

TRILOBITES *SYMPHORIIDAE* DEL DEVONICO DE LA CORDILLERA CANTABRICA: *MALLADAIINAE* NOV. SUBFAM.

M. ARBIZU

TRABAJOS DE
GEOLOGIA

Arbizu, M. (1978).—Trilobites *Symphoriidae* del Devónico de la Cordillera Cantábrica: *Malladaiinae* nov. subfm. *Trabajos de Geología*, Univ. de Oviedo, 10, 000-000.



Se cita por primera vez la presencia de *Symphoriidae* en el dominio paleobiogeográfico del Viejo Mundo (*Old World Realm*, de BOUCOT, 1974). Están representados por una nueva subfamilia, *Malladaiinae*, integrada por los géneros *Malladaia* OEHLERT y OEHLERT y *Furacopyge* n. gen. Se incluye la revisión de *Malladaia*, designando el lectotipo y paralectotipos de *M. luciae*, creándose, a base de nuevo material, la segunda especie dentro de este género, *M. truyolsi*. *Furacopyge* está representado por tres nuevas especies, *F. progenitor*, como especie tipo del género y más antigua es sucedida en el tiempo por *F. sotoi* y *F. morzadeci*.

Finalmente, se realiza un estudio sobre la filogenia del grupo, basándola, principalmente, en las tendencias evolutivas del pigidio de las distintas especies y se aportan algunas observaciones de tipo paleobiogeográfico.

Symphoriidae is reported for the first time in the Devonian of the «Old World Realm». They are represented by a new subfamily, *Malladaiinae*, comprising the genus *Malladaia* OEHLERT y OEHLERT and *Furacopyge* n. gen. A revision of *Malladaia* is included, and the *M. luciae* lectotype and paralectotypes are designated. The second species of this genus, *M. truyolsi* n. sp. is described on the basis of a new material. *Furacopyge* is represented by three new species. *F. progenitor* which is the type species and the oldest one, is respectively succeeded in the time by *F. sotoi* and *F. morzadeci*.

Finally, a study about the phylogeny of the group is realized mainly according to the evolutionary trends of the pygidium and some paleobiogeographical observations are made.

Miguel Arbizu, Dpto. de Paleontología, Universidad de Oviedo, España. Manuscrito recibido el 15 de junio de 1978.

El Devónico de la Cordillera Cantábrica posee una riqueza paleontológica excepcional y su estudio metódico es de gran interés. Desde 1968, el Departamento de Paleontología de Oviedo ha puesto en marcha un programa de investigación paleontológica y biostratigráfica del Devónico de esta región. Junto con los Braquiópodos, Corales (en sentido amplio) y pocos más, los Trilobites constituyen para el Devónico, los grupos más importantes sobre los que basar el estudio indicado.

El material estudiado en este trabajo, procede de la parte alta del Complejo de Rañeces (Capas de Arnao, Emsiense Superior) y de la Fm. Moniello (Emsiense Superior-Cuviniense Inferior), de diversas localidades de Asturias, principalmente del corte costero existente entre la Punta del Aguión y la Ense-

nada de Moniello. Gracias a que en este corte se encuentran representadas todas las especies de *Malladaia*, se han podido estudiar las tendencias evolutivas de la subfamilia a partir de la morfología cefálica y pigdial, principalmente, así como de la ornamentación.

En el estado actual de nuestros conocimientos, áreas sedimentarias de la misma edad contienen formas comparables, presentando ciertas similitudes faunísticas con el Dominio del Este de Norteamérica. Este estudio comparativo ha de poseer, lógicamente, gran interés para una mayor comprensión del problema de las comunicaciones de los diferentes dominios paleobiogeográficos durante el Devónico.

Superfamilia DALMANITACEA Vogdes, 1890

Familia SYNPHORIIDAE Delo, 1935

Subfamilia MALLADAIINAE nov. subfam.

Género tipo: *Malladaia* D. OEHLERT y P. OEHLERT, 1896.

Diagnóstico.—*Synphoriidae* con el cefalón semicircular a ojival (Fig. 1). Espinas genales no muy largas. Lóbulo frontal muy dilatado hacia delante, tan

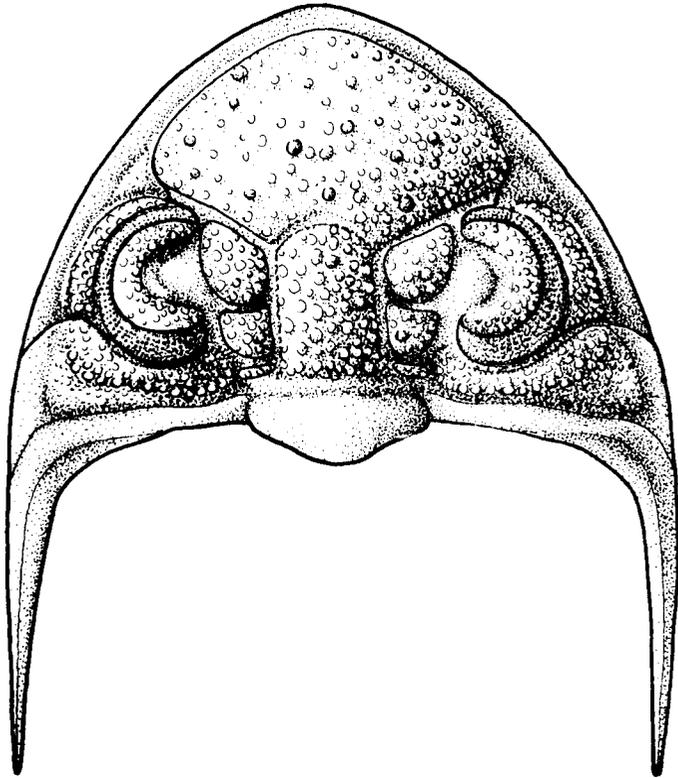


Fig. 1.—Aspecto general (algo idealizado) del cefalón de las especies de *Malladaia*.

ancho como la longitud total de la glabella, tendiendo a formar un lóbulo fronto-mediano en el área media glabellar. Lóbulos 2p y 3p, más o menos fundidos en dirección abaxial. Lóbulos 1p, muy poco desarrollados, situados a nivel mucho más bajo que el resto de la glabella. Lóbulo occipital sobresaliendo por encima del nivel glabellar. Surcos S_1 y S_3 continuándose adaxialmente, originando surcos intercalares que separan los lóbulos 2p y 3p del área media glabellar. Surcos axiales situados en un nivel muy alto a lo largo de los lóbulos glabellares 2p y 3p. Surcos occipital y S_7 anchos y profundos.

Ojos grandes, subverticales. Lóbulos palpebrales sobrepasando la altura de la glabella y alcanzando la del lóbulo occipital. Zócalo ocular (eye soele) presente. Surco subocular, relativamente ancho y profundo, separando la superficie visual del zócalo ocular.

Sutura facial dalmanitifforme. Ramas posteriores discurriendo por profundos «sulci» antes de alcanzar el margen cefálico.

Tórax con las terminaciones distales de las pleuras, redondeadas, no formando proyecciones espiniformes.

Pigidio con 10 a 17 anillos en el raquis y 6 a 13 costillas en las zonas pleurales (Fig. 2). Reborde pigidial con espinas u ondulaciones. Espina posterior siempre presente.

G é n e r o s a s i g n a d o s .—Además del género tipo, se incluye en la nueva subfamilia al género *Furacopyge* n. gen.

D i s t r i b u c i ó n e s t r a t i g r á f i c a y g e o g r á f i c a .—Emsiense Superior y Cuviniense Inferior de la Cordillera Cantábrica (Noroeste de España).

D i s c u s i ó n .—Como se indicó en otras oportunidades (ARBIZU 1976), la posición sistemática de *Malladaia* OEHLERT y OEHLERT, ha planteado desde hace tiempo bastantes problemas. En efecto, dicho taxón fue incluido por DELO (1935), en su subfamilia *Synphoriinae*, la cual, STRUVE (1959) consideró sinónima de *Dalmanitinae* VOGDES. Recientemente, LESPERANCE y BOURQUE (1971), volvieron a separar *Synphoriinae* como subfamilia autónoma, elevándola, a continuación, LESPERANCE (1975) a la categoría familiar (familia *Synphoriidae*, comprendiendo las subfamilias *Synphoriinae* y *Trypaulitinae*), pero ambos autores excluyeron de los taxones referidos a *Malladaia*, que representaría a los *Synphoriidae* en Europa.

Nuestras propias observaciones sobre material original de *Malladaia luciae* (tipo del género), diversos ejemplares de nuestras colecciones, asignables a dicha especie, y a otras del mismo género, *M. truyolsi* n. sp., así como sobre los especímenes de *Furacopyge* n. gen., con caracteres cefálicos muy próximos a los de *Malladaia*, evidencian claras semejanzas con los *Synphoriidae*, por ejemplo, en el aspecto general del cefalón (Fig. 1), donde los lóbulos laterales glabellares 2p y 3p, están parcialmente fundidos y se unen suavemente con el área palpebral a causa de la elevación de los surcos axiales a este nivel, carácter que, según LESPERANCE (1975), es básico de la familia *Synphoriidae*. Por otra parte, todos los taxones removidos de *Dalmanitidae* y asignados a *Synphoriidae*, igual que el

resto de la dotación genérica de la familia, presentan las terminaciones distales de las pleuras torácicas redondeadas, sin proyecciones espinosas, del mismo tipo que las presentes en los ejemplares de *Malladaia* y *Furacopyge*, mientras que el resto de taxones mantenidos en *Dalmanitidae*, las tienen prolongadas en terminaciones espinosas libres. Los pigidios de los individuos de *Malladaiinae* (Fig. 2), son bastante variables, igual que ocurre con los de *Synphoriinae* y *Trypaulitinae*.

Las razones apuntadas, justifican la integración de *Malladaia* y *Furacopyge*, en la familia *Synphoriidae*.

De acuerdo con LESPERANCE (1975, p. 103), los *Synphoriidae* DELO, 1935, presentan siempre el margen frontal crenulado, carácter que no está presente nunca en *Malladaia* y *Furacopyge*, donde el reborde frontal es liso.

Por su parte, *Trypaulitinae* LESPERANCE, 1975, comprende taxones con la región axial glabellar mal definida y ojos muy grandes, con 300 (*Trypaulites calypso*) a 700 lentillas (*Coronura aspectans*), mientras nuestros géneros, agrupan formas con la región axial de la glabella siempre bien definida y situada a un nivel más alto que el de los lóbulos laterales y ojos mucho más pequeños que los de los *Trypaulitinae*, sumando unas 60 lentillas en las especies más modernas y poco más de 100, en las más antiguas.

Las diferencias señaladas con las subfamilias hasta ahora definidas en el seno de *Synphoriidae*, acreditan la autonomía subfamiliar de *Malladaiinae*, constituida por *Malladaia* y *Furacopyge*. *Malladaiinae* representaría la única ramificación del tronco de los *Synphoriidae* no americana.

Género MALLADAIA D. Oehlert y P. Oehlert, 1896

Especie tipo. *Cryphaeus (Malladaia) luciae* D. OEHLERT y P. OEHLERT, 1896, pp. 842-845.

D i s c u s i ó n .—El taxón que nos ocupa fue considerado, originalmente, como subgénero de *Cryphaeus* GREEN, comprendiendo sólo la especie *C. (M.) luciae* que, de esta forma, es el tipo del mismo, por monotipia.

El nombre genérico *Cryphaeus* GREEN, 1837 es, sin embargo, un homónimo posterior de *Cryphaeus* KLUG, 1833 (un Coleóptero), por lo que DELO (1935) lo substituyó por el de *Greenops*. El propio DELO (1935), HUPE (1955) y STRUVE (1959), entre otros, ante las considerables diferencias entre *Greenops*, perteneciente a la subfamilia *Asteropyginae*, y el taxón que discutimos, elevaron *Malladaia* al rango genérico, opinión a la que nos adherimos.

De acuerdo con nuestras observaciones sobre el material original y el de nuestras colecciones, asignable a *Malladaia*, el diagnóstico dado por los esposos OEHLERT, debe ser ampliado, en el sentido de que el cefalón puede ser también semicircular; que los surcos axiales se elevan entre el área palpebral de la fixígena y los lóbulos laterales glabellares 2p y 3p, lo que, unido al escaso desarrollo en profundidad de los surcos S_2 abaxialmente, hace que dichos elementos tiendan a formar lóbulos bicompuestos; que los ojos poseen surcos subculares

y zócalos oculares; y que, en el pigidio pueden existir hasta 7 pares de cortas espinas laterales, además de la espina posterior.

Especies asignadas.—Además de la especie tipo, incluimos en el género, *Malladaia truyolsi* n. sp.

Repartición estratigráfica y geográfica.—La misma que para la subfamilia *Malladaiainae*.

Malladaia luciae D. OEHLERT y P. OEHLERT, 1896

Lám. I 1-11

1896 *Cryphaeus (Malladaia) Luciae*, nov. sp.; OEHLERT y OEHLERT, p. 842, Lám. 26, Figs. 16-23.

• 1955 *Malladaia luciae* Oehlert; P. HUPE, Fig. text. 223, 4.

• 1959 *M. luciae* (OEHLERT); W. STRUVE, p. 0 470, Fig. 371, 6.

1962 *Malladaia luciae* Oehlert; F. RADIG, p. 113.

• 1976 *Malladaia luciae* OEHLERT y OEHLERT; M. ARBIZU, p. 46.

Lectotipo (Designado aquí).—Cefalón figurado por D. OEHLERT y P. OEHLERT, 1896, Lám. 26, Fig. 17 (refigurado aquí, en Lám. I 1-3, depositado en la Colección de la Escuela de Minas de París. Procedente de España, de un nivel indeterminado de los alrededores del pueblo de Santa Lucía (Pola de Gordón, provincia de León).

Paralectotipos (Designados aquí).—Ejemplares figurados en OEHLERT y OEHLERT, 1896, Lám. 26, Figs. 18-23 (éste último, refigurado en este trabajo, Lám. I 4), procedentes de la misma localidad que el lectotipo y depositados en el mismo lugar que éste.

Material utilizado.—Además de la observación del material original, moldes y fotografías del mismo, hemos empleado en el estudio de la especie, 35 especímenes, depositados en el Departamento de Paleontología de Oviedo, comprendiendo ejemplares completos e incompletos, 23 de ellos procedentes de la Ensenada de Moniello (Luanco, prov. de Oviedo), de la parte media de la Fm. Moniello (Cuviniense Inferior), y el resto de diversos puntos de Asturias, todos dentro de la Fm. Moniello.

Diagnóstico (Enmendado aquí).—Especie del género *Malladaia* con el cefalón ojival. Ojos con 20 columnas verticales de lentillas (máximo: 4 lentillas por columna). Lóbulos glabellares laterales ornados con 8-10 tubérculos. Espinas genales muy cortas.

Tórax con terminaciones distales de las pleuras redondeadas.

Pigidio con 10-11 anillos axiales y 6 costillas netas en cada zona pleural. Surcos interpleurales débiles. Reborde pigidial suavemente ondulado, sin llegar a formar proyecciones espinosas en los adultos.

Descripción.—El exoesqueleto de la especie es de tamaño mediano. El contorno de los individuos desenrollados es elíptico, apuntado en la región pigidial y con trilobación neta.

El cefalón tiene siempre contorno ojival y puntas genales triangulares, muy cortas. Superficie glabellar en forma de seta, cuyo sombrero estaría constituido por el lóbulo frontal y el pie, por el resto de la glabella. Glabella segmentada en lóbulo frontal y tres pares de lóbulos laterales (1p, 2p y 3p), limitando un área media glabellar.

El lóbulo frontal presenta un gran desarrollo, dilatándose hasta rebasar lateralmente, de forma clara, al resto de los lóbulos glabellares, alcanzando su frente casi el borde cefálico. Posteriormente, tiende a unirse al área media

glabellar de la que está separado por un surco débil, convexo hacia delante, situado entre los S_3 .

Area media glabellar ocupando alrededor de 1/3 de la anchura de la glabella, más larga que ancha, convexa, dominando en altura a los lóbulos frontal y laterales, separada de estos últimos, por sendos surcos intercalares (sensu HUPE), representando la continuación adaxial de los surcos S_1 y S_3 .

Lóbulos laterales glabellares 2p y 3p, de tamaño parecido, o bien 3p es algo más extenso, tendiendo a soldarse abaxialmente y a dar lugar a lóbulos bicompuestos. Lóbulos 1p muy estrechos, situados a un nivel netamente inferior al del resto de lóbulos glabellares.

Surcos axiales muy profundos cerca del lóbulo occipital, elevándose respecto al plano del cefalón y perdiendo profundidad, progresivamente, hasta alcanzar los lóbulos 2p, a lo largo de los cuales están muy poco marcados, y volviendo a descender respecto al plano del cefalón, profundizándose gradualmente, de nuevo, a la altura de los lóbulos 3p y flancos del lóbulo frontal. Dichos surcos son subparalelos hasta alcanzar la unión con la parte abaxial de los S_3 , haciéndose muy divergentes hacia delante, a partir de estos puntos.

Surcos S_2 poco profundos, sobre todo abaxialmente, algo más acusados en el molde interno. Surcos S_1 y S_3 , más profundos hacia el exterior.

Ojos en posición submedia, relativamente pequeños. Lóbulos oculares de forma arriñonada. Lóbulos palpebrales muy altos, dominando al resto de elementos del cefalón, y a la misma altura que el lóbulo occipital. Areas palpebrales semielípticas, con superficie suavemente convexa. Superficie visual subvertical, ocupada por 20 columnas de lentillas, con un máximo de 4 lentillas por columna (Lám. I 11). Zócalos oculares convexos, bien desarrollados, fuertemente inclinados respecto al plano del cefalón; hacia delante, se adelgazan en forma de cuñas curvas con la convexidad dirigida hacia el exterior; lateralmente, terminan en el surco pericefálico; sus límites posterior y adaxiales están constituidos, respectivamente, por profundos «sulci» y por surcos suboculares, anchos y profundos.

Sutura facial propárica, de tipo dalmanitiforme. Ramas posteriores discurrendo por el fondo de «sulci» muy marcados, los cuales confluyen y terminan en el surco pericefálico. Los «sulci» separan los ojos y zócalos oculares, de sendos burreletes postoculares, bien desarrollados, cuneiformes y convexos, que se ensanchan y pierden gradualmente relieve en dirección abaxial. A su vez, los burreletes postoculares están limitados, posteriormente, por anchos y profundos surcos cefálicos posteriores.

Reborde relativamente ancho en los márgenes laterales, estrechándose, gradualmente, hacia delante y haciéndose muy ancho en la región posterior.

Surco pericefálico ancho y poco profundo posteriormente, estrechándose, poco a poco, hacia delante.

La glabella está ornada por tubérculos de varios tamaños y por gránulos. Los tubérculos mayores se disponen sobre el lóbulo frontal y el área media glabellar. Los lóbulos 2p y 3p presentan, en general, tubérculos de tamaño algo menor, en número de 8 a 10 en cada lóbulo, mientras que los lóbulos 1p, son

lisos. Otro sistema de tubérculos, menos desarrollados que los glabulares, cubren los zócalos oculares, burreletes postoculares y la parte superior de los lóbulos palpebrales. Toda la superficie del cefalón presenta, asimismo, gránulos finos y espaciados, más abundantes y de mayor tamaño en el reborde cefálico y en la dobladura.

Dobladura desarrollada, provista de dos depresiones anterolaterales discontinuas para acoplarse el pigidio en el enrollamiento.

Lóbulo occipital alcanzando la altura de los lóbulos palpebrales. En su parte media está muy engrosado y se adelgaza hacia los lados. Surco occipital, ancho y profundo, sobre todo hacia sus extremos abaxiales.

Tórax constituido por 11 segmentos. Región axial ancha, ocupando alrededor de 1/3 de la anchura total. Surcos axiales bien marcados. Pleuras torácicas con terminaciones distales redondeadas. Surcos pleurales bien visibles, dividiendo cada pleura en dos bandas desiguales: la anterior mucho menos extensa que la posterior.

En vista anterior, las mitades proximales y distales de cada pleura, forman entre ellas un ángulo obtuso de vértice redondeado.

Pigidio en forma de triángulo isósceles, algo más ancho que largo, con lados suavemente convexos. Raquis con 10 a 11 anillos, de los cuales suelen apreciarse sólo 9 en el molde interno, cuyo tamaño disminuye hacia atrás, siendo bien netos los siete anteriores y más débiles el resto. Los surcos transversales del raquis tienen, entre los primeros anillos, una anchura similar o algo inferior a la de estos. Todos los anillos, en vista lateral, aparecen inclinados hacia el margen posterior y poseen, en su parte media, un engrosamiento noduloso, dirigido también hacia atrás.

En las zonas pleurales se cuentan seis costillas muy claras y, en ciertos casos, una séptima costilla, muy débil y corta, situada en la parte posterior. Las costillas tienen sección trapezoidal redondeada y los surcos interpleurales, muy débiles, las dividen en partes desiguales, siendo la semicostilla anterior más extensa y algo más alta que la posterior.

Surcos pleurales, amplios y profundos, en sentido longitudinal casi de la misma anchura que las costillas y con el fondo aplanado.

Reborde ancho, escasamente delimitado del campo pleural. La prolongación lateral de los segmentos induce la aparición de suaves ondulaciones sobre el reborde, reflejadas tanto dorsal como marginalmente.

El pigidio se prolonga en una punta posterior triangular, muy corta, de base ancha y sección transversal semielíptica.

Dobladura pigidial de anchura algo superior a la del reborde.

Ornamentación del pigidio consistente en gránulos finos y dispersos, situados sobre las zonas en relieve y ausentes en las deprimidas, que son más abundantes en el reborde y dobladura, registrándose la máxima densidad y tamaño de los mismos, en esta última región.

D i s c u s i ó n .—Los problemas planteados por la posición sistemática de *Malladaia luciae*, así como su edad, ya fueron discutidos en un trabajo anterior

(ARBIZU 1976) y mencionados, de nuevo, en la Discusión de *Malladaiinae*, en este trabajo. Únicamente hay que resaltar el hallazgo de un pigidio de *Malladaia luciae*, en la parte superior de la Fm. Santa Lucía, en Aviados (prov. de León), en capas con abundante fauna de edad Cuviniense Inferior, que abona la idea expuesta en 1976.

Los autores de la especie no designaron un holotipo de la misma y, a nuestro conocimiento, no fue tampoco elegido ningún tipo, subsiguientemente. Por ello, de acuerdo con el art. 74, apartados a), b) y c) y Recomendaciones 74B, 74C, 74D y 74E, del Código Internacional de Nomenclatura Zoológica vigente, designamos aquí:

1) Como lectotipo, al ejemplar figurado por D. OEHLERT y P. OEHLERT (1896, Lám. 26, Fig. 17), refigurado en este trabajo, en Lám. I 1-3, un cefalón de pequeño tamaño, conservando solo el caparazón en la mejilla izquierda, parte de los lóbulos 1p y 2p de la glabella, lóbulo occipital, un pequeño sector posterior de la mejilla derecha y el reborde lateral derecho, mientras que el resto aparece como molde interno; la punta genal derecha no se observa bien, mientras que la izquierda está prácticamente completa. Este ejemplar fue recolectado por el Ingeniero de Minas, WALISZEWSKI, en la región de Santa Lucía (Pola de Gordón, prov. de León) y se encuentra, actualmente, en la Colección CHAPER de la Escuela de Minas de París (Francia). No se conocen ni estrato típico ni, con precisión, localidad típica. El ejemplar está registrado con el número T. 180 en la Colección donde se encuentra.

2) Como paralectotipos, al resto de ejemplares figurados por D. OEHLERT y P. OEHLERT (1896, Lám. 26, Figs. 18-23), recogidos también por Mr. WALISZEWSKI en la región de Santa Lucía y depositados en la misma Colección y caja que el lectotipo, registrados con los números T. 181 a T. 186, correspondientes a:

a) Un molde interno de un cefalón fragmentado (op. cit., Fig. 18. Número T. 181).

b) Un cefalón fragmentario, en parte descortezado (op. cit., Fig. 19. Número T. 182).

c) Fragmento del lóbulo frontal y pigidio, correspondiendo a un ejemplar originalmente enrollado (op. cit., Fig. 20. Número T. 183).

d) Molde interno de pigidio (op. cit., Fig. 21. Número T. 184).

e) Molde interno de pigidio, conservando algunos pequeños fragmentos del caparazón (op. cit., Fig. 22. Número T. 185).

f) Molde interno de pigidio, conservando algunos fragmentos del caparazón (op. cit., Fig. 23. Número T. 186).

El ejemplar figurado por el matrimonio OEHLERT (op. cit., Lám. 26, Fig. 16), un cefalón casi completo, no apareció en la misma Colección que el resto de los ejemplares, los cuales, por otra parte, se encontraban en una caja con una etiqueta en la que no se hacía alusión a dicha figura. P. MORZADÉC, de Rennes (Francia) (com. escrita), sugirió que el referido ejemplar no formaba parte de la misma serie que el resto. Por ello, es posible que el repetido ejemplar no formase

parte de la serie típica, de forma que nos abstenemos, de momento, hasta no disponer de mayor información, de designarlo como paralectotipo de la especie.

Como ya indicamos, el nivel original de los sintipos de la especie no fue precisado por sus autores, ni reencontrado por nosotros. Sin embargo, de acuerdo con nuestras observaciones sobre la distribución de individuos asignables a *M. luciae*, en Asturias, dicho nivel típico debe encontrarse en la Fm. Santa Lucía, en los alrededores de la localidad leonesa del mismo nombre, en capas pertenecientes a la base del Devónico Medio (Cuviniense Inferior).

M. luciae es una especie muy peculiar que se separa de todas las demás especies conocidas hasta el presente, por los mismos caracteres que separan *Malladaia* de los géneros próximos y que ya han sido discutidos anteriormente.

Malladaia truyolsi n. sp.

Lám. I 12-23

M a t e r i a l .—Dieciocho ejemplares. Holotipo DPO 10338 (pigidio) y 15 paratipos (6 pigidios y 9 cefalones), procedentes del estrato y localidad típicos. Un paratipo, DPO 6798 (cefalón en estado de molde, en parte externo y, en parte, interno), procedente de la parte superior del Complejo de Rañeces (Emsiense Superior), de Cornellana (prov. de Oviedo). Un paratipo, DPO 10930 (pigidio) procedente de la parte superior del Complejo de Rañeces (Emsiense Superior), de Santoseso (SE de Pravia, prov. de Oviedo).

E s t r a t o y l o c a l i d a d t í p i c o s .—Parte superior del Complejo de Rañeces (capas de Arnao, Emsiense Superior), a unos 46 m. por debajo de la base de la Fm. Moniello, entre las Puntas de Aguión y Moniello (Luanco, prov. de Oviedo). Coordenadas en el mapa topográfico del Instituto Geográfico y Catastral de España, E. 1 : 50.000, x = 2° 6' 27", y = 43° 38' 4".

D e r i v a t i o n o m i n i s .—Especie dedicada al Prof. J. TRUYOLS, Jefe del Departamento de Paleontología de Oviedo.

D i a g n ó s t i c o .—Especie del género *Malladaia* con cefalón de contorno casi semicircular; ojos provistos de 22 columnas de lentillas, con un máximo de seis lentillas por columna. Pigidio con siete costillas netas y una octava pobremente desarrollada. Reborde pigidial con siete pares de cortas espinas laterales y una espina posterior impar.

D e s c r i p c i ó n .—De esta especie conocemos cefalones y pigidios que corresponden a individuos probablemente de tamaño pequeño a mediano. Las dimensiones del holotipo (Lám. I 12-14), son de 4 mm de longitud y 5 mm de anchura. En general, los pigidios son débilmente más anchos que largos. Los cefalones, por su parte, son casi dos veces más anchos que largos.

El cefalón tiene la morfología típica de las especies de *Malladaia*, con contorno semicircular, ángulos genales prolongados en cortas espinas genales de base ancha, dirigidas hacia atrás paralelas al eje, y con una sección transversal circular en su parte distal.

Surco pericefálico ancho lateralmente y estrecho en su parte anterior, donde limita frontalmente a la glabela. Surco posterior ancho abaxialmente, más estrecho y más profundo hacia su parte adaxial.

Surcos axiales poco profundos, en su recorrido entre las áreas palpebrales y los lóbulos laterales glabulares 2p y 3p, suavemente divergentes hacia delante

según un ángulo de 20° desde su parte posterior, hasta alcanzar la parte postero-lateral del lóbulo frontal, desde donde se hacen fuertemente divergentes hacia delante formando un ángulo de 120°.

La glabela tiene la típica forma de seta, con el lóbulo frontal dilatado anterior y lateralmente (Lám. I 17, 22-23), con una anchura doble de su longitud y separado del área media glabellar por un débil surco transverso. Lóbulos laterales glabellares disminuyendo hacia atrás en tamaño y altura, con los 1p muy reducidos y muy por debajo del nivel de 2p y 3p. El área media, separada de los lóbulos laterales por surcos intercalares, tiene una anchura de 1/3 de la de la glabela.

Surcos S_3 y S_1 anchos y profundos, prolongándose adaxialmente en los surcos intercalares y desembocando abaxialmente en los surcos axiales. Surcos S_2 muy poco profundos, sobre todo en sus extremos abaxiales.

Glabela ornada con fuertes tubérculos y pequeños gránulos, salvo en los lóbulos 1p y en las áreas deprimidas de los surcos. Sobre cada uno de los lóbulos 2p y 3p, se disponen unos 15 tubérculos de tamaño algo menor que los que existen sobre el lóbulo frontal y área media glabellar.

Sutura facial típica de *Malladaiinae*, con sus secciones posteriores recorriendo profundos «sulci».

Lóbulos oculares reniformes, muy altos, sobrepasando netamente el nivel glabellar. Superficie visual subvertical, con 22 columnas de lentillas, con un máximo de seis lentillas por columna (Lám. I 20). Los ojos están contorneados por zócalos oculares muy bien desarrollados, limitados lateralmente por el surco pericefálico, posteriormente por los «sulci» y separados de los ojos por anchos y profundos surcos suboculares (Lám. I 17-18, 21, 23).

Detrás de los ojos se desarrollan fuertes y protuberantes burreletes postoculares, cuniformes, que se ensanchan y pierden altura abaxialmente (Lám. I 17, 23). Tanto los zócalos oculares como los burreletes postoculares, presentan una ornamentación a base de pequeños tubérculos.

Reborde cefálico de superficie convexa, estrechándose en su parte anterior y ornado totalmente por una fina granulación.

Dobladura bastante extensa, ornada por numerosos gránulos y provista de dos depresiones anterolaterales en las que se encaja el pigidio en los individuos enrollados.

Lóbulo occipital muy prominente y engrosado en su parte axial situándose, en vista lateral, al nivel de los lóbulos oculares. Está ornado por tubérculos muy pequeños, concentrados, sobre todo, en su región media existiendo, además, una fina granulación.

Pigidio de contorno triangular, con lados algo convexos. Trilobación bien marcada. Raquis ocupando, aproximadamente, 1/3 de la superficie pigidial, contándose sobre él 12 anillos, de los cuales, los seis primeros, son mucho más fuertes que los posteriores. En su parte media superior, presentan una protuberancia dirigida hacia atrás, en vista lateral (Lám. I 14, 16).

Campo pleural muy convexo (Lám. I 13-14), con siete u ocho pares de costillas que, en vista dorsal, se dirigen posterolateralmente, siendo las posterior-

res de menor tamaño (Lám. I 12). En sección transversal, las costillas son rectangulares, con ángulos redondeados, separadas por profundos surcos pleurales y divididas por surcos interpleurales muy débiles, siendo la semicostilla anterior algo más extensa que la posterior.

Reborde pigidial bastante ancho, mal delimitado del área costada y suavemente ondulado en vista lateral. De sus márgenes se proyectan siete pares de espinas laterales y una espina posterior de contorno triangular (Lám. I 12-16).

Ornamentación del pigidio constituida por gránulos diseminados sobre las regiones en relieve, más abundantes sobre el reborde, particularmente hacia su parte posterior.

D i s c u s i ó n .—La pertenencia de esta especie a *Malladaia*, viene acreditada por la semejanza esencial de sus caracteres cefálicos y pigidiales con los de la especie-tipo del género, *M. luciae*.

M. truyolsi difiere de *M. luciae* en el número, tamaño y disposición de las lentillas en los ojos: 22 columnas de lentillas, con un máximo de seis lentillas, bastante grandes, por columna en *M. truyolsi*, por 20 columnas, con un máximo de cuatro lentillas, relativamente pequeñas, por columna en *M. luciae*.

Los lóbulos glabellares laterales 2p y 3p, proporcionalmente mayores en *M. truyolsi* que en *M. luciae*, desarrollan mayor número de tubérculos: 15 o más por menos de 10 en *M. luciae*.

La superficie del lóbulo frontal de *M. truyolsi* es menos convexa que la de *M. luciae*.

Las puntas genales están más desarrolladas en *M. truyolsi*.

El pigidio de *M. truyolsi*, tiene un anillo axial y un par de costillas pleurales más que el de *M. luciae*.

Por último, el reborde pigidial de *M. truyolsi*, presenta siete pares de espinas laterales, cortas pero bien desarrolladas, mientras que en el de *M. luciae* solo se observan, como máximo, débiles ondulaciones.

M. truyolsi, especialmente abundante en el Emsiense Superior, parece preceder en el tiempo a *M. luciae*, frecuente, sobre todo, en el Cuviniense Inferior.

FURACOPYGE n. gen.

E s p e c i e t i p o : *Furacopyge progenitor* n. sp.

D e r i v a t i o n o m i n i s .—Alude a las perforaciones que presenta el caparazón. En bable (variedad dialectal asturiana), *furaco* = agujero o perforación.

D i a g n ó s t i c o .—*Malladaia* caracterizado por la presencia en todo el caparazón de perforaciones amplias y numerosas. Surcos axiales poco profundos a lo largo de los lóbulos laterales 2p y 3p. Lóbulos oculares con fuerte relieve, dominando el resto de órganos cefálicos.

Tórax con pleuras, cuyas bandas posteriores aparecen fuertemente engrosadas en su parte media y con terminaciones distales redondeadas.

Pigidio con 10 a 17 anillos en el raquis y 7 a 13 costillas en cada lado del

campo pleural. Reborde pigidial con márgenes ondulados, terminando posteriormente en una espina. Pigidio transitorio (conocido sólo en la especie tipo), provisto de espinas laterales.

D i s c u s i ó n .—La inclusión de nuestro género en *Malladaiinae* está justificada por la gran semejanza fundamental del exoesqueleto con el de *Malladaia*, sobre todo en lo que se refiere al cefalón, con lóbulo frontal y área media glabellar muy desarrollados, adoptando, en conjunto, el típico aspecto de seta, ya descrito anteriormente; lóbulos 2p y 3p, tendiendo a originar lóbulos bicompuestos; surcos axiales muy someros a la altura de dichos lóbulos glabellares; ojos bien desarrollados, con lóbulos oculares muy prominentes; presencia de zócalos oculares, burreletes postoculares y el mismo tipo de sutura facial y ornamentación tuberculada.

Ambos géneros difieren, en cambio, en la presencia de perforaciones netas en todo el exoesqueleto de *Furacopyge* n. gen., inexistentes en *Malladaia*, y por el tipo de costación pigidial, con clara diferenciación entre las dos semicostillas de cada costilla, en *Furacopyge*, mientras que en *Malladaia* dicha diferenciación es muy oscura o casi inexistente.

E s p e c i e s a s i g n a d a s .—Además de la especie tipo, incluimos en el género, otras dos especies: *Furacopyge sotoi* n. sp. y *Furacopyge morzadeci* n. sp.

D i s t r i b u c i ó n g e o g r á f i c a .—Hasta el presente, sólo conocemos especies del género, en la vertiente asturiana de la Cordillera Cantábrica (NO de España).

D i s t r i b u c i ó n e s t r a t i g r á f i c a y e d a d .—Las especies de *Furacopyge* se encuentran en las capas margocalcáreas de la parte superior del Complejo de Rañeces (Emsiense Superior).

Furacopyge progenitor n. sp.

Lám. II 1-13; Figs. 1, 2 a-a'

M a t e r i a l .—Holotipo DPO 10321 y cuatro paratipos, procedentes del estrato y localidad típicos. Tres paratipos más, de la parte superior del Complejo de Rañeces (capas de Arnao, Emsiense Superior), en el camino vecinal de Panizales a Les Areñes (Ferroñes, prov. de Oviedo).

E s t r a t o y l o c a l i d a d t í p i c o s .—Parte superior del Complejo de Rañeces (capas de Arnao), del Emsiense Superior, a unos 60 m por debajo del límite con la Fm. Moniello, entre las Puntas de Aguión y Moniello (Luanco, prov. de Oviedo), coordenadas en el Mapa Topográfico del Instituto Geográfico y Catastral de España, E. 1 : 50.000, x = 2° 6' 27"; y = 43° 38' 4".

D e r i v a t i o n o m i n i s .—Del latín, *progenitor*, *-oris* = progenitor, ascendente. Denominada así, por ser la especie más antigua del género.

D i a g n ó s t i c o .—Especie con los caracteres cefálicos típicos de *Malladaiinae*, presentando las perforaciones particulares del género *Furacopyge*. Pigidio triangular, equidimensional, con 17 anillos axiales y 13 pares de costillas pleurales. Costillas anteriores divididas por un amplio surco interpleural, sobre el que se asientan las perforaciones características. Costillas posteriores con división menos marcada, formando la semicostilla posterior un plano inclinado hacia atrás y con las perforaciones sobre ella. Reborde ondulado, en los ejemplares adultos, y con espinas en los juveniles.

Descripción.—Especie de tamaño mediano a grande, de la que poseemos cefalones y pigidios por separado.

Morfología cefálica típica de *Malladaiinae*, con cefalón de contorno ojival, aproximadamente 1,5 veces más ancho que largo, con puntas genales moderadamente largas.

Surco pericefálico, ancho cerca de los ángulos genales y lateralmente, estrechándose en su recorrido anterior bordeando al lóbulo frontal; posteriormente, se estrecha hacia el interior.

Glabela en forma de seta. Lóbulo frontal de anchura doble a su longitud, desbordando lateralmente al resto de la glabela (Lám. II 11). Mitad posterior de la glabela con tres pares de lóbulos laterales, separados por un par de surcos intercalares del área media glabellar, la cual se eleva por encima del resto de la glabela. Los lóbulos glabellares laterales disminuyen de tamaño y altura de 3p a 1p, siendo los 1p muy reducidos (Fig. 1).

Surcos S_1 y S_3 , profundos y conectados adiaxialmente con los surcos intercalares. Los S_2 , son muy someros, permitiendo que los lóbulos 2p y 3p estén parcialmente fundidos.

Surcos axiales, poco profundos en su recorrido entre los lóbulos laterales 2p, 3p y las áreas palpebrales, divergiendo hacia delante según un ángulo de 30° en su parte posterior, y de 130° desde su unión con la parte abaxial de los surcos S_3 .

Ornamentación glabellar a base de fuertes tubérculos, algo más pequeños sobre los lóbulos laterales 2p y 3p, y netamente más menudos sobre los 1p. Entre los tubérculos se observa una fina granulación y las perforaciones típicas del género.

La glabela está limitada posteriormente por un surco occipital, amplio y muy profundo abaxialmente. Lóbulo occipital elevado por encima de la glabela y algo inclinado posterodorsalmente (Lám. II 12-13). La ornamentación del lóbulo occipital consiste en gránulo, tubérculos y perforaciones, más abundantes en su parte superior.

Sutura facial propárica, dalmanitiforme, con sus ramas posteriores fuertemente sigmoidales, discurriendo por profundos «sulci».

Lóbulos oculares reniformes, con fuerte relieve, superando en altura a la glabela y anillo occipital. Áreas palpebrales semicirculares, muy reducidas y con suave pendiente hacia los surcos axiales. Superficie visual subvertical, con 22 columnas de lentillas y un máximo de seis lentillas por columna.

Por detrás de los ojos existen sendos burletes postoculares, limitados por la sutura facial, surco pericefálico y surcos axiales.

Reborde cefálico ancho en los ángulos genales, estrechándose adaxialmente en su parte posterior; lateralmente, reduce de forma moderada su anchura hacia la región anterior. La ornamentación del reborde, consiste en gránulos que aumentan en número y tamaño hacia el margen.

Pigidio equidimensional, triangular, con surcos axiales divergentes hacia delante según un ángulo de 25° . Raquis ocupando casi $1/3$ de la anchura total y

sobre el que se cuentan 17 anillos que poseen un fuerte nódulo inclinado hacia atrás, en vista lateral (Lám. II 3, 6). En vista posterior (Lám. II 2, 7), el raquis forma un ángulo recto apuntado hacia arriba, que se eleva por encima del campo pleural.

En el campo pleural, existen 13 pares de costillas que disminuyen de dimensiones hacia atrás, así como el ángulo que forman con el eje, siendo en las anteriores del orden de los 75°, de 65° a 45° en las de la parte media, y de unos 15° en las posteriores.

Surcos intercostales bien marcados, de una anchura aproximada a la de la mitad de la de las costillas que separa.

La segmentación de las costillas varía, siendo diferente en las costillas anteriores y posteriores. Las costillas anteriores están formadas por dos semicostillas iguales, divididas por el surco interpleural, que ocupa el fondo de una depresión bordeada por sendos resaltes anterior y posteriormente. Las costillas posteriores están formadas por semicostillas diferentes ya que la semicostilla anterior, forma un resalte por delante del surco interpleural y, a continuación, la semicostilla posterior forma un suave plano inclinado hacia atrás, hasta alcanzar el surco intercostal (Lám. II 1-7; Fig. 2 a').

Reborde pigidial bastante amplio, poco ondulado en los ejemplares adultos, más acusadamente en su parte anterior, mientras que es muy marcada, formando incluso espinas en los ejemplares más jóvenes; posteriormente presenta una corta y ancha espina triangular.

Ornamentación del pigidio consistente en gránulos y perforaciones. En el raquis, las perforaciones se disponen sobre los nueve anillos anteriores, en número de 10 a 7, en línea sobre su parte posterior, existiendo otras perforaciones más pequeñas sobre el nódulo axial, preferentemente en su base. El número de perforaciones desciende en los anillos siguientes y, en los posteriores, ya no se presentan (Fig. 2 a).

La disposición de las perforaciones sobre las costillas, así como su número, varía de delante hacia atrás: en las costillas anteriores, el número de perforaciones es de 12 a 14, situadas justo sobre la línea de sutura interpleural, afectando a ambas semicostillas; mientras que en las costillas posteriores, las perforaciones son menos numerosas, y su posición se desplaza hacia atrás, situándose, preferentemente, detrás de la sutura interpleural, afectando sobre todo al plano inclinado que forma la semicostilla posterior (Fig. 2 a).

Los gránulos se disponen sobre el raquis, muy concentrados sobre los tubérculos axiales y en el campo pleural, sobre los resaltes anteriores y posteriores que presentan las costillas. En el reborde, los gránulos están espaciados, formando líneas transversas a continuación de los semisegmentos anteriores, y son más abundantes hacia el margen y la dobladura pigidial, de la que sólo hemos podido observar su parte más externa.

El pigidio figurado en Lám. II 8-9, lo asignamos a esta especie, en base a la segmentación y disposición de perforaciones y gránulos en su superficie. Sin embargo, su pequeño tamaño, escaso número de anillos axiales (13) y costillas

pleurales (11 pares), así como la presencia de nueve pares de cortas espinas laterales, nos inducen a pensar que se trata de un pigidio transitorio, perteneciente, probablemente, a la fase meraspis del desarrollo larvario.

D i s c u s i ó n .—*Furacopyge progenitor* n. sp. sólo es comparable, por su cefalón, con las especies de *Malladaia*, pero la presencia de las perforaciones y la posesión de puntas genales más largas, la separan de estas. Igualmente, *F. progenitor*, posee ojos con mayor número de lentillas que *M. luciae*. En *M. truyolsi*, el contorno del cefalón es casi semicircular, mientras que en *F. progenitor*, es ojival. Por otra parte, en *M. truyolsi*, los lóbulos glabellares laterales 2p y 3p, son mayores y presentan unos 15 tubérculos sobre cada uno de ellos, mientras que en *F. progenitor*, dichos lóbulos son más pequeños y poseen de cuatro a ocho tubérculos cada uno.

El pigidio de *F. progenitor*, es muy diferente al de ambas especies de *Malladaia*, ya que posee 17 anillos en el raquis y 12-13 pares de costillas pleurales, mientras que *M. truyolsi* posee 12 anillos y 7-8 pares de costillas, como máximo, y *M. luciae*, 11 y 6-7 pares, respectivamente. Además, la segmentación de las costillas del pigidio en *F. progenitor* aparece siempre claramente expresada, mientras que en las especies de *Malladaia* o es muy débil o casi inexistente. Por último, las perforaciones en el pigidio, no se desarrollan en ninguna de las especies de *Malladaia*.

El pigidio transitorio de *F. progenitor*, al que aludimos en su momento, se parece a los de *Dalmanites puticulifrons* WHITTINGTON y CAMPBELL, 1967, del Silúrico de Maine (USA), figurado por sus autores en Lám. 15, Figs. 8-9, 12-13, 16. De todas formas, incluso a este nivel de desarrollo, la segmentación costal es muy diferente y los pigidios transitorios de dicha especie son más largos que anchos, mientras que el de *F. progenitor*, es más ancho que largo. Por otra parte, los pigidios transitorios de *D. puticulifrons*, carecen también de las perforaciones típicas de *F. progenitor*.

Furacopyge sotoi n. sp.

Lám. III 1-6; Fig. 2 b-b'

M a t e r i a l .—Holotipo DPO 6789 (pigidio, figurado en Lám. III 1-3) y tres paratipos, procedentes del estrato y localidad típicos.

Estrato y localidad típicos.—Parte superior del Complejo de Rañeces (capas de Arnao), del Emsiense Superior, entre las Puntas de Aguión y Moniello (Luanco, prov. de Oviedo). Coordenadas en el Mapa Topográfico del Instituto Geográfico y Catastral de España, E. 1 : 50.000, Hoja n.º 14 (Gijón), $x = 2^{\circ} 6' 27''$, $y = 43^{\circ} 38' 4''$.

D e r i v a t i o n o m i n i s .—Especie dedicada al Dr. F. SOTO, del Departamento de Paleontología de Oviedo.

D i a g n ó s t i c o .—Especie de *Furacopyge*, conocida sólo por su pigidio, el cual tiene forma de triángulo casi equilátero. Raquis con 12 anillos, portando un nódulo en la parte axial superior dirigido hacia atrás en vista lateral (Lám. III 2). Los 5-6 primeros anillos del raquis, presentan perforaciones en la parte anterior y posterior, mientras que los siguientes, sólo las presentan sobre la parte

anterior (Fig. 2 b). Campo pleural con siete pares de costillas; semicostillas anteriores, imperforadas, con un fuerte talud hacia delante, separadas de las semicostillas posteriores por un surco interpleural. Las semicostillas posteriores forman un suave plano inclinado hacia atrás, sobre el que se desarrollan fuertes perforaciones.

Descripción del pigidio.—Pigidio de forma triangular con los lados de tamaño similar (descontando la longitud de la espina posterior).

Raquis con 12 anillos que presentan un fuerte nódulo, en su parte axial superior, dirigido, en vista lateral, posterodorsalmente. En el holotipo, a cada lado del plano axial, pueden contarse sobre el primer anillo del raquis, 5-6 grandes perforaciones en la parte anterior y 3 en la parte posterior; sobre los siguientes 5 anillos, existen de 3 a 5 grandes perforaciones en su parte anterior, y, posteriormente, sólo 1. Los anillos posteriores, sólo presentan perforaciones en la parte anterior, cuyo tamaño y número disminuye hacia atrás. Sobre la base del nódulo axial superior y sobre el propio nódulo, pueden observarse otras perforaciones más pequeñas en los 8 primeros anillos. En el campo pleural se cuentan 7 pares de costillas. Cada costilla está dividida, por el surco interpleural, en 2 semicostillas muy diferenciadas: la anterior imperforada y presentando, en perfil lateral, la parte superior redondeada, descendiendo hacia delante de manera abrupta y, posteriormente, con débil inclinación, hasta unirse con el suave plano inclinado que forma la semicostilla posterior hacia atrás (Lám. III 5); la semicostilla posterior se encuentra atravesada por grandes perforaciones, cuyo número y tamaño disminuye, gradualmente, hacia atrás, contándose 5-7 perforaciones en las más anteriores y de 1-3 en las más posteriores, pudiendo existir tanto en las anteriores como en las posteriores, alguna perforación suplementaria de tamaño reducido (Lám. III 1, 4, 6; Fig. 2 b).

Reborde pigidial relativamente ancho, prolongado hacia atrás en una espina de longitud moderada, de sección transversal circular y dirigida, en vista lateral, posterodorsalmente.

Todo el pigidio está recubierto de finos gránulos que afectan a las costillas y anillos del raquis, siendo de mayor tamaño y más numerosos, en el reborde y dobladura pigidial.

Discusión.—Por el carácter perforado del exoesqueleto, esta especie sólo es comparable a la anterior, *F. progenitor*. Existen, sin embargo, diferencias tanto cualitativas como cuantitativas entre ambas. Así, *F. progenitor*, presenta 17 anillos en el raquis y 12-13 pares de costillas en la región pigidial, mientras *F. sotoi* posee 12 anillos en el raquis y 7 pares de costillas pleurales. Por otra parte, las costillas pleurales del pigidio de *F. sotoi* son todas iguales entre sí y muy diferentes de las que presenta anteriormente *F. progenitor* siendo, sin embargo, comparables a las que posee en su parte posterior.

Las perforaciones son también mucho mayores en *F. sotoi* existiendo, además, sobre los extremos distales de los 2 primeros anillos del raquis, un doble sistema de perforaciones que no posee *F. progenitor*. Por último, el reborde de *F.*

sotoi, está ornado por gránulos más evidentes y, posteriormente, presenta una punta terminal más larga que la de *F. progenitor*.

Furacopyge morzadeci n. sp.

Lám. III 7-9; Lám. IV 1-7; Figs. 2 c-c'

M a t e r i a l.—Holotipo DPO 10.319 y 6 paratipos, de los cuales, 4, provienen de la localidad y estrato típico, mientras que el ejemplar DPO 10317, proviene del yacimiento I-111, situado en la carretera de La Planadera a Cermeño (S. de Cornellana, prov. de Oviedo), y el DPO 10953, procede del yacimiento A-25, situado en la carretera general Oviedo-La Coruña, al comienzo de la recta de Salas, en la última dirección indicada (Salas, Belmonete, prov. de Oviedo). Ambos paratipos proceden de las capas superiores del Complejo de Rañeces (Emsiense Superior).

E s t r a t o y l o c a l i d a d t í p i c o s.—Parte superior del Complejo de Rañeces (capas de Arnao, Emsiense Superior terminal), a unos 45 m por debajo de la base de la Fm. Moniello, en el corte costero entre las Puntas de Aguión y Moniello (Luanco, prov. de Oviedo), en un paquete de estratos situado aproximadamente unos 16 m estratigráficos por encima del estrato típico de *Furacopyge progenitor* n. sp., y 1 m estratigráfico por encima del estrato típico de *Furacopyge sotoi* n. sp., antes descritas. Coordenadas en el Mapa Topográfico del Instituto Geográfico y Catastral de España, E. 1 : 50.000. Hoja n.º 14 (Gijón), $x = 2^{\circ} 6' 27''$, $y = 43^{\circ} 38' 4''$.

D e r i v a t i o n o m i n i s.—Especie dedicada a Pierre MORZADEC, especialista en Trilobites devónicos de la Universidad de Rennes (Francia).

D i a g n ó s t i c o.—Especie presentando el caparazón con las grandes perforaciones características del género *Furacopyge*. Pigidio triangular, casi 2 veces más ancho que largo (sin contar la espina posterior), provisto de 10-11 anillos en el raquis y 7 pares de costillas en el campo pleural; anillos del raquis y costillas del campo pleural pigidial, con 2 sistemas de perforaciones, dispuestas al tresbolillo (Fig. 2 c).

D e s c r i p c i ó n.—Individuos de tamaño medio, contorno elíptico, dos veces más largos que anchos, con trilobación muy marcada. La longitud del tórax es, aproximadamente, 1,5 veces la del cefalón y 2 veces la del pigidio.

Cefalón de contorno ojival, casi 2 veces más ancho que largo, con cortas puntas genales de base ancha y de sección circular en su mitad distal.

Glabela muy desarrollada, con la típica forma de seta, ocupando casi 2 / 3 de la superficie total del cefalón. Lóbulo frontal muy dilatado, de anchura doble a su longitud, desbordado por delante de los ojos y alcanzando anteriormente el surco pericefálico.

Surcos axiales, profundos en su parte posterior, disminuyendo la profundidad, en su tercio medio, entre los lóbulos laterales 2p y 3p y las áreas palpebrales, y más marcados y fuertemente divergentes hacia delante, a partir de los márgenes posterolaterales del lóbulo frontal.

Lóbulos laterales glabulares 3p, 2p y 1p, separados de un área media glabular por marcados surcos intercalares; estos lóbulos disminuyen de tamaño, siendo los 1p pequeños y con una altura muy reducida abaxialmente.

Surcos S_1 y S_3 , profundos, conectados entre sí por medio de los surcos intercalares; S_2 opuestos, anchos y muy someros, debido a lo cual, se observa una tendencia a formar lóbulos bicompuestos, ya que los lóbulos 2p y 3p están muy poco separados y parcialmente fundidos.

El lóbulo frontal está separado del área media glabellar por un marcado surco transversal (Lám. IV 1), convexo hacia delante, que une las terminaciones anteriores de los surcos intercalares.

La ornamentación glabellar consiste en fuertes tubérculos, ligeramente más pequeños sobre los lóbulos laterales, y toda ella, a excepción de las zonas deprimidas ocupadas por los surcos, está cubierta de gránulos.

Entre los tubérculos se aprecian las grandes perforaciones típicas del género (Lám. IV 2, 6), que afectan, incluso, a los tubérculos, pero no se presentan en las regiones central y posterior del lóbulo frontal.

Sutura facial propárica, dalmanitifforme, con ramas posteriores situadas en el fondo de acusados «sulci».

Lóbulos oculares reniformes, grandes, dominando en altura al resto de órganos cefálicos y con superficie visual con fuerte pendiente hacia el exterior, provista por 22 columnas de grandes lentillas, con un máximo de seis lentillas por columna (Lám. IV 1, 3, 5). Inferiormente, la superficie visual está limitada por un surco subocular, ancho y profundo, que la separa de un zócalo ocular, ancho en su parte posterior y estrechándose hacia delante. Por detrás del lóbulo ocular, existe un fuerte burlete postocular que se ensancha y pierde relieve abaxialmente.

Surco pericefálico, ancho en su recorrido posterior, sobre todo cerca de los ángulos genales, algo más estrecho y profundo cerca de la glabella, y muy ancho en su parte posterolateral, estrechándose progresivamente hacia delante, hasta hacerse muy poco acusado alrededor del margen anterior del lóbulo frontal, donde coincide con el recorrido anterior de la sutura facial.

Reborde pericefálico, ancho en las proximidades de los ángulos genales y estrechándose adaxialmente y hacia delante.

En las partes anterolaterales de la dobladura, se observan sendas depresiones, anchas y poco profundas, destinadas a acoplar el pigidio cuando el individuo se enrolla sobre sí mismo.

Ornamentación consistente en tubérculos algo más pequeños que los de la glabella, cubriendo los lóbulos palpebrales, zócalos oculares, burletes postoculares, sobreimponiéndose otra ornamentación a base de gránulos finos en estas mismas regiones, algo más gruesos y numerosos en las partes laterales y anterior del reborde y dobladura cefálica. Las perforaciones se extienden sobre los lóbulos y áreas palpebrales, zócalos oculares y burletes postoculares.

Lóbulo occipital muy desarrollado, a la misma altura que el lóbulo ocular, engrosado en su parte media y estrechándose abaxialmente. Está separado de la glabella por un marcado surco occipital, ancho y somero en su parte media, y estrecho y profundo hacia los lados. Lóbulo occipital ornado por tubérculos, gránulos y perforaciones del mismo tipo que los existentes sobre las mejillas.

Tórax con trilobación bien marcada, merced a la existencia de surcos axiales torácicos profundos. Raquis de una anchura aproximada de 1/3 de la total. Anillos del raquis más estrechos en su parte axial, superior anchura abaxialmente. En su parte media, poseen un nodo bien desarrollado, dirigido, en vista

lateral, posterodorsalmente, cuyo tamaño va aumentado de delante hacia atrás (Lám. IV 4).

Las mitades pleurales adaxiales, están orientadas, en vista posterior, laterodorsalmente, formando un ángulo pequeño con el plano basal; mientras las mitades pleurales distales, en la misma vista, se dirigen lateroventralmente, formando con las anteriores un ángulo obtuso, algo superior a 90° , de vértices bastante agudo, en el que se sitúa un grueso nódulo, desarrollado sobre cada banda pleural posterior. Las pleuras, en vista dorsal, están casi en continuidad con los anillos del raquis, formando un ángulo bajo con el eje. Las terminaciones pleurales son redondeadas, casi romas.

Las perforaciones en los anillos del raquis son grandes y numerosas hacia sus partes laterales, y disminuyen en número y tamaño hacia la región axial. En las zonas pleurales se observa una línea de perforaciones que recorre transversalmente las bandas pleurales anteriores, mientras que las bandas posteriores son imperforadas.

Pigidio triangular, de lados bastante convexos, más ancho que largo, trilobación bien marcada y provisto de un ancho reborde, de márgenes suavemente ondulados, en vista dorsal. Punta posterior, triangular, corta, estrecha, dirigida, en vista lateral, algo posterodorsalmente.

Raquis de anchura superior a $1/3$ de la total, provisto de 10 anillos netos, limitado por surcos axiales bastante profundos divergiendo, en vista dorsal, hacia delante, según un ángulo de 25° . Los seis primeros anillos axiales, están bien delimitados entre sí por los surcos transversos, cuya anchura es $1/2$ de la de los anillos, mientras que los surcos que separan el resto de los anillos son mucho más estrechos que los otros y menos profundos. Todos los anillos del raquis desarrollan, en su región media, un nódulo casi vertical, en vista lateral, o algo dirigido posterodorsalmente (Lám. III 9).

Campo pleural cubierto por siete pares de costillas que presentan, en sección longitudinal (exagital), una fuerte inclinación hacia delante y algo más suave hacia atrás (Fig. 2 c'), separadas por surcos intercostales de una anchura inferior a la de las costillas (aproximadamente la mitad), muy profundos. Surcos interpleurales muy poco marcados.

En vista dorsal, se observa una disminución progresiva de la longitud transversal de las costillas, siendo la longitud de la quinta costilla, casi la mitad de la de la primera, y aún más fuertemente reducidas las de las sexta y séptima. Las costillas se dirigen posterodorsalmente, son casi paralelas y, en vista dorsal, forman un ángulo con el eje de unos 70° por término medio.

Sobre los anillos del raquis y sobre las costillas, se disponen dos sistemas de grandes perforaciones, diseminadas al tresbolillo. En los anillos del raquis, el sistema anterior se distribuye sobre la línea media transversal, mientras que el otro ocupa la región posterior de los anillos. Sobre las costillas, el sistema anterior se dispone sobre la línea de sutura interpleural, afectando por igual las semicostillas anterior y posterior, mientras que el otro sistema, se sitúa, exclusivamente,

sobre la semicostilla posterior y sus perforaciones son, en general, de tamaño algo mayor que las del sistema anterior (Fig. 2 c).

Aparte de las perforaciones, la ornamentación consiste en gránulos dispuestos sobre los nódulos axiales de los anillos del raquis, sobre las costillas, sobre el reborde y sobre la dobladura, siendo en esta última parte muy numerosos y más intensos que sobre el resto del pigidio.

D i s c u s i ó n .—*Furacopyge morzadeci* n. sp., se diferencia de *F. progenitor*, por poseer un pigidio netamente transverso, con dos sistemas de perforaciones sobre los anillos del raquis y costillas pleurales, mientras que en la segunda especie, el pigidio es equidimensional y posee, solo, un sistema de perforaciones en las partes indicadas. Por otro lado, el pigidio de *F. progenitor*, presenta 17 anillos en el raquis y 13 pares de costillas pleurales, frente a 10 anillos del raquis y 7 pares de costillas, en *F. morzadeci*. Finalmente, el reborde y surco pericefálicos, son más fuertes en *F. morzadeci* que presenta, además, perforaciones más grandes y numerosas en el cefalón que *F. progenitor*. Esta última especie posee puntas genales más largas que las de *F. morzadeci*.

El pigidio de *F. sotoi*, por su parte, es casi equidimensional o ligeramente transverso, con 12 anillos en el raquis. El sistema doble de perforaciones, tan evidente en *F. morzadeci* sólo está representado, incipientemente, en *F. sotoi*, donde aparece, solo, sobre los dos primeros anillos axiales, faltando el sistema posterior sobre el resto de los anillos y en la totalidad de las costillas pleurales. Por otra parte, la ornamentación granulosa, desarrollada sobre el pigidio de *F. morzadeci*, es muy débil sobre el reborde y costillas pleurales pigidiales, mientras que tanto *F. sotoi* como *F. progenitor*, la tienen más neta, con gránulos más numerosos y de mayor tamaño.

EVOLUCION DE LA SUBFAMILIA MALLADAIINAE

Tomando como base los trabajos de LESPERANCE y BOURQUE (1971) y LESPERANCE (1975), sobre los Sinforínidos, parece evidenciarse que las formas basales de las líneas de *Synphoria* CLARKE y de *Trypaulites* DELO, es decir, *Roncellia* LESPERANCE y *Forillonaria* LESPERANCE, respectivamente, han debido proceder de *Odontochile* HAWLE y CORDA, o de un género relacionado aún no descubierto, en diferentes momentos del Devónico Inferior. En efecto, la morfología pigidial y cefálica de los tres géneros, presenta estrechas semejanzas y las diferencias constatables pueden inscribirse en el curso normal de la evolución del grupo, con tendencias manifiestas hacia la reducción de las puntas genales, modificación más o menos acusada del margen cefálico, fusión de los lóbulos glabulares laterales 2p y 3p, progresiva desaparición de los surcos glabulares S₂, migración hacia atrás de las ramas anteriores de la sutura facial hasta alcanzar la base del lóbulo frontal, disminución del número de anillos del raquis y costillas pleurales del pigidio, acompañada, en numerosos casos, por modificaciones del margen pigidial, representadas por la aparición de procesos espiniformes laterales, etc.

LESPERANCE y BOURQUE (1971), al analizar el enraizamiento filogenético de

los Sinforínidos, arguyeron que *Odontochile* aparecía en Norteamérica algo más tarde que *Roncellia* y poseía un segmento torácico menos que éste género, por lo que difícilmente podía considerarse aquel como ancestral del grupo sinforínido. Tales objeciones son bastante irrelevantes, en vista que LESPERANCE y BOURQUE (1973), rectificaron indicando que la presencia de un doceavo segmento torácico en *Roncellia*, era un error de observación y, en realidad, los Sinforínidos poseían los 11 segmentos torácicos característicos de todos los taxones del suborden *Phacopina* y, por otra parte, aunque dichos autores descubrieron formas de *Odontochile*, en Norteamérica, en capas algo más jóvenes que aquellas en que apareció *Roncellia*, no debe olvidarse que *Odontochile*, a escala global, aparece ya en la misma base del Devónico.

El propio *Odontochile*, no obstante, es difícil de situar sistemáticamente. Por una parte, su probable naturaleza de tronco de los Sinforínidos, junto con su repartición geográfica y cronostratigráfica, induciría a englobarlo entre ellos; en este caso, dada la repartición mundial observada en los taxones involucrados, habría que visualizar la evolución del grupo como desarrollándose, desde el punto de vista paleogeográfico, como una operación de vaivén a gran escala: iniciada con la migración de formas de *Odontochile* hacia el dominio de América Oriental, a comienzos del Devónico, y culminada por el retorno al Dominio del Viejo Mundo, de formas sinforínidas típicas: los *Malladaiinae*, segregadas del tronco principal del grupo, hacia finales del Devónico Inferior. En el intervalo, *Odontochile* actuaría, en su Dominio original, como una línea relativamente estática, cuyas especies variaron hasta la extinción total, dentro de los límites restringidos de la unidad genérica. *Odontochile*, sin embargo, no llegó nunca a completar la fusión de los lóbulos 2p y 3p, característica, por definición, de los Sinforínidos, lo cual desde un punto de vista estrictamente técnico, bastaría para separarlo de ellos. En este caso, su emplazamiento sistemático debería ser el que, habitualmente, se le reconoce entre los *Dalmanitidae*, cerca de *Dalmanites* BARRANDE, si bien las relaciones con los otros taxones de dicha familia no aparecen demasiado claras, a la luz de los datos actuales.

Las ramas sinforínidas americanas, experimentaron un desarrollo peculiar, cuyo resultado final, en muchas líneas, fue la modificación, más o menos intensa, del margen cefálico, por aparición de procesos frontales lobados y/o ondulaciones laterales y, en ciertos casos, la producción de expansiones espinosas en el margen pigidial.

Por su parte, los primeros representantes de la rama inmigrante de los *Malladaiinae*, exhiben ya caracteres muy diferenciados que hacen difícil el establecimiento de relaciones próximas de parentesco con los sinforínidos del Nuevo Mundo. La ausencia de modificaciones en el margen cefálico y la tendencia a la espinación múltiple del margen pigidial, muy acusada en las especies más antiguas, los acercaría a *Trypaulitinae*, derivando, quizás, de una forma intermedia entre *Trypaulites* DELO y *Coronura* HALL y CLARKE, hacía el tránsito Siegeniense/Emsiense. Pero, el pequeño tamaño de sus ojos, relativamente separados del surco pericefálico posterior y con zócalos oculares bien desarrollados, y

la posesión de un neto reborde pigidial, prolongado posteriormente en una corta espina, los aproxima a ciertos *Synphoriinae*. De momento, valoramos más la ausencia de modificaciones en el margen cefálico, ante el énfasis que LESPERANCE (1975) dio a dicho carácter en la segregación de las subfamilias norteamericanas de *Synphoriidae* y, en consecuencia, situamos el origen de *Malladainae* cerca de *Trypaulitinae*. No hay que olvidar, sin embargo, que las formas sudamericanas de *Trypaulitinae*: *Dalmanitoides* y *Chacomurus*, presentan también modificaciones en el margen cefálico, del mismo carácter, en nuestra opinión, que las de los *Synphoriinae* típicos y, si el peculiar desarrollo pigidial de la línea *Forillonaria* - *Dalmanitoides* - *Schoharia* indicada por LESPERANCE, está correlacionado con el del cefalón, hay que sospechar, incluso, que *Schoharia*, (*Trypaulitinae*) del que sólo se conocen hasta hoy pigidios, debió poseer, asimismo, un cefalón con margen modificado, similar al de *Dalmanitoides*.

En cualquier caso, los *Malladainae*, excluyendo sus propios caracteres originales, pueden visualizarse claramente como una síntesis morfológica de sinforínidos americanos, imposible de obtenerse, hasta el presente, a través de todos los eventuales ancestrales europeos.

Malladainae comprende, de momento, dos géneros: *Malladaia* y *Furacopyge*, cuyo parentesco está fuera de dudas, por la gran semejanza de sus caracteres cefálicos principales. El origen monofilético de la subfamilia parece desprenderse de la exigua repartición geográfica y estratigráfica de sus componentes, reducida a una estrecha franja que comprende Asturias y una pequeña parte de León, integrando capas de la parte superior del Emsiense Inferior, o base del Emsiense Superior, hasta la base del Devónico Medio.

A la hora de establecer el hipotético rumbo evolutivo de los géneros del grupo, hay que dar cuenta de los siguientes hechos:

a) *Furacopyge* difiere de *Malladaia*, sobre todo en la posesión de perforaciones en su exoesqueleto, segmentación pigidial más acusada y desarrollo, relativamente, mayor, de los ojos y puntas genales. Estos caracteres, confieren una apariencia de primitividad a *Furacopyge* en relación a *Malladaia*.

b) La forma más antigua del grupo, aún no descrita, un cefalón hallado por P. Morzadec (de Rennes, Francia), en las capas de Arnao (techo del Emsiense Inferior o base del Emsiense Superior), en la Plataforma de Arnao (Avilés, prov. de Oviedo), cae netamente dentro del campo de variabilidad de *Malladaia* (*Malladaia* sp.), por la ausencia de perforaciones y puntas genales reducidas.

c) *Malladaia* ocupa un ámbito geográfico más extenso que *Furacopyge*, comprendiendo las provincias de Asturias y León, mientras que el último género sólo aparece en Asturias.

d) En todos los lugares donde *Furacopyge* fue descubierto, su aparición estuvo precedida de fenómenos geológicos particulares, en el curso de los cuales, la cuenca debió experimentar un brusco cambio de profundidad, pasándose de condiciones marinas claras a condiciones muy someras, quizás intermarales, como lo demuestra el importante tramo de Mud-cracks y niveles dolomíticos, que constituye la base de la biozona de *Furacopyge*. Estos fenómenos se registran,

constantemente, a lo largo de la faja devónica, correspondiente al Manto de Somiedo, en su prolongación asturiana, y su desaparición hacia León, coincide con la no presencia de *Furacopyge*, en capas donde, teóricamente, debía de encontrarse.

Un análisis atento de los caracteres diferenciales de *Furacopyge* respecto a *Malladaia*, nos muestra que los mismos pueden ser considerados atávicos, reflejando parte de las condiciones que poseerían las larvas de *Malladaia*. En efecto, con alguna frecuencia, Trilobites con caparazón adulto imperforado, muestran estadios ontogenéticos larvarios con caparazones perforados; la aparición de claras espinas en el pigidio adulto de *Malladaia truyolsi* n. sp. (la más antigua del género, descrita hasta hoy) (Lám. IV 10-12), es retenida por las formas jóvenes de *Furacopyge progenitor* n. sp. (Lám. II 8-9) y tiende a perderse en el curso de la ontogenia; los estadios meraspis de la mayoría de especies de *Dalmanitacea* conocidos, tienden a poseer los surcos interpleurales marcados en mayor medida que sus correspondientes fases holaspis; y, por último, los ojos de *M. truyolsi*, tienen, prácticamente, el mismo número de lentillas que la especie más antigua de *Furacopyge*: *F. progenitor*, y el tamaño y la posición de los lóbulos oculares es casi coincidente en las referidas especies, mientras que *Malladaia luciae*, la especie más moderna del género, se desvía fuertemente de este modelo, con ojos mucho más pequeños, separados del surco pericefálico posterior, provistos de bastante menos lentillas.

En estas condiciones, cabe suponer que el género ancestral de *Malladaia*, fue *Malladaia*, formas del cual aparecen, precisamente, en capas más antiguas que la especie inicial de *Furacopyge*, derivándose *F. progenitor* de una forma afín a *M. truyolsi* (*Malladaia* sp., por ejemplo), por un proceso de neotenia u otro proceso biológico similar, provocado por la brusca instauración de condiciones ambientales radicalmente distintas, representadas, en Asturias, por la aparición de *mud-cracks* y niveles dolomíticos, en el ámbito de distribución de la especie de *Malladaia*.

El fenómeno debió ser complejo y dramático, por afectar a pequeños demos, ocupando un ámbito muy restringido. Una población original, muy poco numerosa, de una especie similar a *Malladaia truyolsi* (*Malladaia* sp., por ejemplo), colonizó la zona de plataforma que corresponde en la actualidad a las capas de tránsito entre el Emsiense Inferior y el Superior, del Manto de Somiedo. Repentinamente (a escala geológica), se produjo un basculamiento que dejó gran parte de la plataforma de la zona asturiana casi en seco. La población local de *Malladaia* reaccionó aceleradamente, para enfrentarse a la situación y aparecieron las primeras formas de *Furacopyge progenitor* (1). *Malladaia*, entretanto,

(1) Esta reacción de supervivencia parece haberse producido en otros grupos de organismos, en el mismo período. J. L. GARCÍA-ALCALDE (com. pers.), observó la aparición de numerosas especies nuevas de Braquiópodos Articulados, propias exclusivamente del área asturiana, asociadas con *F. progenitor*, cuya existencia fue también efímera, después de un período de evolución rápida, lo que le ha permitido distinguir una biozona muy característica en el Emsiense Superior: la zona de *Arbizustrophia diaphragmata*.

continuó invariado en la zona leonesa, no afectada por el basculamiento. En el área asturiana, se retornó, con rapidez, a condiciones marinas claras: la población de *Furacópígid*s, se transformó, de nuevo, a gran velocidad, apareciendo, sucesivamente, dos nuevas especies: *Furacopyge sotoi* y *F. morzadeci*, la última de las cuales tendería, notoriamente, a recobrar el tipo de organización de *Malladaia*, por anquilosamiento de las suturas interpleurales. Siendo, nuevamente, las condiciones propicias y la distancia muy corta, *Malladaia* recolonizó la plataforma asturiana, coexistiendo *M. truyolsi* con las especies de *Furacopyge*. El retorno a las condiciones originales resultó, empero, demasiado rápido para *Furacopyge*, y el género se extinguió. *Malladaia* persistiría, aún, algo más y, en ambas áreas, la población de *M. truyolsi* evolucionó a *M. luciae*, la cual, en la misma base del Devónico Medio, acabó extinguiéndose sin descendencia.

Este proceso es, aparentemente, muy complicado; sin embargo, debe tenerse en cuenta que tratamos con formas muy locales, agrupadas, con toda probabilidad, en demos de escasa entidad numérica, extendiéndose en una faja costera de poco más de 100 Kms. Tal como se deduce de la naturaleza sedimentaria de las capas donde se encuentran actualmente sus restos, el factor determinante de la evolución del grupo fue de índole batimétrica, lo que parece indicar que las condiciones ambientales óptimas serían muy restringidas en cuanto a la profundidad. En cualquier caso, esta hipótesis, que permite explicar coherentemente las premisas de las que partimos en principio, carece aún de una completa documentación factual: hasta el presente, no se han encontrado en la región leonesa, las especies iniciales de *Malladaia*: *Malladaia* sp. y *M. truyolsi*, necesarias para abonar la idea de que la región leonesa actuó como reserva de organismos malladaiformes. La escasa importancia numérica de las poblaciones involucradas (téngase en cuenta que de *Malladaia* sp., sólo se encontró, hasta ahora, un cefalón, en Asturias), puede ser una explicación conveniente de este hecho, pero no nos deja satisfechos, de manera que, en tanto no quede rellena esta laguna de nuestros conocimientos, presentamos nuestra argumentación anterior como hipótesis de trabajo, cuya forma definitiva aún necesita la incorporación de numerosos hechos de observación derivados, en parte, del descubrimiento de nuevos ejemplares y yacimientos de *Malladaiinae*.

La transición en el tiempo de las poblaciones de *Malladaia* y de *Furacopyge*, es especialmente observable en los cortes de la región costera asturiana, sobre todo en el que va de la Punta de Aguión a la Ensenada de Moniello (Luanco, prov. de Oviedo).

Malladaia, como ya indicamos, aparece por primera vez, cerca de la base de las capas de Arnao (techo del Emsiense Inferior o base del Emsiense Superior), en la Plataforma de Arnao (Avilés, prov. de Oviedo), representado por un cefalón, todavía no descrito. En el caso de que fuese esta especie independiente de *M. truyolsi*, parece plausible que *Malladaia* sp., haya originado *M. truyolsi*, cuyos primeros representantes aparecen en capas de la parte media del Emsiense Superior, en el corte costero al Oeste de la Ensenada de Moniello, unos 45 m estratigráficos por debajo de la base de la Fm. Moniello.

La población de *M. truyolsi* ocuparía, como ya dijimos, un medio rápidamente cambiante que la forzó a diferenciarse de forma acelerada, si bien, en apariencia, la variación se produjo sucesionalmente, de generación en generación, sobre una población pequeña, ocupando el mismo ámbito a través del tiempo. El producto final, en la misma base del Devónico Medio, fue la especie *M. luciae*, con la cual la línea de *Malladaia* registra su mayor expansión geográfica constatable y, dada la relativa abundancia de fósiles recogidos, su mayor éxito evolutivo. *M. luciae* apareció, por primera vez, en el corte costero de la Ensenada de Moniello, unos 40 m estratigráficos por encima de la base de la Fm. Moniello. En los casi 80 m estratigráficos que separan el último hallazgo de *M. truyolsi* y el primero de *M. luciae* deberían, por tanto, encontrarse las diversas fases intermedias, separando ambas poblaciones específicas. Hasta hoy, sin embargo, el azar de los hallazgos no nos ha sido favorable y debemos limitarnos a señalar que, en la evolución de dicha línea, parece registrarse una clara tendencia a la reducción de la superficie visual: *M. truyolsi*, con 22 columnas de lentillas, con un máximo de 6 lentillas por columna, en cada ojo, mientras *M. luciae* presenta 20 columnas de lentillas, con un máximo de 4 lentillas por columna, en cada ojo. Asimismo, se reducen las puntas genales, los lóbulos glabelares laterales 2p y 3p, el número de tubérculos sobre dichos lóbulos, el número de anillos axiales y costillas pleurales en el pigidio, el tamaño de la punta posterior y el de las proyecciones espinosas pigidiales que, en *M. luciae*, se limitan a débiles ondulaciones en el margen pigidial, casi invisibles en ocasiones. Por otra parte, la glabela, en general, se modifica haciéndose más convexa, más compacta en *M. luciae*.

Por su parte, *Furacopyge progenitor* debuta, en el corte costero de la Ensenada de Moniello, unos 60 m estratigráficos por debajo de la base de la Fm. Moniello, en capas del Emsiense Superior. Como ya se señaló, dicha especie debió ser el resultado de algún proceso biológico excepcional, inducido por un drástico cambio ambiental, actuando sobre una población de *Malladaia* del tipo de la de *M. truyolsi* o *Malladaia* sp., ya que retiene de ella, idéntica composición de la superficie visual, tamaño relativamente grande de las puntas genales y punta pigidial posterior, tamaño y posición de los lóbulos oculares y lóbulos glabelares laterales y acusada espinación del margen pigidial en los estadios juveniles. El retorno rápido a condiciones marinas claras, produce una veloz diferenciación de la población, hasta el punto de que, en el mismo corte, unos 14 m. estratigráficos por encima del estrato típico de *F. progenitor*, se ha transformado por completo, al menos en lo que se refiere a sus pigidios. La nueva población, *F. sotoi*, presenta mucho menor número de anillos axiales y costillas pleurales pigidiales (17 anillos axiales y 13 pares de costillas pleurales en *F. progenitor*, por 12 anillos y 7 pares de costillas, en *F. sotoi*); las costillas del campo pleural de *F. progenitor* no son todas iguales, sino que las anteriores están formadas por semicostillas semejantes, separadas por fuertes surcos interpleurales, mientras que las posteriores, están formadas por semicostillas diferentes: las anteriores más extensas y altas que las posteriores, las cuales forman un suave

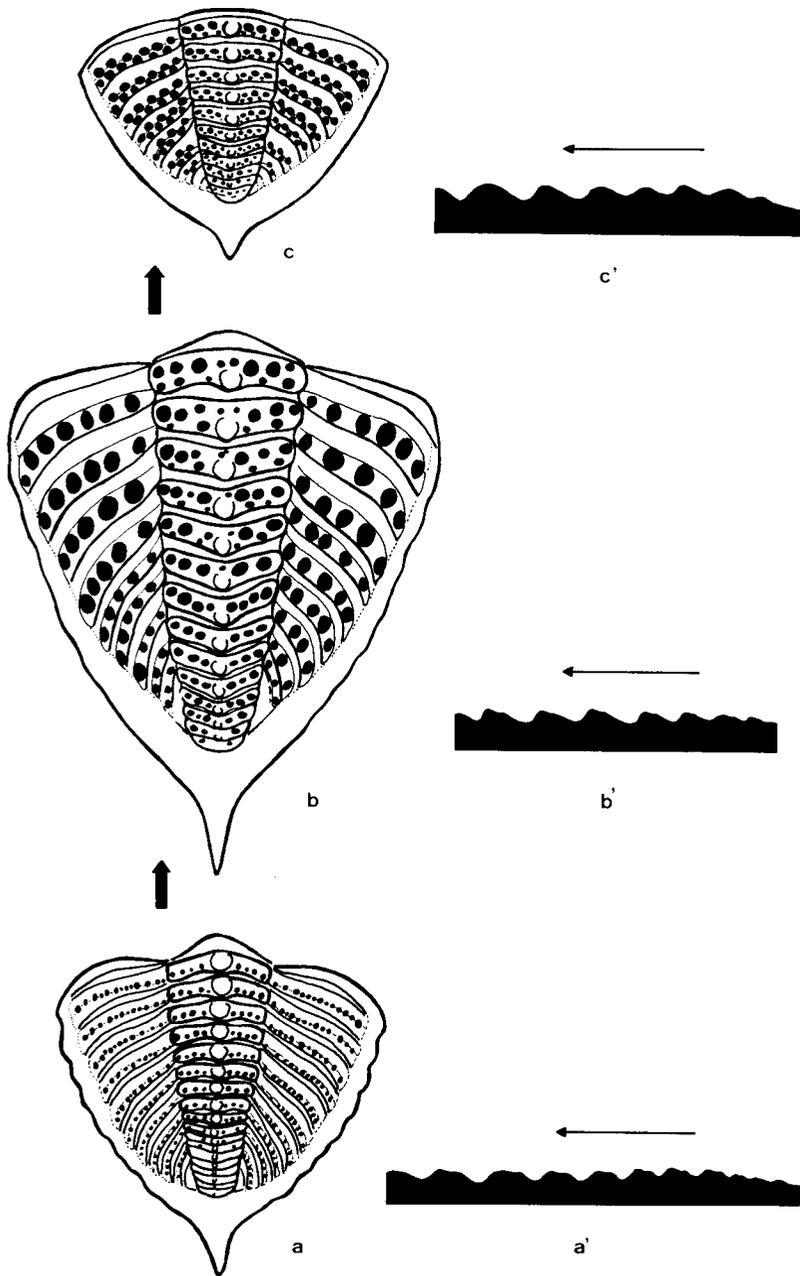


Fig. 2.—Evolución del pigidio en las especies de *Furacopyge* n. gen. a-a': *F. progenitor* n. sp.; b-b': *F. sotoi* n. sp.; c-c': *F. morzadeci* n. sp. (a, b, c = Vista dorsal; a', b', c' = Sección longitudinal del campo pleural).

plano inclinado hacia atrás, hasta alcanzar los surcos pleurales, disminuyendo la intensidad de los surcos interpleurales de la misma forma; las perforaciones del caparazón pigidial de dicha especie, se diferencian de delante hacia atrás: en los segmentos anteriores, existe una fila de perforaciones, no muy grandes, sobre los anillos axiales y sobre los surcos interpleurales, afectando ambas semicostillas, mientras que hacia atrás, las perforaciones tienden a ir desplazándose por detrás de los surcos interpleurales, afectando, sobre todo, a las semicostillas posteriores.

En *F. sotoi*, la morfología de todas las costillas coincide con la de las costillas posteriores de *F. progenitor*; el sistema de perforaciones tiende a complicarse en el raquis, apareciendo en los extremos distales de los primeros anillos axiales, dos filas, dispuestas al tresbolillo; en el campo pleural, empero, se mantiene una sola fila de perforaciones, más grandes que las de *F. progenitor*, afectando sólo a las semicostillas posteriores, de manera que su disposición parece culminar la tendencia registrada en *F. progenitor* a retrasarse las perforaciones respecto a los surcos interpleurales, en dirección posterior.

La propia población de *F. sotoi*, resultando aún desequilibrada respecto a las cambiantes condiciones ambientales varía, a su vez, apareciendo, 1 m estratigráfico por encima de su estrato típico, en el mismo corte de la Ensenada de Moniello, una nueva población, la de *F. morzadeci*, en la cual, el fenómeno general de reducción de la segmentación pigidial llega a su extremo límite, con 10 anillos axiales y 7 pares de costillas pleurales; las puntas genales, la punta pigidial posterior y el tamaño de los lóbulos oculares, están también reducidos respecto a *F. progenitor*; la espinación pigidial ha desaparecido prácticamente, advirtiéndose, como mucho, débiles ondulaciones en los márgenes anteriores del pigidio. El incipiente doble sistema de perforaciones del pigidio de *F. sotoi*, alcanza su desarrollo máximo en *F. morzadeci*, produciéndose tanto sobre los anillos del raquis como sobre las costillas del campo pleural y alcanzando un tamaño similar a las de *F. sotoi*. Ambas filas de perforaciones están dispuestas al tresbolillo, situándose la fila anterior sobre los surcos interpleurales, afectando ambas semicostillas, mientras la fila posterior se sitúa sobre las semicostillas posteriores. Los propios surcos interpleurales, son mucho más débiles y similares a los de las especies de *Malladaia*, dividiendo las costillas, en semicostillas de extensión y altura similar (Fig. 2).

Según hemos ido mostrando, la transición de poblaciones de *Furacopyge*, aparece como una sucesión de especies distintas, ya que las diferencias entre aquellas son demasiado grandes como para considerarlas componentes de una sola paleoespecie, de acuerdo con la práctica taxonómica habitual en Trilobites dalmanitáceos. Esto es, justamente, lo que nos hace suponer que el desequilibrio ecológico de sus integrantes era excepcionalmente grande.

En el curso de esta evolución relámpago, se registran ciertas tendencias, comunes en *Malladaia* y *Furacopyge*, similares a las de otros grupos de dalmanitáceos, cuya filogenia es bien conocida; así, la reducción, en el tiempo, del número de anillos axiales y costillas pleurales pigidiales, el debilitamiento manifiesto de los surcos interpleurales, provocando la transformación de las costillas

en unidades homogéneas, la desaparición de la espinación pigidial y, ulteriormente, incluso de las ondulaciones del margen pigidial, el acortamiento de las puntas genales y espina posterior, la disminución de tamaño de los lóbulos oculares y el incremento de compactación en la glabella.

Aparte de estas tendencias generales, el grupo de *Furacopyge* presenta otras particulares, referidas al sistema de perforaciones, constituido en las formas más antiguas por una sola fila y por dos, en las más jóvenes, que van desplazándose hacia las semicostillas posteriores, en el curso de la filogenia (Fig. 2).

Con estos datos, cabe inferir que la forma que originó la subfamilia *Malladainae*, debió poseer un pigidio multisegmentado, con un mínimo de 17 anillos axiales y 13 pares de costillas, bien divididas en semicostillas, diferenciadas por surcos interpleurales muy fuertes, prolongadas, en toda o en parte de la ontogenia, en espinas laterales, más o menos fuertes y, en una espina posterior, moderadamente larga; el cefalón sería de contorno semicircular, con puntas genales no muy largas, lóbulos oculares de tamaño medio, con zócalos oculares bien desarrollados y glabella poco compactada.

AGRADECIMIENTOS

Durante la realización de este trabajo, se presentaron problemas de diversos tipos: ecológicos, evolutivos, etc., en cuyo tratamiento me resultó muy valioso el consejo y la ayuda de mi amigo y compañero el Dr. J. L. GARCÍA-ALCALDE, de la Universidad de Oviedo, que en todo momento estuvo dispuesto a escuchar, discutir y criticar los diferentes aspectos que constituyen el presente trabajo, de manera constructiva. Vaya por ello mi agradecimiento para él, así como por haber aceptado realizar los magníficos dibujos que constituyen las Figs. 1 y 2 que ilustran el texto.

Expreso, asimismo, mi reconocimiento al Dr. Pierre MORZADÉC, que localizó el material original de *M. luciae*, poniéndolo a mi disposición y proporcionándome los moldes del mismo, así como las fotografías del lectotipo y paralectotipos que, en parte, se incluyen en Lám. 1 1-4.

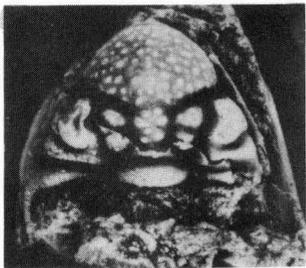
BIBLIOGRAFIA

- ARBIZU, M. (1972).—El Devónico Inferior de la costa asturiana entre la Punta de Narvata y la Ensenada de Moniello. *Brev. Geol. Asturica*, 16 (3), 33-39, 3 figs. text. Oviedo.
- (1976).—Observaciones sobre *Malladaia* OEHLERT y OEHLERT, 1896 (TRILOBITA). *Brev. Geol. Asturica*, 20 (3), 46-48. Oviedo.
- BARROIS, Ch. (1882).—Recherches sur les terrains anciens des Asturies et de la Galice. *Mém. Soc. Géol. Nord*, 1 (2), 630 p., 20 láms. Lille.
- COMTE, P. (1959).—Recherches sur les terrains anciens de la Cordillere Cantabrique. *Mem. Inst. Geol. Min. España*, 60, 440 p., 4 tabs., cuadros, cortes y 1 mapa. Madrid.
- DELO, D. M. (1935).—A revision of the phacopid Trilobites. *Journ. Pal.*, 5 (9), 402-420, 45 figs. text. Menasha.
- ERBEN, H. K. (1962).—Zur analyse und interpretation der rheinischen und hercynischen magnafacies des Devons. *Symp. Silur/Devon-Grenze 1960*, 42-61, 6 figs. text., 2 tabs. Stuttgart.
- GARCÍA-ALCALDE, J. L. (1972).—Braquiópodos Devónicos de la Cordillera Cantábrica. 4) *Arbizustrophia* n. gen. (Strophomenida, Strophodontacea). *Brev. Geol. Asturica*, 16 (4), 56-64, 4 figs. text., 1 lám. Oviedo.
- HUPE, P. (1953).—Classification des Trilobites. *Ann. Paleont.*, 39, 61-168 (1-110), 92 figs. text. París.
- (1955).—Classification des Trilobites. *Ann. Paleont.*, 41, 91-325 (111-345), figs. tex. 93-247. París.
- JULIVERT, M.; TRUYOLS, J. y GARCÍA-ALCALDE, J. L. (1971).—Memoria explicativa de la Hoja n.º 3 (Oviedo) del Mapa Geológico de España E. 1 : 200.000. Síntesis de la Cartografía existente. *Inst. Geol. Min. España*, 39 pp. Madrid.

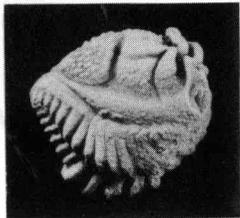
- (1971).—Memoria explicativa de la Hoja n.º 10 (Mieres) del Mapa Geológico de España E. 1 : 200.000. Síntesis de la Cartografía existente. *Inst. Geol. Min. España*, 54 pp. Madrid.
- LESPERANCE, P. J. (1975).—Stratigraphy and paleontology of the Synphoriidae (Lower and Middle Devonian Dalmanitacean trilobites). *Journ. Pal.*, 1 (49), 91-137, 8 figs. text., 7 láms. Menasha.
- y BOURQUE, P. A. (1971).—The Synphoriinae: an evolutionary pattern of Lower and Middle Devonian Trilobites. *Jour. Pal.*, 2 (45), 182-208, 6 tabs., 5 figs. text., láms. 25-27. Menasha.
- (1973).—The Synphoriinae: an evolutionary pattern of Lower and Middle Devonian Trilobites. Corrigenda. *Journ. Pal.*, 2 (47), 329-330, 1 fig. text. Menasha.
- OEHLERT, D. y OEHLERT, P. (1897).—Fossiles dévoniens de Santa Lucía (Espagne) (1^{re} partie). *Bull. Soc. Géol. France*, 24 (3), 1896, 814-875, 12 figs. text., láms. 26-28. París.
- PELLO, J.; JULIVERT, M. y MARCOS, A. (1971).—Memoria explicativa de la Hoja n.º 2 (Avilés) del Mapa Geológico de España E. 1 : 200.000. Síntesis de la Cartografía existente. *Inst. Geol. Min. España*, 41 pp. Madrid.
- PILLET, J. (1954).—La classification des Phacopacea (Trilobites). *Bull. Soc. Géol. France*, 6 (3), 1953, 817-839, 3 figs. text., 3 láms. París.
- RADIG, F. (1961).—Zur stratigraphie des Devons in Asturien (Nordspanien). *Geol. Rundschau*, 1 (51), 249-267, 7 figs. text., 2 láms. Stuttgart.
- SHAW, F. C. y ORMISTON, A. R. (1964).—The eye socle of Trilobites. *Journ. Pal.*, 5 (38), 1.001-1.002, 1 fig. text. Menasha.
- STRUVE, W. (1959).—Suborder Phacopina STRUVE, nov. En: *Treat. Invert. Pal.*, (O), Arthropoda, 1, 461-495, figs. text. 362-391. Reimpresión 1968. New York.
- WHITTINGTON, H. B. y CAMPBELL, K. S. W. (1967).—Silicified Silurian Trilobites from Maine. *Bull. Mus. Comp. Zool.*, (9) 135, 447-482, 19 láms., 10 figs. text. Cambridge (Massachusetts).

LAMINA I

- 1-11.-*Malladaia luciae* OEHLERT y OEHLERT, 1896.
- 1- 3.-Lectotipo de la especie. Figurado en D. OEHLERT y P. OEHLERT, 1896, lám. 26, fig. 17. Depositado en la Colección Chaper, de la Escuela de Minas de París. Molde interno del cefalón, conservando parte del caparazón, procedente de Santa Lucía (León). Nivel estratigráfico desconocido. 1: Vista dorsal; 2: Vista frontal; 3: Vista lateral izquierda. x4.
- 4.-Paralectotipo. Figurado en D. OEHLERT y P. OEHLERT, 1896, lám. 26, fig. 23. Depositado en la misma Colección que el lectotipo, y proveniente de la misma localidad. Molde interno de pigidio, conservando parte del caparazón. Vista dorsal. x1.
- 5- 7.-Ejemplar enrollado, casi completo y algo deformado, DPO 10933. Tercio medio de la Fm. Moniello (Cuviniense). La Planadera (Cornellana, Oviedo). Vistas lateral izquierda, dorsocefálica y dorsopigidual. x2.
- 8- 9.-Pigidio y parte del tórax del ejemplar DPO 10947. Tercio medio de la Fm. Moniello (Cuviniense Inf.). Ensenada de Moniello (Luanco, Oviedo). Vistas dorsal y lateral izquierda.
- 10-11.-Región glabellar y ocular izquierda. Ejemplar DPO 6815. Terciomedio de la Fm. Moniello (Cuviniense Inf.). Ensenada de Moniello (Luanco, Oviedo). 10: Vista dorsal, x1,5; 11: Detalle en vista anterolateral, x4,5, mostrando la disposición y número de lentillas del ojo.
- 12-23.-*Malladaia truyolsi* n. sp.
- 12-14.-Holotipo DPO 10338. Techo del complejo de Rañeces (Emsiense Sup.). Entre las Puntas de Aguión y Moniello (Luanco, Oviedo). Pigidio en vistas dorsal, posterior y lateral derecha, x6,5. Obsérvense las proyecciones espinosas del reborde.
- 15- .-Paratipo DPO 6797. Misma procedencia que el holotipo. Pigidio. Vista dorsal, x6,5.
- 16- m-Paratipo DPO 10336. Misma procedencia que el holotipo. Pigidio. Vista lateral derecha, x4,5.
- 17-19.-Paratipo DPO 10334. Misma procedencia que el holotipo. Cefalón ligeramente comprimido. Vistas dorsal, lateral derecha y frontal, x4,5.
- 20- .-Paratipo DPO 6793. Misma procedencia que el holotipo. Cefalón vista anterior, x2.
- 21-23.-Paratipo DPO 10320. Parte alta del Complejo de Rañeces (Emsiense Sup.). Camino entre Espinedo y Cornellana (Cornellana, Oviedo). Cefalón. Vistas lateral izquierda y dorsal del molde interno (21, 22) y vista dorsal de látex de molde externo (23), x2.



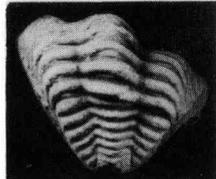
1



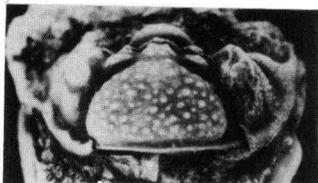
5



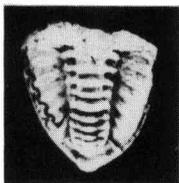
6



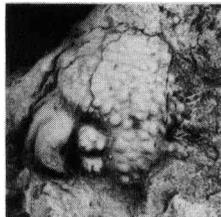
7



2



4



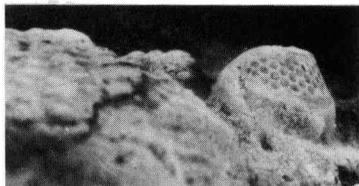
10



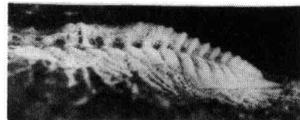
8



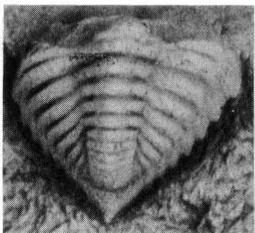
3



11



9



12



17



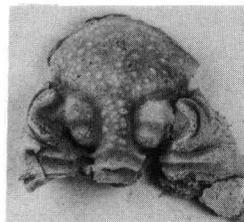
18



21



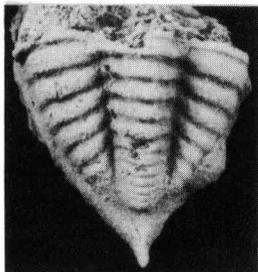
19



22



13



15



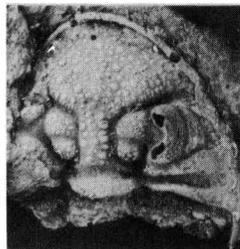
20



14



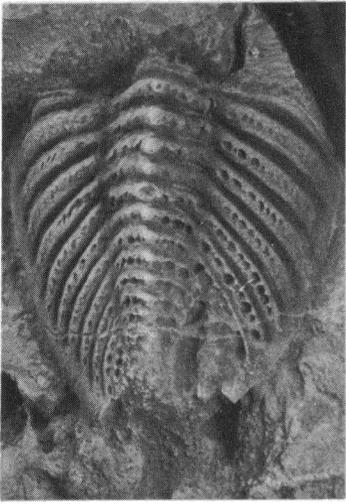
16



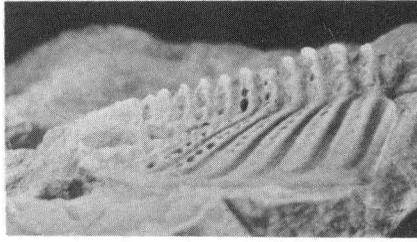
23

LAMINA II

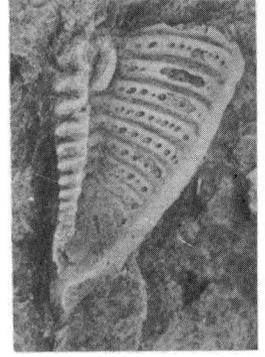
- 1-13.-*Furacopygeprogenitor* n. gen. n. sp.
- 1- 3.-Holotipo DPO 10321. Pigidio. Parte alta del Complejo de Rañeces (Emsiense Sup.). Entre las Puntas de Aguión y Moniello (Luanco, Oviedo). Vistas dorsal, posterior y lateral derecha, x2,5. Obsérvese el número, tamaño y disposición de las perforaciones y de los tubérculos axiales.
- 4- .-Paratipo DPO 10324. Pigidio muy deformado, en el que se aprecian las ondulaciones del reborde y parte de la punta posterior. Misma procedencia que el holotipo. Vista dorsal. x3,5.
- 5- 7.-Paratipo DPO 10948. Pigidio fragmentario en el que se observa el especial desarrollo de las ondulaciones del reborde, en la parte anterior. Parte superior del Complejo de Rañeces (Emsiense Sup.). Camino vecinal entre Panizales y Les Areñes (Ferroñes, Oviedo). Vistas dorsal, posterior y lateral izquierda, x2,5.
- 8- 9.-Paratipo DPO 10330. Pigidio transitorio, en el que se observa el desarrollo de las puntas pigidiales. Misma procedencia que el holotipo. Vista dorsal y posterior, x6,5.
- 10.-Muestra DPO 10950, conteniendo varios restos de Trilobites, entre ellos, dos pigidios de la especie. Parte alta del Complejo de Rañeces (Emsiense Superior). Camino vecinal entre Panizales y Les Areñes (Ferroñes, Oviedo), x1.
- 11-13.-Paratipo DPO 10949. Cefalón en el que se observa la característica segmentación glabellar y el alargamiento moderado de las puntas genales. Misma procedencia anterior. Vistas dorsal, lateral izquierda y anterior, x2.



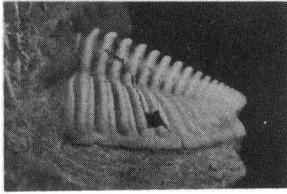
1



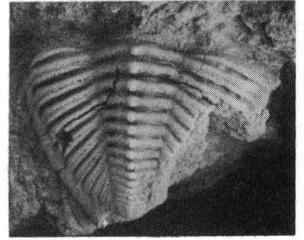
3



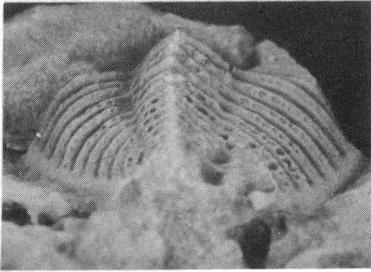
4



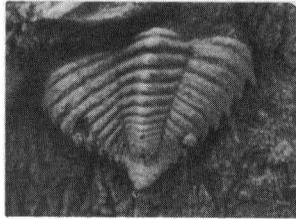
6



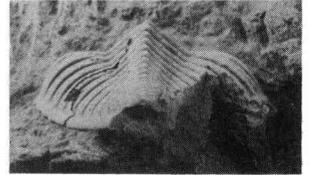
5



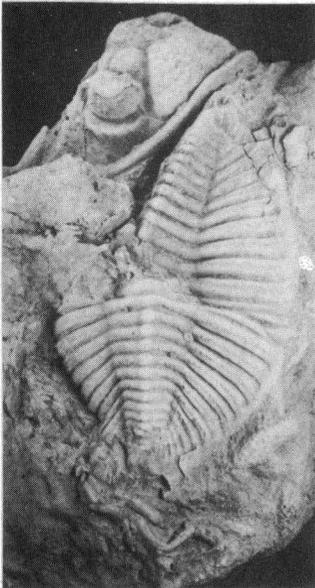
2



8



7



10



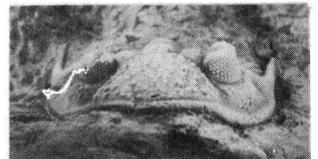
9



11



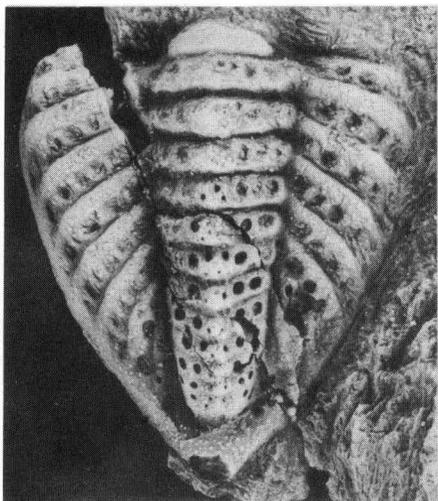
12



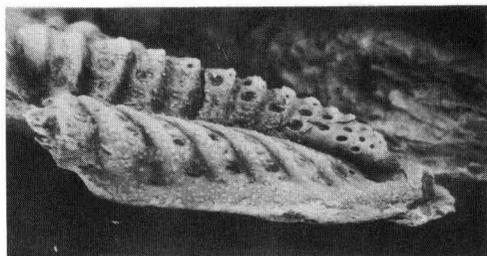
13

LAMINA III

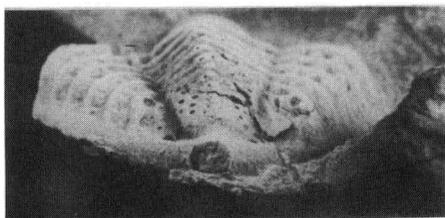
- 1- 6.-*Furacopyge sotoi* n. gen. n. sp. Parte alta del Complejo de Rañeces (Emsiense Sup.). Entre las Puntas de Aguión y Moniello (Luanco, Oviedo).
- 1- 3.-Holotipo DPO 6789. Pigidio casi completo, mostrando el número, disposición y forma de las perforaciones, número de anillos del raquis y costillas pleurales, ornamentación y suave ondulación del reborde. Vistas dorsal, lateral izquierda y posterior, x3.
- 4.-Paratipo DPO 6791. Vista ventral del caparazón pigidial, donde se observa la ornamentación y ondulación de la dobladura pigidial y las apodemas del raquis, x3.
- 5.-Paratipo DPO 6792. Sección longitudinal del campo pleural del pigidio, vista desde el lado izquierdo, mostrando el tipo de costación, x40.
- 6.-Paratipo DPO 6790. Pigidio casi completo. Vista dorsal, x3.
- 7- 9.-*Furacopyge morzadeci* n. gen. n. sp. Misma procedencia que la especie anterior. Holotipo DPO 10319. Pigidio y tórax, donde se puede observar el doble sistema de perforaciones de cada segmento, los fuertes fulcros torácicos y la morfología pigidial, en conjunto. Vistas posterodorsal, dorsal y lateral izquierda, x2.



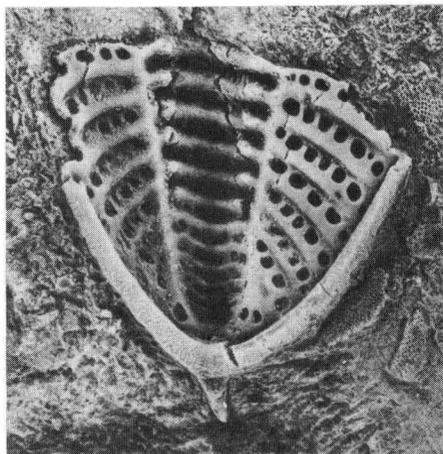
1



2



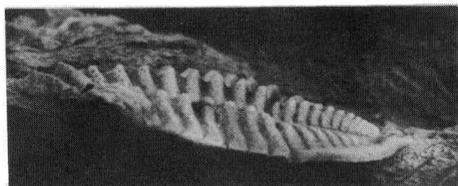
3



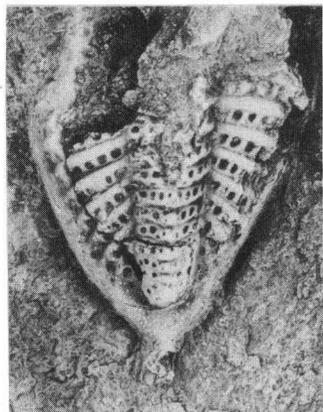
4



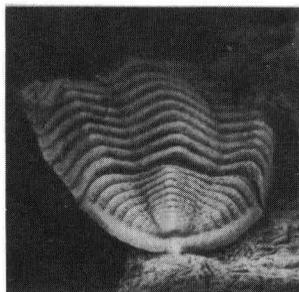
5



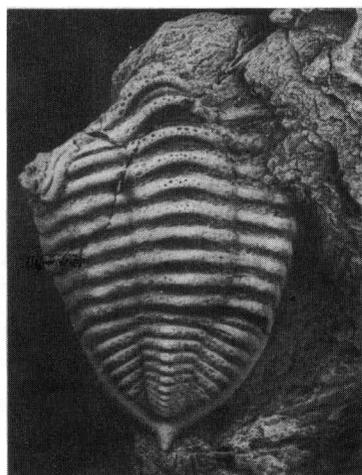
9



6



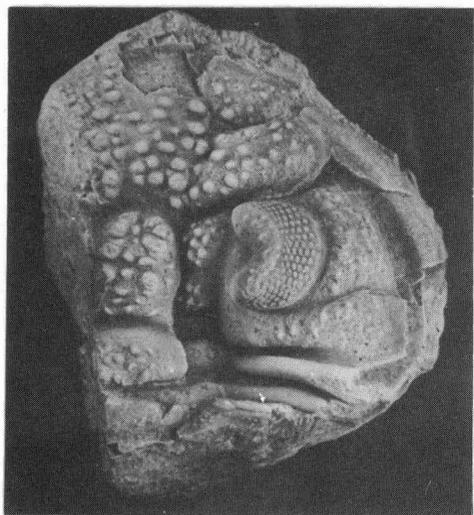
7



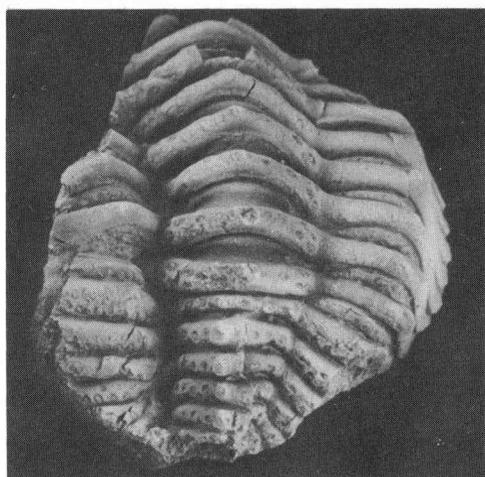
8

LAMINA IV

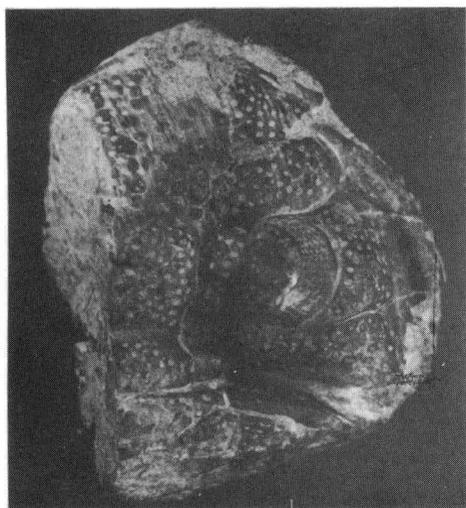
- 1- 7.-*Furacopyge morzadeci* n. gen. n. sp.
- 1- 5.-Paratipo DPO 10317. Ejemplar enrollado, parcialmente fragmentado, en el que se aprecia, sobre todo, la característica morfológica cefálica del género. Parte alta del Complejo de Rañeces (Emsiense Sup.). Carretera vecinal entre La Planadera y Cermoño (Cornellana, Oviedo). Vista dorsal del cefalón (1); vista dorsal del cefalón sin tratar con cloruro amónico, a fin de destacar las perforaciones (2); vista anterior (3); vista dorsal del pigidio (4); y vista lateral derecha (5). Todas x2,5.
- 6- 7.-Paratipo DPO 10318. Cefalón incompleto y aplastado. Parte alta del Complejo de Rañeces (Emsiense Sup.). Entre las Puntas de Aguión y Moniello (Luanco, Oviedo). Vistas dorsal y lateral derecha, x2.



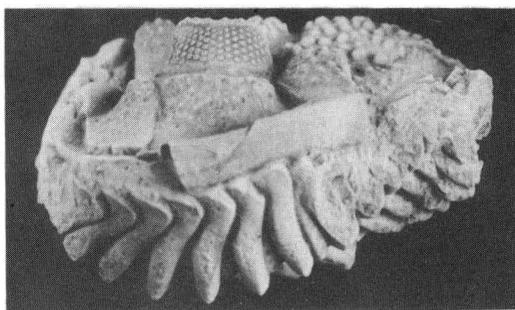
1



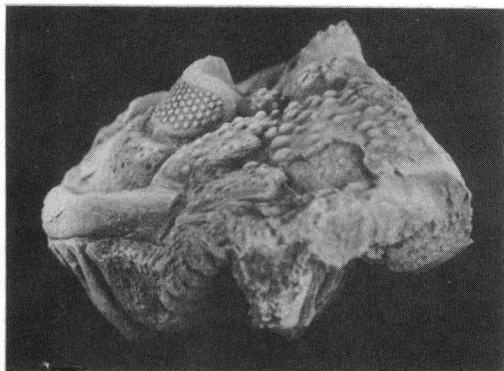
4



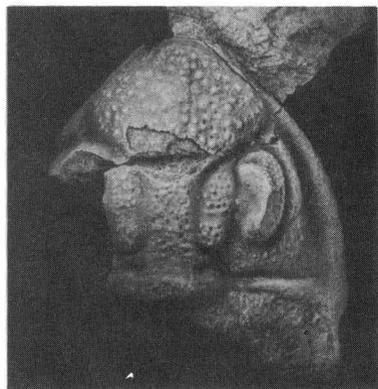
2



5



3



6



7

