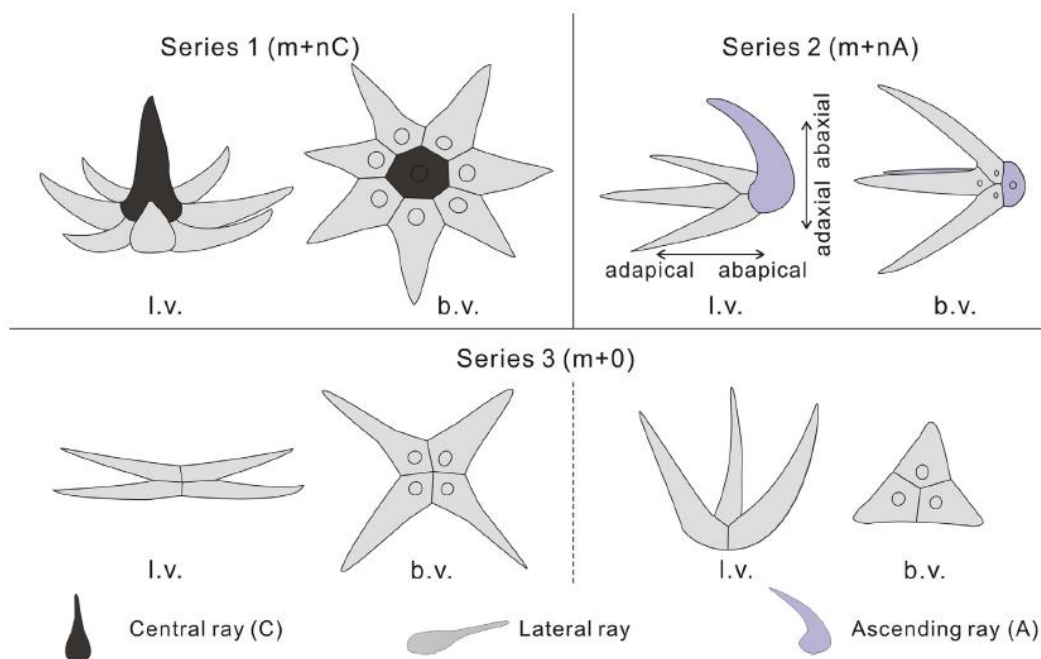


FIGURA 14. Bocetos de diferentes series de escleritos. En cada serie, la izquierda es la vista lateral (lv), la derecha es la vista basal (bv). Las orientaciones de los escleritos se muestran en la vista lateral de los escleritos de la Serie 2 (arriba a la derecha). Imagen de Yun et al. (2019)

Descripción

Los radios están desarticulados, por lo que su asignación a un género es sólo tentativa. Los radios tienen una forma alargada o cónica, de composición previa calcárea o de aragonito según los autores previos (Bengtson y Missarzhevsky, 1981) en los que la simetría y el grosor pueden variar. La morfología de los radios,

su simetría, el grosor, la presencia o no de ornamentación y la planitud de la faceta basal (de plana a curvada), son utilizados como caracteres para su identificación (Fig. 15).

Los radios se componen de un foramen en su parte basal, que sería el punto de unión al esclerito, y normalmente una abertura causada por rotura en la parte distal del rayo, que no suele estar conservada. Según su posición en los escleritos articulados podemos distinguirlos en radios laterales, centrales y ascendentes. En los radios laterales la parte distal es alargada, de forma cónica y la parte basal poligonal, tienen forma de cuchara. Los radios centrales tienen forma de matraz, con una parte distal que se va estrechando y una parte basal muy ensanchada, donde se encontraría el foramen. Los radios ascendentes tienen una parte distal muy curvada, alargada mientras que la parte proximal es mucho más delgada que los centrales (Fig. 16.1 y 16.6). El foramen puede observarse en la faceta basal, mucho más ensanchada (Fig. 16.6). La faceta basal de los radios laterales es perpendicular a la parte proximal del eje largo (Fig. 14), mientras que los centrales y ascendentes se encuentra paralela o con un pequeño ángulo.

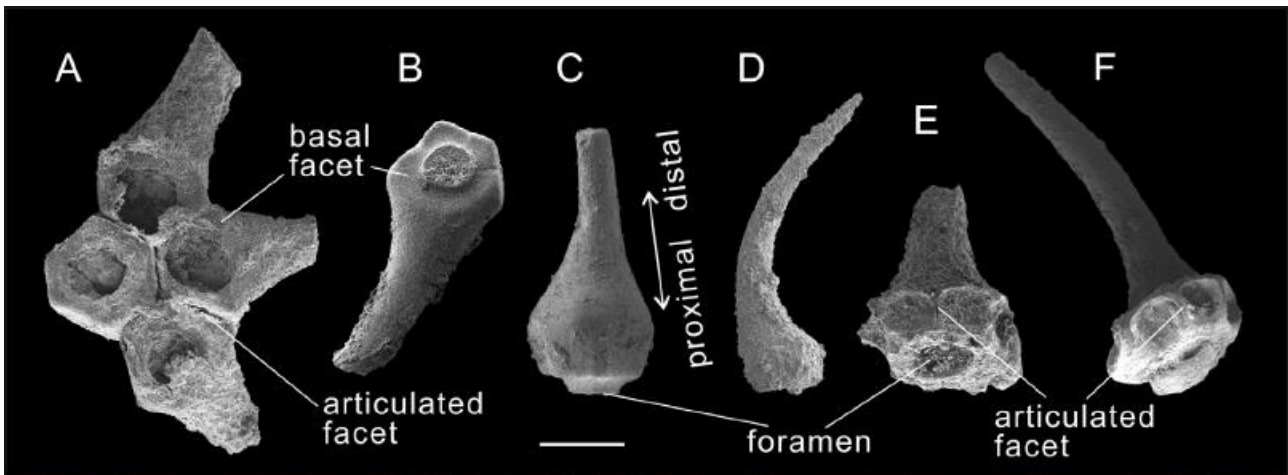


FIGURA 15. diferentes radios de cancelóridos. B. esclerito lateral, C. esclerito central, D. esclerito ascendente, E. parte basal de un esclerito central, F. parte basal de un rayo ascendente. Extraído de Yun et al (2019).

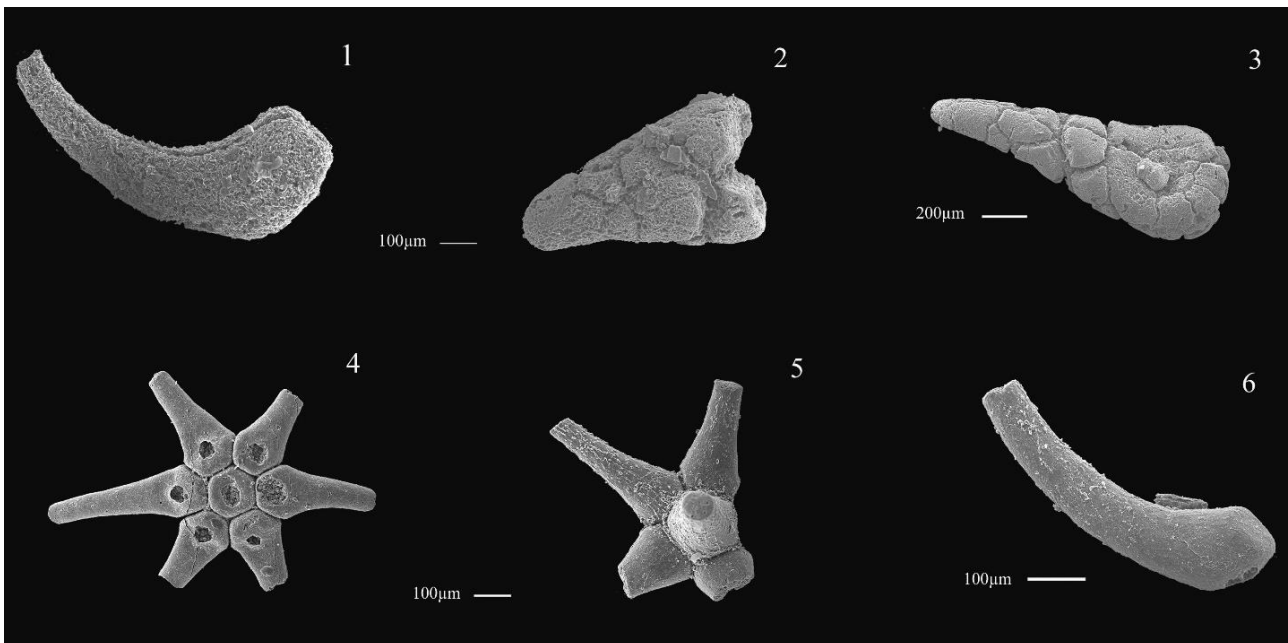


FIGURA 16. Escleritos de cancelóridos preservado como carbonato enriquecido en óxidos de hierro (1), glauconita (2-3) y fosfato (4-6). 1, radio ascendente de la muestra SAL-2. 2, radio central de la muestra SAL-2. 3, radio lateral con foramen basal preservado en la muestra SOTRES-3. 4, esclerito articulado en vista proximal de la muestra SOTRES-3. 5, esclerito en vista distal de la muestra SOTRES-3. 6, radio ascendente en vista lateral con el con foramen basal en vista oblicua de la muestra SOTRES 3.

Observaciones

La presencia de radios ascendentes, además de laterales en las muestras SAL-2 y SOTRES-3 (Fig. 16.1 y 16.6), parece indicar la presencia de escleritos *Archiasterella* Sdzuy, 1969. Los radios ascendentes muestran una parte distal alargada y curvada hacia arriba. Los radios centrales son comunes en la muestra SOTRES-3, y sólo se ha encontrado uno en la muestra SAL-2 (Fig. 16.2). La parte basal del esclerito es muy ancha comparada con los otros tipos de radios, y se va estrechando en su parte distal, dándole esa forma de matraz. El género *Chancelloriella*, por ejemplo, tiene escleritos con radios de simetría bilateral y las facetas redondeadas mientras que en *Allonia* tiene radios gruesos.

Género *Chancelloria* Walcott, 1920

Chancelloria sp.

Fig. 16.4-16.5

Material

Se han estudiado un par de escleritos casi completos obtenidos en la muestra SOTRES-3.

Descripción

Los escleritos encontrados responden a la fórmula 6 + 1C (Fig. 15.4), y 5 + 1C (Fig. 15.5) están presentes en escleritos de especies de *Chancelloria*. En el primero, el radio central está fragmentado, mientras que en el segundo el radio central y un radio lateral sólo está representado por la parte basal y falta un radio lateral (Fig. 15.5). Los radios laterales se sitúan en un plano perpendicular al del radio central y tan sólo se disponen con un ligero ángulo de inclinación al alejarse de la base del radio central.

Observaciones

Los escleritos de *Chancelloria* tienen un número de radios laterales entre 4 y 10 y un solo radio central.

DISCUSIÓN

La presencia de escleritos de invertebrados de la fauna de conchas pequeñas en la Caliza de Láncara ha sido descrita en unos pocos trabajos, normalmente en la facies Barrios del miembro superior de la Formación Láncara y localmente en la facies Beleño del mismo miembro (van den Boogaard, 1983; Barragán et al., 2014a, b). La muestra SAL-2 (Las Salas) añade la presencia del paleoscolécido *Hadimopanella oezgueli* en una nueva localidad del manto del Esla a las ya conocidas en esa área (van den Boogaard, 1983; Fernández Remolar, 2001) y en una capa de caliza asignadas a la base del Miembro Genestosa de la Formación Oville (Barragán et al., 2014). Esta capa también podría ser incluida en el techo de la Formación Láncara.

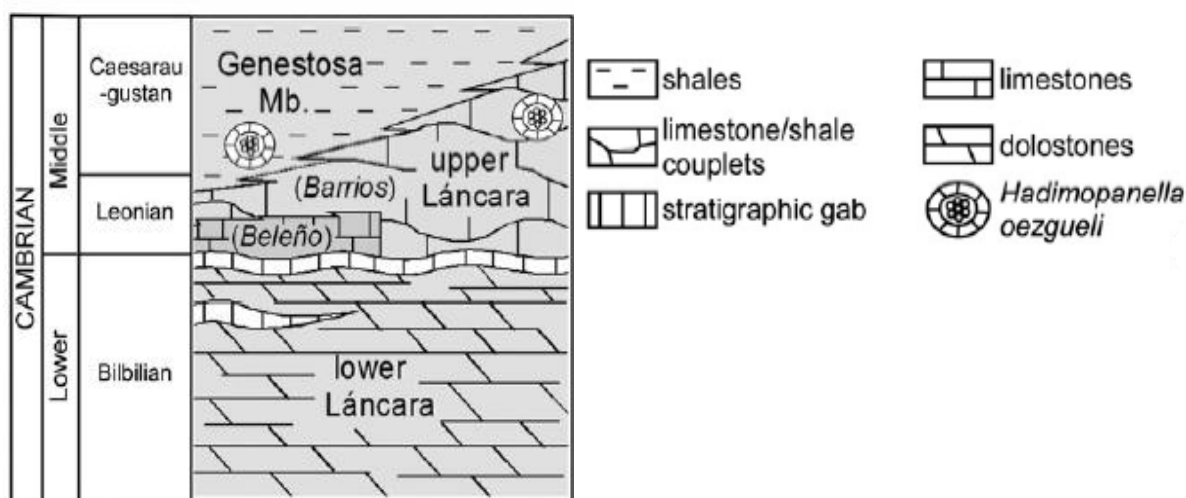


FIGURA 17. Estratigrafía de la transición Cámbrico inferior-medio en la Cordillera Cantábrica con las apariciones de los ejemplares estudiados de *H. oezgueli* de acuerdo con Barragán et al. (2014a).

Todas las muestras con paleoscolécidos proceden de calizas asignadas al intervalo entre el Leoniense medio y el Caesaraugustiense superior, pisos locales del Cámbrico medio. De hecho, las faunas de trilobites soportan un cambio lateral de facies entre el miembro superior de la Formación Láncara y la parte inferior de la Formación Oville de edad equivalente (Zamarreño y Julivert, 1968; Zamarreño, 1972; Fig. 17). La muestra estudiada SOTRES-3, se encuentra también en este intervalo, ya que procede de areniscas y lutitas del Miembro La Barca, pero en un área de un espesor muy pequeño del Miembro Genestosa con trilobites del Leoniense superior.

La presencia de la fauna de conchas pequeñas ocurre con un cierto retraso con relación a la base del Cámbrico en la Cordillera Cantábrica, donde Clausen y Álvaro (2006) caracterizaron un relevo de asociaciones faunísticas desde la comunidad de tubos fosfáticos con hyolitholmitos asociados a los arqueciatos más modernos del Bibiliense, por una comunidad de praderas de cancelóridos, equinodermos y esponjas del Leoniense (CES, Fig. 18). El desarrollo de estas comunidades CES en la Cordillera Cantábrica junto con la producción de carbonato in situ en alturas topográficas relativas fue lo que dio lugar a la caliza *Griotte* (Álvaro *et al.* 2013). La ruptura tiene asociada una discontinuidad sedimentaria a menudo con un hiato, aunque las condiciones del medio son muy similares: barras de alta energía en aguas de escasa profundidad (Clausen y Álvaro, 2006). El recambio faunístico coincide con el Evento Valdemiedes descrito en la Cordillera Ibérica a partir de que se encuentra en las facies favorables del norte de Gondwana una llegada de especies de trilobites con una distribución geográfica amplia (Álvaro *et al.*, 2013). La expansión de los paleoscolécidos tuvo lugar en este episodio en la Península Ibérica, no así la de los cancelóridos que se produjo antes. Este grupo se encuentra representado en capas de carbonatos de Sierra Morena y de la Zona Astur-occidental leonesa desde el Ovetiense (Cámbrico inferior) de acuerdo con Sdzuy (1969).

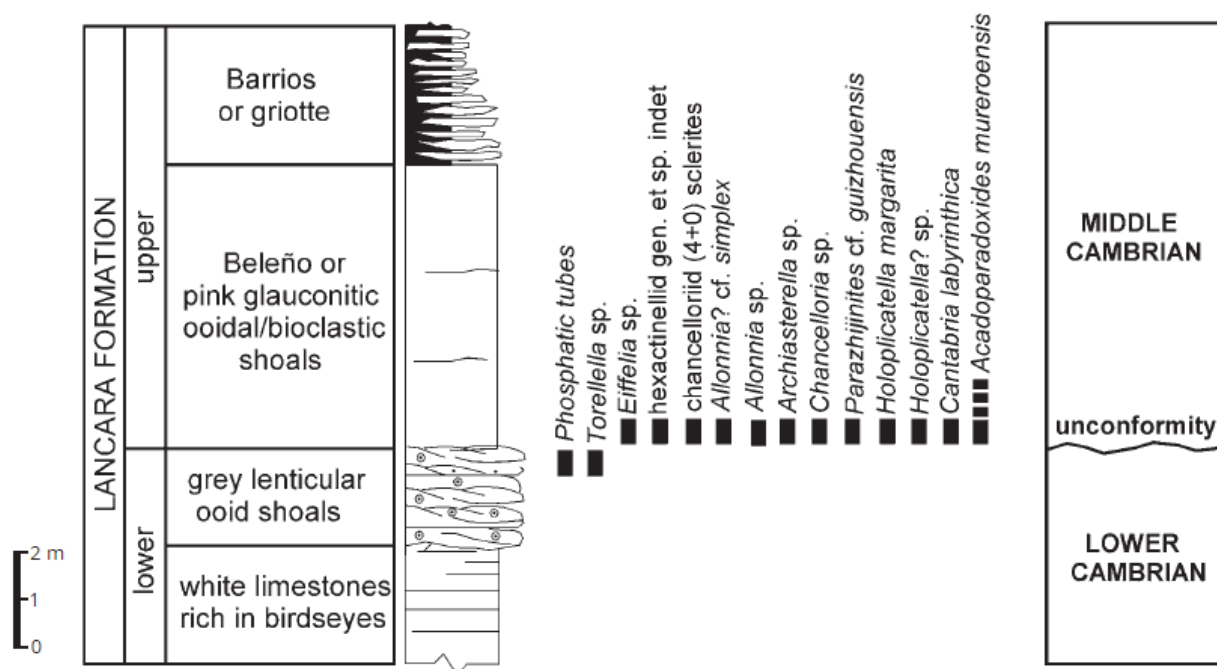


FIGURA 18. Sucesión con el reemplazamiento de la SSF del Cámbrico inferior por las praderas de tipo CES con cancelóridos del Cámbrico medio en la Formación Láncara del Manto del Esla según Clausen y Álvaro (2006).

La abundancia de placas de la cutícula de los paleoscolécidos en los Cordillera Cantábrica parece explicarse por la mineralización original con una cierta cantidad de fosfato. No puede descartarse un enriquecimiento en fosfato durante la diagénesis en sedimentos carbonatados, lo que habrá facilitado su preservación de acuerdo con van den Boogaard (1983), Sin embargo, este autor concluyó que la presencia y abundancia de los escleritos en el miembro superior de la Formación Láncara estuvo relacionada con factores biológicos y/o sedimentarios, ya que no encontró relación estricta con las facies litológicas o con el desarrollo de las superficies de presión-disolución diagenéticas. De hecho, muchos escleritos son de alrededor de 50 micras y susceptibles de un fácil transporte por corrientes débiles. El transporte y acumulación de las placas de paleoscolécidos en capas carbonatadas, junto a la comparación con la forma de vida de los priapúlidos actuales sugiere que los paleoscolécidos eran animales vágiles colonizadores de sustratos de acumulación de conchas y alta energía

(sustratos carbonatados firmes, consolidados por procesos de cementación de diagénesis temprana; ver Zamora *et al.*, 2010). También habitaron medios tranquilos de baja energía con fondo fangosos, donde estarían concentrados en capas depositadas por tempestad (Barragán *et al.* 2014), o bien donde se encuentran raramente preservados, como es el caso del *Lagerstätte* de Murero en el Cámbrico de la Cordillera Ibérica (García-Bellido *et al.*, 2013). Su distribución conocida abarca latitudes bajas a medias en todo el mundo como una componente importante de la fauna marina entre el Cámbrico y el Silúrico. (Hou y Bergström, 1994) (Fig. 19). En particular, los escleritos de *Hadimopanella oezgueli* se encuentran en los mares de latitudes bajas del Cámbrico desde las costas de Laurentia, Siberia, Gondwana, China y Australia (García-Bellido *et al.*, 2013).

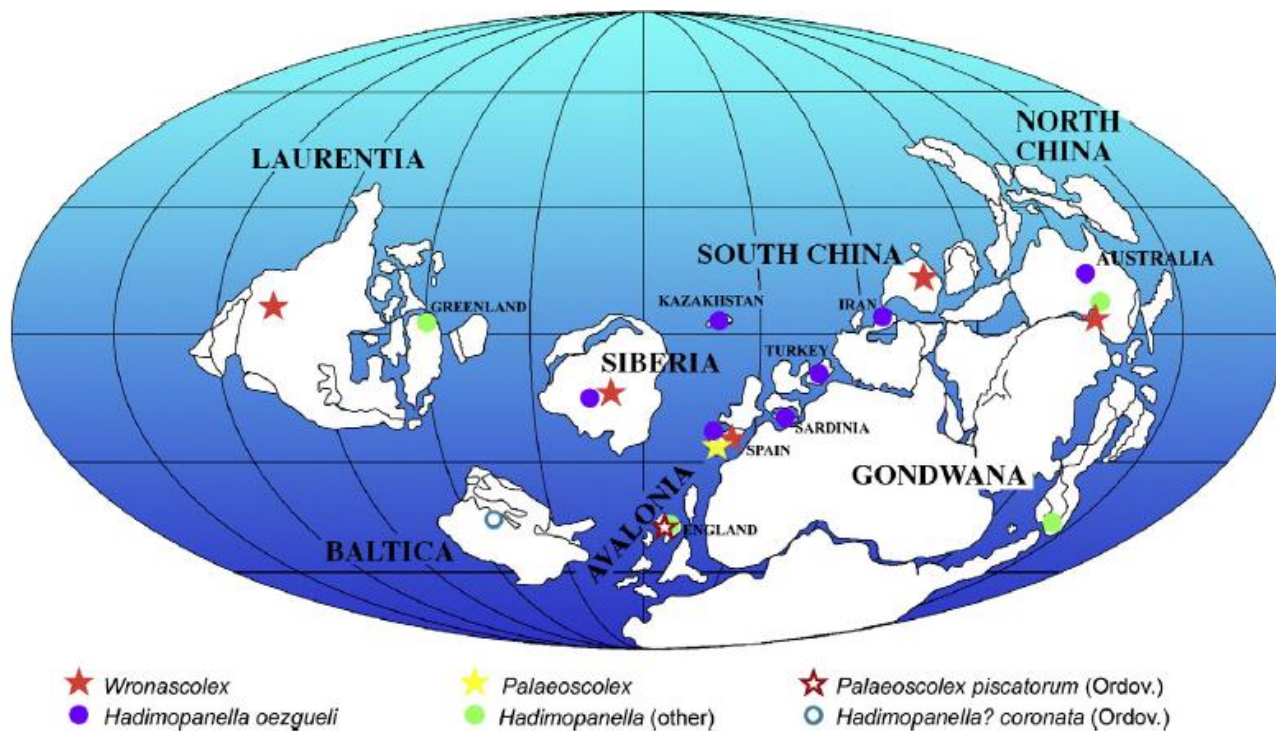


FIGURA 19. Distribución paleogeográfica de los paleoscolécidos más relevantes y los escleritos aislados. En una Reconstrucción paleogeográfica del Cámbrico temprano extraída de García-Bellido *et al.* (2013).

Los cancelóridos son un grupo muy común y extendido entre los fósiles cámbricos de todos los continentes (Bengston y Collins, 2015). Los hallazgos de escleritos de cancelóridos son escasos en la Cordillera Cantábrica. Szduy (1969) los describe en las superficies de las calizas del miembro superior de la Formación Láncara, particularmente en la caliza *Griotte*, donde explica que es complicada su extracción. Fernández Remolar (2001) ilustró un esclerito con un abundante recubrimiento mineral desde la sección de Los Barrios de Luna, donde Szduy (1969) refería mucho de su material. Clausen y Álvaro (2006) encontraron escleritos preservados en las calizas bioclásticas de la base del miembro superior en Valdoré (Leoniense basal) (Fig. 19), muchos de ellos con alteraciones por transporte.

Los escleritos de la muestra estudiada (SOTRES-3) muestran diferentes tipos de preservación. En general abundan los radios sueltos mal preservados si ocurren como agregados de glauconita, o como carbonato enriquecido en hierro. La mejor preservación se reconoce en radios y escleritos de fosfato, que debió reemplazar a la cubierta original de carbonato (posiblemente aragonito de acuerdo con Bengtson y Collins, 2015). El grado de redondeamiento de los escleritos es pequeño en comparación con los ejemplares ilustrados en Clausen y Álvaro (2006). Los escleritos de *Chancelloria* y los radios ascendentes atribuidos a *Archiasterella* confirman la presencia de estos géneros, junto *Allonnia* en la Cordillera Cantábrica (Clausen y Álvaro, 2006). La preservación de estos escleritos está condicionada por el enriquecimiento o reemplazamiento mineral durante la diagénesis, de manera que la caliza de la muestra SOTRES-3 con muchos restos de fosfato y glauconita muestra una buena preservación en un tramo carbonatado donde son también abundantes restos de otros invertebrados, como moluscos, hyolítidos y equinodermos.

CONCLUSIONES

Las faunas de conchas pequeñas muestran una presencia tardía en las sucesiones de la Cordillera Cantábrica con respecto a otras partes del mundo y su preservación está relacionada con la litología y la diagénesis local. Su aparición en el Cámbrico medio ocurre generalmente en el miembro superior de la Formación Láncara. Las placas de paleoscolécidos *Hadimopanella oezgueli* se encuentran por primera vez en este miembro y son muy frecuentes entre el Leoniense y el Caesaraugustiense. Ocasionalmente pueden también estar presevadas en las escasas capas de caliza de la Formación Oville para el mismo intervalo de edad. Los escleritos de cancelóridos se encuentran con frecuencia como radios sueltos y son escasos los escleritos articulados. *Chancelloria* y *Archiasterella* están presentes en la parte inferior de la Formación Oville.

BIBLIOGRAFÍA

- Aguinaldo, A.M., Turbeville, J.M., Linford, L.S., Rivera, M.C., Garey, J.R. Raff, R.A. y Lake, J.A. (1997). Evidence for a clade of nematodes, arthropods and other moulting animals. *Nature*, 387, 489-493.
- Álvaro, J.J., Zamora, S., Clausen, S., Vizcaíno, D. y Smith, A.B. (2013). The role of abiotic factors in the Cambrian Substrate Revolution: A preview from the benthic community replacement of West Gondwana. *Earth-Science Reviews*, 118, 69-82.
- Aramburu, C. (1989). El Cambro-Ordovícico de la Zona Cantábrica (NO de España). *Tesis Doctoral*. Universidad de Oviedo, 1-530. (Inédita).
- Aramburu, C. y García-Ramos, J.C. (1993). La sedimentación cambro-ordovícica en la Zona Cantábrica (NO de España). *Trabajos de Geología*, Universidad de Oviedo, 19, 45-73.
- Aramburu, C., Truyols, J., Arbizu, M., Méndez-Bedia, I., Zamarreño, I., García-Ramos, J.C., Suárez de Centi, C. y Valenzuela, M. (1992). El Paleozoico Inferior de la Zona Cantábrica. En: J.C. Gutiérrez Marco, J. Saavedra & I. Rábano (eds) *Paleozoico Inferior de Ibero-América*. Universidad de Extremadura, 397-421.
- Barragán, T., Esteve, J., García-Bellido, D.C., Zamora, S. y Álvaro, J.J. (2014a). New Middle Cambrian palaeoscolecid sclerites of *Hadimopanella oezgueli* from the Cantabrian Mountains, northern Spain. *GFF*, 136, 22-25.
- Barragán, T., Esteve, J., García-Bellido, D.C., Zamora, S. y Álvaro, J.J. (2014b). *Hadimopanella oezgueli* Gedik, 1977: a palaeoscolecidan sclerite useless for taxonomic purposes. *Palaeontologia Electronica*, 17.3.42A, 1-20, palaeo-electronica.org/content/2014/959-cambrian-sclerites.
- Bengtson, S. (1977). Early Cambrian button shaped phosphatic microfossils from Siberian Platform. *Paleontology*, 20, 4, 751-762.
- Bengtson, S. y Conway Morris, S. (1984). A comparative study of Lower Cambrian Halkieria and Middle Cambrian Wiwaxia. *Lethaia*, 17, 307-329.
- Bengtson, S. (1985). Taxonomy of disarticulated fossils. *Journal of Paleontology*, 59, 1350-1358.
- Bengtson, S. y Collins, D. (2015). Chancelloriids of the Cambrian Burgess Shale. *Palaeontologia Electronica* 18.1.6A 67.
- Bengtson, S. y Hou, X.G. (2001). The integument of Cambrian chancelloriids. *Acta Palaeontologica Polonica*, 46, 1-22.
- Bengtson, S. y Missarzhevsky, V.V., (1981). Coeloscleritophora – a major group of enigmatic Cambrian metazoans. En: Taylor, M.E. (Ed.), *Second International Symposium on the Cambrian System*. U. S. Geological Survey Open-File Report 81-74, pp. 19-21.
- Blanco-Ferrera S (2011) Los conodontos y la evolución tectonotérmica del sector noreste de la Zona Cantábrica. Tesis doctoral de la Universidad de Oviedo, 296 pp.
- Boogard, M. van den (1983). The occurrence of *Hadimopanella oezgueli* Gedik in the Láncara Formation in NW Spain, *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse akademie Wetenschappen*, Series B, 86, 331-341.
- Boogard, M. van den (1989). Isolated tubercles of some palaeoscolecida. *Scripta Geologica*, 90, 1-12.
- Braga, J.C., Fernández-Martínez E., García-Bellido, D., Méndez-Bedia, I., Moreno-Eiris, E., Perejón, A., Rodríguez, S. y Soto, F. (2009). Poríferos y Cnidarios. En: M.L. Martínez- Chacón y P. Rivas (eds.). *Paleontología de invertebrados*. Sociedad Española de Paleontología - Universidad de Oviedo – Universidad de Granada – Instituto Geológico y Minero de España. 33-110
- Budd, G.E. y Jackson, I.S.C. (2016). Ecological innovations in the Cambrian and the origins of the crown group phyla. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 371 20150287
- Butterfield, N.J. y Nicholas, C.J., (1996). Burgess Shale type preservation of both nonmineralizing and ‘shelly’ Cambrian organisms from the Mackenzie Mountains, northwestern Canada. *Journal of Paleontology* 70, 893-899.
- Clausen, S. y Álvaro, J.J. (2006). Skeletonized microfossils from the Lower-Middle Cambrian transition of the Cantabrian Mountains, northern Spain. *Acta Palaeontologica Polonica*, 51: 223-238.
- Conway Morris, S. (1997). The cuticular structure of the 495-Myr-old type species of the fossil worm *Palaeascolex*, *P. piscatorum* (? Priapulida). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 119, 69-82.

- Conway Morris, S. y Robison, R.A. (1986). Middle Cambrian priapulids and other soft-bodied fossils. *University of Kansas Paleontological Contributions*, 117, 1-22
- Debrenne, F. y Zamarreño, I. (1970). Sur la découverte d'Archéocyathes dans le Cambrien du NW de l'Espagne. *Breviora Geologica Asturica*, 14 (1), 1-11.
- Demidenko, Y.E. (2000). New chancelloriid sclerites from the Lower Cambrian of South Australia. *Paleontologicheskii Zhurnal*, 34, 20-24.
- Dow, V.E. (1960). Magnetic separation of conodonts. *Journal of Paleontology*, 34, 738-743.
- Fernandez Remolar, D.C. (2001). Nota sobre la distribución estratigráfica de *Hadimopanella* Gedik, 1977 (microescleritos de paleoscolécidos), en el Cámbrico. *Revista española de micropaleontología*, 33, 112-121
- García-Bellido, D.C., Paterson, J.R. y Edgecombe, G.D. (2013). Cambrian palaeoscolecid (Cycloneuralia) from Gondwana and reappraisal of species assigned to *Palaeocolex*. *Gondwana Research*, 24, 780-795.
- Gedik, I. (1977). Orta Toroslaida Konodont biyostratigrafisi. *Geological Bulletin of Turkey*, 20, 35-48.
- Heredia Carballo, N., Alonso Alonso, J.L., Rodríguez Fernández, L.R. (1991). Hoja y Memoria del Mapa Geológico de España a E. 1:50.000 nº 105 (Riaño), 2ª Serie MAGNA. IGME, 1991. Disponible en Internet <http://www.igme.es/internet/cartografia/cartografia/magna50.asp>.
- Hinz, I., Kraft, P., Mergl, M. y Müller, K.J. (1990). The problematic *Hadimopanella*, *Kaimenella*, *Milaculum* and *Utahphospha* identified as sclerites of Palaeoscolecida. *Lethaia*, 23, 217-221.
- Hou, X. y Bergström, J. (1994). Palaeoscolecid worms may be nematomorphs rather than annelids. *Lethaia*, 27, 11-17.
- Ivantsov A. y Wrona R. (2004). Articulated palaeoscolecid sclerite arrays from the Lower Cambrian of eastern Siberia. *Acta Geologica Polonica*, 54, (1), 1-22.
- Janussen, D., Steiner, M. y Zhu M. (2002). New well preserved scleritomes of Chancelloridae from the Early Cambrian Yuanshan Formation (Chengjiang, China) and the Middle Cambrian Wheeler Shale (Utah, USA) and paleobiological implications. *Journal of Paleontology*, 76, 596-606.
- Jeppsson, L. y Anehus, R. (1995). A buffered formic acid technique for conodont extraction. *Journal of Paleontology*, 64, 790-794.
- Kraft, P. y Mergl, M. (1989). Worm-like fossils (Palaeoscolecida; ?Chaetognatha) from the Lower Ordovician of Bohemia. *Sborník Geologických věd, Paleontologie*, 30, 9-36.
- Liñán, E. y Martínez-García, E. (2005). Edad de la fauna de trilobites de Sotres (cámbrico de los picos de Europa, Asturias, España) y sus consecuencias tectónicas. En: Gámez Vintaned, J. A., Liñán, E. y Valenzuela-Ríos, J. I. (eds.): *La Cooperación Internacional en la Paleontología Española. Homenaje al Profesor Peter Carls*. Institución "Fernando el Católico", Zaragoza, 89-100.
- Liñán, E., Gámez Vintaned, J.A. y Gozalo, R. (2009). Origen y diversificación de los animales pluricelulares. En: M.L. Martínez Chacón & P. Rivas (eds.) *Paleontología de Invertebrados*. Sociedad Española de Paleontología-Instituto Geológico y Minero de España-Universidad de Oviedo-Universidad de Granada, 13-31.
- Liñán, E., Gozalo, R., Palacios, T., Gámez Vintaned, J. A., Ugidos, J.M. y Mayoral, E. (2002). Cambrian. En: Gibbons, W. y Moreno, T. (eds) *The Geology of Spain*. The Geological Society, London, 17-29.
- Liñán, E., Perejón, A. y Szalay, K. (1993). The Lower-Middle Cambrian stages and stratotypes from the Iberian Peninsula: a revision. *Geological Magazine*, 130 (6), 817-833.
- Lotze, F. (1961). Das Kambrium Spaniens. Teil I: Stratigraphie. *Akademie der Wissenschaften und der Literatur, Abhandlungen der mathematisch-naturwissenschaftlichen Klasse*, 1961 (6), pp. 283-498 (1216). [Traducción española por J. Gómez de Llarena (1970). El Cámbrico de España. *Memorias del Instituto Geológico y Minero de España*, 75, 256 pp.]
- Matthews, S.C. y Missarzhevsky, V.V. (1975). Small Shelly Fossils of late Precambrian and early Cambrian age: A review of recent work. *Journal of the Geological Society of London*, 131, 289-304.
- McKerrow, W.S., Scotese, C.R. y Brasier, M.D., (1992). Early Cambrian continental reconstructions. *Journal of the Geological Society* 149, 599-606.
- Merino-Tomé, O., Suarez Rodríguez, A. y Alonso Alonso, J.L. (2014). Mapa Geológico Digital Continuo E. 1:50.000, Zona Cantábrica (Zona-1000). En: GEODE. Mapa Geológico Digital continuo de España. (en línea). [14 de junio 2020]. Disponible en <http://info.igme.es/cartgrafadigital/geodezona.aspx?Id=Z1000>
- Moore, J.L., Li, G. y Porter, S.M. (2014). Chancelloriid sclerites from the Lower Cambrian (Meishucunian) of eastern Yunnan, China, and the early history of the group. *Palaeontology*, 57, 833-878.
- Müller, K.J. (1973). *Milaculum* n. gen., ein phosphatisches Mikrofossil aus dem Altpalaeozoikum. *Paläontologische Zeitschrift*, 47, 217-228.
- Müller, K.J. y Hinz-Schallreuter, I. (1993). Palaeoscolecid worms from the Middle Cambrian of Australia. *Palaeontology*, 36, 543-592
- Müller, K.J. y Hinz-Schallreuter, I., (1993). Palaeoscolecid worms from the middle Cambrian of Australia. *Palaeontology* 36, 549-92.
- Peng, J., Huang, D., Zhao, Y., y Sun, H. (2016). Palaeoscolecid worms from the Balang Fauna of the Qiangdongian (Cambrian Series 2), Guizhou, China. *Geological Magazine*, 153 (3), 438-448

- Qian, Y., Bengtson, S., (1989). Palaeontology and biostratigraphy of the Early Cambrian Meishucunian Stage in Yunnan Province, South China. *Fossils and Strata* 24, 1–156.
- Rigby, J.K., (1978). Porifera of the Middle Cambrian Wheeler Shale, from the Wheeler Amphitheater, House Range, in western Utah. *Journal of Paleontology* 52, 1325–1345.
- Sdzuy, K. (1969). Unter- und mittelkambrische Porifera (Chancelloriida und Hexactinellida). *Palaontologische Zeitschrift* 43, 115–147.
- Sdzuy, K. y Liñán, E. (1993). Rasgos Paleogeográficos del Cámbrico Inferior y Medio del Norte de España. *Cuadernos do Laboratorio Xeolóxico de Laxe*, 18, 189-215
- Streng, M., Ebbestad, J.O. y Berg-Madsen, V. (2017). Cambrian palaeoscoleoids (Cycloneuralia) of southern Scandinavia. *Papers in Palaeontology*. 3, Part 1.
- Topper, T.P., Brock, G.A., Skovsted, C.B., y Paterson, J.R. (2010). Palaeoscolecid scleritome fragments with *Hadimopanella* plates from the early Cambrian of South Australia. *Geological Magazine*, 147, 86–97.
- Walcott, C.D. (1920). Cambrian geology and paleontology IV:6 – Middle Cambrian Spongiae. *Smithsonian Miscellaneous Collections* 67, 261–364.
- Whittard, W.F. (1953). *Palaeoscolex piscatorum* gen. Et sp. nov., a worm from the Tremadocian of Shropshire. *Quarterly Journal of the Geological Society of London*, 109, 125–35.
- Wills, M.A., Gerber, S., Ruta, M., y Hughes, M. 2012. The disparity of priapulid, archaeopriapulid and palaeoscolecid worms in the light of new data. *Journal of Evolutionary Biology*, 25, 2056–2076.
- Wotte, T. (2006). New Middle Cambrian molluscs from the Láncara Formation of the Cantabrian Mountains (northwestern Spain). [Nuevos moluscos de la Formación Láncara, Cámbrico Medio de la Cordillera Cantábrica (Noroeste de España).] *Revista Española de Paleontología*, 21 (2), 145-158. ISSN 0213-6937.
- Yang, B., Steiner, M. y Keupp, H. (2015). Early Cambrian palaeobiogeography of the Zhenba-Fangxian Block (South China): Independent terrane or part of the Yangtze Platform. *Gondwana Research*, 28, 1543-1565
- Yun, H., Brock, G.A., Zhang, X.L., Li, L.Y. Bellido, D.C. y Paterson, J.R. (2019). A new chancelloriid from the Emu Bay Shale (Cambrian Stage 4) of South Australia. *Journal of Systematic Palaeontology* (en prensa).
- Yun, H., Zhang, X., Li, L., Pan, B., Li, G. y Brock, G.A. (2019). Chancelloriid sclerites from the lowermost Cambrian of North China and discussion of esclerites taxonomy. *Geobios*, 53, 65-75.
- Yun, H., Zhang, X.L. y Li, L.Y. (2018). Chancelloriid *Allonnia erjiensis* sp. nov. from the Chengjiang Lagerstätte of South China. *Journal of Systematic Palaeontology* 16, 435–444.
- Zamarreño, I. (1972). Las litofacies carbonatadas del Cámbrico de la Zona Cantábrica (NW de España) y su distribución paleogeográfica. *Trabajos de Geología, Universidad de Oviedo*, 5, 1-118.
- Zamarreño, I. (1983). II.3.I El Cámbrico en el Macizo Ibérico. En: Comba, J.A. (Coord.), Libro Jubilar J.M. Ríos, *Geología de España tomo I*. Instituto Geológico y Minero de España, Madrid, pp. 117-191.
- Zamarreño, I. y Julivert, M. (1968). Estratigrafía del Cámbrico del Oriente de Asturias y estudio petrográfico de las facies carbonatadas. *Trabajos de Geología, Universidad de Oviedo* (año 1967), 1, 135-163.
- Zamora, S., Clausen, S., Álvaro, J.J., y Smith, A.B. (2010). Pelmatozoan echinoderms as colonizers of carbonate firmgrounds in mid-Cambrian high energy environments. *Palaios*, 25, 764-768.
- Zhu, M., Babcock, L.E. y Steiner, M., (2005). Fossilization modes in the Chengjiang Lagerstätte (Cambrian of China): testing the roles of organic preservation and diagenetic alteration in exceptional preservation. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 220, 31–46.
- Zhuravlev, A.Yu., Gámez Vintaned, J.A. y Liñán, E., (2011). The Palaeoscolecida and the evolution of the Ecdysozoa. *Palaeontographica Canadiana* 31, 177–204.