



Universidad Complutense de Madrid

Universidad de Alcalá

Facultad de Ciencias Geológicas



**MÁSTER INTERUNIVERSITARIO EN
PALEONTOLOGÍA AVANZADA**

Curso 2024-2025

**Estatus filogenético de los géneros
Acadoparadoxides Šnajdr, 1957 y
Eccaparadoxides Šnajdr, 1957 del límite entre
el Piso 4 del Cámbrico y el Miaolingiense**

**Phylogenetic status of genera
Acadoparadoxides Šnajdr, 1957 and
Eccaparadoxides Šnajdr, 1957 from the
Cambrian Stage 4 – Mialongian boundary**

ENRIQUE TORRES PARISH (autor)

TUTOR DEL TRABAJO: JORGE VICENTE ESTEVE SERRANO



Universidad Complutense de Madrid

Universidad de Alcalá

Facultad de Ciencias Geológicas



MÁSTER INTERUNIVERSITARIO EN PALEONTOLOGÍA AVANZADA

Estatus filogenético de los géneros
Acadoparadoxides Šnajdr, 1957 y
Eccaparadoxides Šnajdr, 1957 del límite entre
el Piso 4 del Cámbrico y el Miaolingiense

Phylogenetic status of genera
Acadoparadoxides Šnajdr, 1957 and
Eccaparadoxides Šnajdr, 1957 from the
Cambrian Stage 4 – Mialongian boundary

ENRIQUE TORRES PARISH (autor)

TUTOR DEL TRABAJO: JORGE VICENTE ESTEVE SERRANO

Fdo.:



Universidad Complutense de Madrid

Universidad de Alcalá

Facultad de Ciencias Geológicas



DECLARACIÓN DE NO PLAGIO

ENRIQUE TORRES PARISH con NIF 78136903S, estudiante del Máster Interuniversitario en Paleontología Avanzada en la Facultad de Ciencias Geológicas de la Universidad Complutense de Madrid en el curso 2024 -2025 , como autor/a del trabajo de fin de máster titulado Estatus filogenético de los géneros *Acadoparadoxides* Šnajdr, 1957 y *Eccaparadoxides* Šnajdr, 1957 del límite entre el Piso 4 del Cámbrico y el Miaolingiense y presentado para la obtención del título correspondiente, cuyo/s tutor/es es/son: Jorge Vicente Esteve Serrano

DECLARO QUE: El trabajo de fin de máster que presento está elaborado por mí y es original. No copio, ni utilizo ideas, formulaciones, citas integrales e ilustraciones de cualquier obra, artículo, memoria, o documento (en versión impresa o electrónica), sin mencionar de forma clara y estricta su origen, tanto en el cuerpo del texto como en la bibliografía. Así mismo declaro que los datos son veraces y que no he hecho uso de información no autorizada de cualquier fuente escrita de otra persona o de cualquier otra fuente. De igual manera, soy plenamente consciente de que el hecho de no respetar estos extremos es objeto de sanciones universitarias y/o de otro orden.

En Madrid, a 13 de enero de 2025

Fdo.:

Agradecimientos

A mis padres y a mi familia, por todo su cariño y apoyo durante toda mi vida.

Al Dr. Jorge Esteve, tutor de este Trabajo Fin de Máster, por su orientación, disposición siempre amable y aportaciones constructivas para el desarrollo de esta memoria.

Al Dr. Lukas Laibl por las fotografías de los especímenes de Paradoxitidos de la colección del Museo Nacional de Praga, Republica Checa.

A Manuel Domínguez Domínguez, Ryan Charles Peterson y César Díaz Frías por su ayuda en este Trabajo Fin de Máster con la reconstrucción 3D

Resumen

Entre los trilobites redlichidos que ocuparon los mares de la provincia Acadobáltica durante la Serie 2 del Cámbrico y el Miaolingiense, los géneros *Acadoparadoxides* Šnajdr, 1957 y *Eccaparadoxides* Šnajdr, 1957 destacan por su gran importancia bioestratigráfica en el área mediterránea. Sin embargo, su estudio presenta desafíos debido a un mosaico de caracteres compartidos, alta homoplasia y marcados rasgos alométricos, lo que dificulta la delimitación taxonómica basada en las proporciones de los cranidios y pigidios.

En este trabajo, se realizó un análisis filogenético para identificar caracteres sinapomórficos y evaluar el estatus filogenético de ambos géneros. Se analizaron 22 taxones procedentes de España, Marruecos, Francia, Italia, Bohemia, Turquía y Canadá, formando el grupo interno, mientras que *Redlichia rex* Holmes *et al.* 2020 se utilizó como grupo externo para enraizar la filogenia. Se definieron 59 caracteres discretos, construyendo una matriz empleada en análisis cladísticos y estadísticos mediante el software *Tree analysis using New Technology* (TNT).

El análisis arrojó 41 árboles más parsimoniosos. Los resultados sugieren que *Acadoparadoxides* Šnajdr, 1957 y *Eccaparadoxides* Šnajdr, 1957 son monofiléticos, destacando sinapomorfías específicas para *Eccaparadoxides* Šnajdr, 1957. Sin embargo, la pobre resolución de *Acadoparadoxides* Šnajdr, 1957 evidencia problemas taxonómicos, asociados, entre otros factores, a un sesgo en la descripción de sus taxones. Por otro lado, *Eccaparadoxides* Šnajdr, 1957 muestra una mejor resolución interna, aunque resalta las limitaciones del uso de caracteres continuos en la separación de taxones, como en el caso de *Eccaparadoxides mediterraneus* Pompeckj, 1901 y *Eccaparadoxides pradoanus* Verneuil & Barrande in Prado *et al.*, 1860.

Palabras clave: Trilobites, Redlichidos, *Acadoparadoxides*, *Eccaparadoxides*, Bioestratigrafía, Filogenia, Sinapomorfías, Cladística

Índice

INTRODUCCIÓN	1
Antecedentes de los géneros Acadoparadoxides y Eccaparadoxides	2
OBJETIVOS	5
METODOLOGÍA	6
RESULTADOS	9
Caracteres y codificación:	9
Análisis Filogenético	15
DISCUSIÓN	19
CONCLUSIONES	25
BIBLIOGRAFÍA	26

INTRODUCCIÓN

Los trilobites fueron un grupo de artrópodos marinos que vivieron desde el Cámbrico hasta su extinción a finales del Pérmico, estos animales fueron uno de los componentes más importantes de la fauna marina, ocupando muchos de los nichos ecológicos disponibles y llegaron a habitar todos los ecosistemas marinos (Fortey 2014). Su gran capacidad adaptativa se refleja en una gran disparidad y diversidad del grupo, alcanzando su máximo durante el Cámbrico y el Ordovícico (Foote 1991, 1993; Hopkins 2014; Suarez & Esteve 2021; Esteve & Suarez 2023). Esto último, sumado a su buena preservación con un abundante y continuo registro fósil, los convierte en uno de los fósiles más utilizados en bioestratigrafía, concretamente del Cámbrico (Peng & Babcock 2011; Peng *et al.* 2012; Babcock *et al.* 2017). Uno de los grupos más característicos de los trilobites cámbricos es el Orden *Redlichiida* (Richter, 1932) que aparecen en el Cámbrico inferior. Este Orden que se divide a su vez en dos subórdenes, *Olenellina* Walcott, 1890 sin suturas faciales dorsales y *Redlichiina* Richter, 1932 con suturas faciales dorsales, es posiblemente el orden más diverso y abundante en los sedimentos de la Serie 2 del Cámbrico (Sundberg *et al.* 2020; Holmes & Budd 2022). Si bien existen dudas sobre el provincialismo de las distintas familias de este orden (véase discusión en Holmes & Budd 2022), la mayoría de las familias presentan un alto grado de provincialismo (Sdzuy 1961; Dean & Rushton 1997). Esto es evidente en la Familia *Paradoxidae* (Emmrich, 1839), muy común en la provincia Acadobáltica (i.e. Europa, norte de África, Avalonia y Norte América, véase Westergård 1936; Šnajdr 1958; Kim *et al.* 2002; Rushton & Weidner 2002; Esteve 2014; Álvaro *et al.* 2018). La aparición del género *Paradoxides* (*sensu lato*) en dicha provincia sirvió a Brøgger (1886) para definir el clásico Cámbrico “Medio”, equivalente aproximadamente al actual Miaolingiano (Zhao *et al.* 2019). Durante el s.XX la sistemática del género *Paradoxides* sufrió grandes cambios definiéndose distintos géneros. Šnajdr (1958) definió dos géneros importantes dentro de la Familia *Paradoxidae*, alrededor de los cuales pivota este trabajo fin de máster, el género *Acadoparadoxides* Šnajdr, 1957 y el género *Eccaparadoxides* Šnajdr, 1957 (véase los holotipos de ambos géneros en la Fig. 1 i & m).

Durante gran parte del s.XX y comienzos del s.XXI se llevaron a cabo diversos trabajos taxonómicos y bioestratigráficos en especies pertenecientes a *Acadoparadoxides* Šnajdr, 1957 y *Eccaparadoxides* Šnajdr, 1957, dada su importancia bioestratigráfica. Sdzuy (1958) describió la especie *A. museroensis* en la localidad zaragozana de Murero, definiendo posteriormente con la primera presencia de este taxón el Cámbrico “Medio” y el piso regional Leoniense (Sdzuy *et al.* 1999). Además, las biozonas del Leoniense se definieron según otras especies de *Eccaparadoxides* Šnajdr, 1957 siendo de manera ascendente *A. mureroensis*, *E. sdzuyi* y *E. asturianus*, especies que se estudian en el presente Trabajo de Fin de Máster (Fig.1).

Antecedentes de los géneros *Acadoparadoxides* y *Eccaparadoxides*

La importancia de estos taxones queda patente por el hecho de su uso en la escala cronoestratigráfica en el área mediterránea. Sin embargo, su uso no está exento de problemas. El concepto de *Acadoparadoxides* según Šnajdr (1957, 1958, 1986, 1987), Sdzuy (1967) y Solov'ev (1980) incluye: (1) Surcos glabellares S1 y S2 conectados medialmente (o casi), (2) lóbulos palpebrales alcanzando el surco del borde posterior, (3) distancia entre las esquinas anterolaterales del cranidio con un ancho similar al mayor ancho a través de los lóbulos palpebrales, (4) eje pigidial pobremente segmentado, y (5) un eje pigidial de al menos el 50% de la longitud del pigidio (para una revisión histórica del género, véase Geyer & Vincent, 2015). Por su parte el género *Eccaparadoxides*, definido por Šnajdr en 1957 y basado en *Paradoxides pusillus* descrito por Barrande en 1846, se distingue por una combinación de características claves. Su cranidio presenta una glabela con cuatro pares de surcos laterales, destacándose los surcos S3 y S4, donde S3 es más largo y menos profundo que S4, que llega directamente a los surcos axiales y adopta una forma en embudo (Fig. 1 i). Los lóbulos palpebrales son largos, curvados e iguales en anchura, con extremos posteriores más estrechos, mientras que los lóbulos palpebrales varían en orientación y se conectan al eje axial en diferentes puntos. El pigidio tiene una forma subhexagonal a subelongada, con un margen posterior truncado y una leve indentación, y su eje axial es corto, con un anillo axial bien definido. *E. pusillus* muestra una notable plasticidad morfológica, especialmente en la forma de la glabela, la longitud de los lóbulos palpebrales y el curso de las suturas faciales, lo que ha llevado a considerarla sinónimo de varias especies previamente descritas, como *Hydrocephalus saturnoides* y *Paradoxides inflatus* (Šnajdr 1957). Es común en la Formación Jince y el Miembro Skryje en la región "barrandiana" de la República Checa, y aunque se han reportado ejemplares de otras regiones, muchos han sido reclasificados debido a diferencias morfológicas significativas. Estos caracteres, junto con su amplia variabilidad, son fundamentales para diferenciar a *Eccaparadoxides pusillus* de otras especies del mismo género y de otros trilobites del clado *Paradoxides* sensu lato. Más recientemente Dean & Rushton (1997), en el *Treatise*, definieron al género *Acadoparadoxides* (véase el holotipo de la Fig.1 d & e) con una glabela con un surco axial casi recto o con un ensanchamiento más pronunciado frente a L2. El surco S2 es transglabellar, mientras que S3 y S4 son débiles o están ausentes. El lóbulo palpebral es largo y arqueado, extendiéndose desde SO hasta L4, y se distingue por un área palpebral más estrecha transversalmente y un lóbulo palpebral más ancho que en *Eccaparadoxides*. Además, el tórax cuenta con 17 a 19 segmentos, y el pigidio presenta una forma redondeada a hexagonal. Por otro lado, el género *Eccaparadoxides* (véase el holotipo de la Fig. 1 n) se caracteriza por una glabela periforme, más ancha a la altura de L4 o S4, con un frente bien redondeado. El surco S2 es poco profundo en su región media, mientras que S3 y S4, si están presentes, son moderadamente profundos, pero no

alcanzan el surco axial. El lóbulo palpebral es largo, extendiéndose casi desde SO hasta L4. El tórax consta de 16 a 18 segmentos, con espinas pleurales que varían de cortas a largas y tienen forma de hoz, mientras que la región pleural interna es estrecha. El pigidio, por su parte, suele ser hexagonal, con una zona terminal que puede ser corta, larga y espatulada, o muy larga. El margen posterior puede ser recto o cóncavo, terminando en un ángulo posterolateral o en una espina.

Por tanto las diagnósis en ambos géneros discutidas por estos autores comparten ciertos caracteres: (1) ambos tienen lóbulos palpebrales largos, que se extienden desde SO hasta L4, (2) presentan tórax segmentados, con *Acadoparadoxides* Šnajdr, 1957 teniendo de 17 a 19 segmentos y *Eccaparadoxides* de 16 a 18, ambos con espinas pleurales bien desarrolladas; (3) sus pigidios son generalmente redondeados o hexagonales, con variaciones en el tamaño y forma de la zona terminal y (4) poseen un margen posterior del pigidio que puede ser recto o cóncavo y termina en ángulos posterolaterales o espinas. Además, muchos de estos rasgos morfológicos presentan tendencias alométricas que se manifiestan durante la ontogenia, pero también con una gran variación morfológica exhibida por algunas de sus especies, lo que dificulta su subdivisión basada en las proporciones relativas de los cranidios y los pigidios (véase Esteve 2014, Álvaro *et al.* 2018 y Álvaro & Esteve 2020). En consecuencia, algunos caracteres diagnósticos de una especie adulta pueden aparecer en diferentes etapas ontogenéticas de otra especie (por ejemplo, véase la sinonimia de dos especies que comparten caracteres diagnósticos de *Acadoparadoxides* y *Eccaparadoxides* por Esteve, 2014).

Los análisis filogenéticos mediante el uso de cladística han sido fundamentales a la hora de definir el estatus de distintos géneros, familias u ordenes de trilobites (Sundberg 1999, 2014; Lieberman 2001; Ebach & Ahyong 2001; Cotton 2001), así como ayudar en la discusión de análisis paleogeográficos (Congreve & Lieberman 2010). Sin embargo, el uso de este tipo de análisis ha sido escaso en trilobites cámbricos y ningún intento hasta la fecha en la Familia *Paradoxidae*. Este trabajo va a intentar dilucidar las relaciones filogenéticas de los géneros *Acadoparadoxides* Šnajdr, 1957 y *Eccaparadoxides* Šnajdr, 1957 con el objetivo de aclarar los caracteres sinapomórficos, así como las relaciones de parentesco entre las distintas especies que incluimos en nuestro análisis.

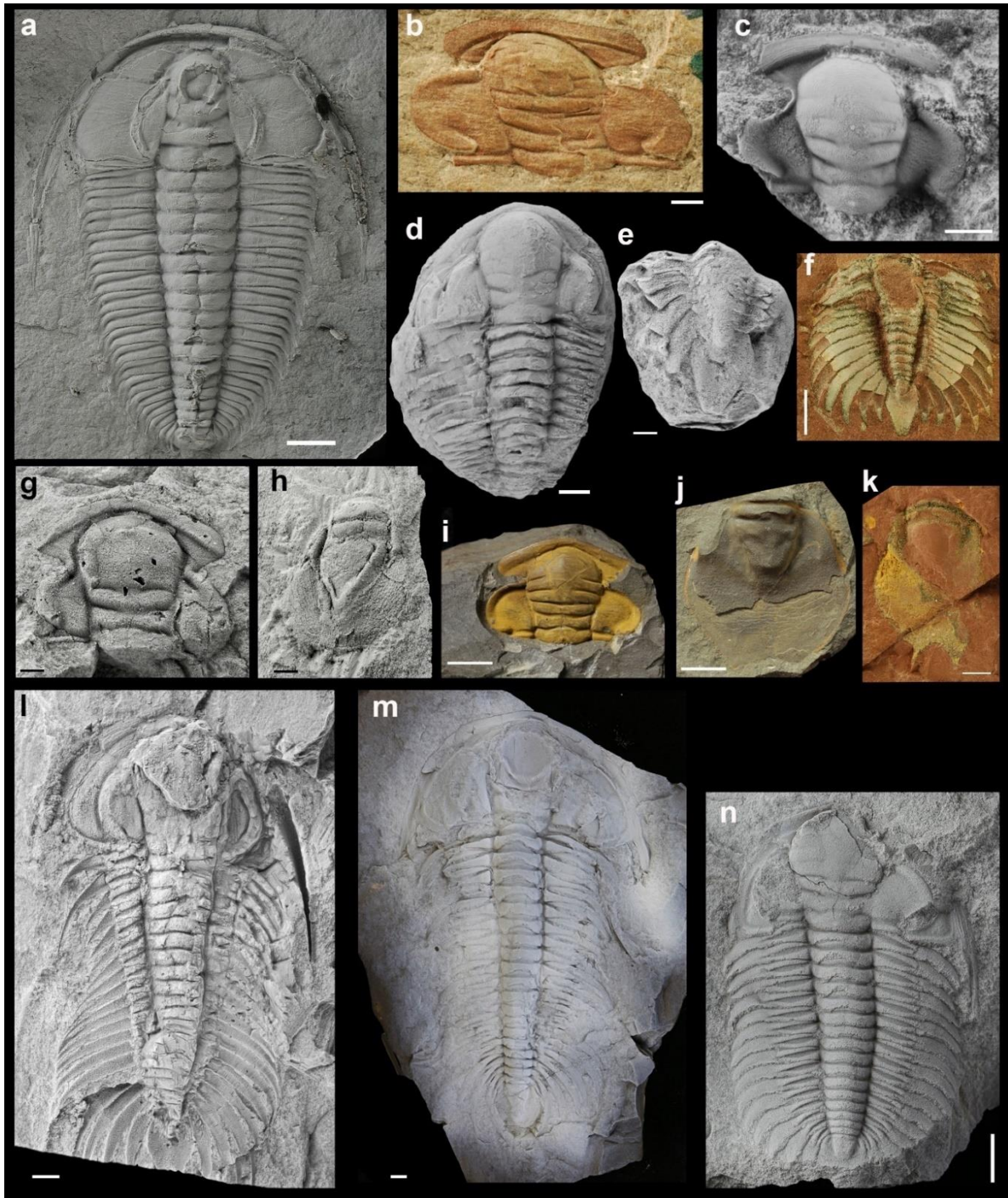


Figura 1. Alguno de los redlichidos más característicos analizados en este trabajo. a) *Redlichia rex* Holmes et al. 2020; b) *Eccaparadoxides sequeirosi* Liñán & Gozalo 1986 de la Formación Murero en la localidad tipo de Murero, Zaragoza (MPZ2009/127); c) *Eccaparadoxides asturianus* (Sdzuy 1967) de la Formación Láncara en Crémenes León (MPZ2009); d-e) Lectotipo (EM170-091); d) y paralectotipo (EM170-095); e) de *Eccaparadoxides pradoanus* (Verneuil & Barrande in Prado et al., 1860) de Sabedo, León; f) *Eccaparadoxides pradoanus* (Verneuil & Barrande in Prado et al., 1860) de la Formación Murero en Purujosa, Zaragoza (MPZ2011/28); g-h) *Acadoparadoxides mureroensis* Sdzuy, 1958 de la Formación Valdemiedes en la localidad tipo de Murero, Zaragoza (MPZ2003/797 y MPZ2004/797); i-j) *Eccaparadoxides pusillus* Snajdr 1958 de la Formación Jince en Skryje, República Checa (i) cranidio (L12633), (j) pigidio (L19520); k-i) *Eccaparadoxides mediterraneus* (Pompeckj, 1901) de la Formación Murero en Purujosa, Zaragoza (k) pigidio (MPZ2011/127); (i) ejemplar completo (MPZ2011/26); (m) *Acadoparadoxides sarcheri* Snajdr 1958, de la Formación Jince en Jince, República Checa, especie tipo del género *Acadoparadoxides* (L12574); n) *Eccaparadoxides pusillus* Snajdr 1958 de la Formación Jince en Skryje, República Checa especie tipo del género *Eccaparadoxides* (L195667). Escala = 5 mm. MPZ: Museo de Ciencias Naturales de la Universidad de Zaragoza; EM: Colecciones Universidad Bernard Lyon 1, Francia. L. Museo Nacional de Praga, República Checa.

OBJETIVOS

El objetivo principal de este trabajo es analizar el estatus filogenético de los géneros *Acadoparadoxides* Šnajdr,1957 y *Eccaparadoxides* Šnajdr,1957, de la provincia Acadobáltica. Para ello se realizará un análisis filogenético incluyendo las especies del área mediterránea, así como las especies tipo de ambos géneros y las especies más relevantes de otras áreas de la provincia Acadobáltica. El análisis nos permitirá conocer primero si ambos géneros son o no monofiléticos, así como los caracteres plesiomórficos de ambos. Además de analizar, las relaciones filogenéticas de algunas de las especies más representativas de ambos géneros. Los objetivos particulares propuestos para este trabajo fin de máster son:

- Analizar los caracteres morfológicos que comprenden las 23 especies del análisis filogenético
- Definir los estados de carácter de cada uno de los rasgos morfológicos
- Construir una matriz con los estados de caracteres de cada uno de los taxones.
- Analizar la matriz mediante un análisis cladístico *Tree analysis using New Technology*, TNT (Nixon 1999)
- Discutir las relaciones filogenéticas entre los taxones analizados.

METODOLOGÍA

En este trabajo para la nomenclatura se ha seguido principalmente Whittington *et al.* (1997), usando también términos discutidos de forma específica en este grupo por Esteve (2014) Geyer & Vincent (2015) y Álvaro *et al.* (2018).

Para cumplir con los objetivos, propuestos anteriormente, en este Trabajo Fin de Máster se han examinado 22 taxones pertenecientes a los géneros *Acadoparadoxides* y *Eccaparadoxides* procedentes de distintos lugares de la provincia Acadobáltica: *A. mureroensis* de España y Marruecos (Sdzuy 1958; Geyer & Vincent 2015), *A. pampalius*, *A. ovatopyge*, *A. nobilis*, *A. levisettii* y *A. briareus* de Marruecos (Geyer 1993, 1998; Geyer & Vincent 2015), *A. sacheri* de Bohemia (Barrande 1852; Šnajdr 1958), *E. lamellatus*, *E. eteminicus* y *E. acadicus* de Canadá (Hartt en Dawson 1868; Matthew 1883; Kim *et al.* 2002), *E. sulcatus* y *E. asturianus* de España (Sdzuy 1967; Liñán y Gozalo 1986), *E. mediterraneus* de España, Francia e Italia (Pompeckj 1901; Liñán & Gozalo 1986; Esteve 2014), *E. pradoanus* de España e Italia (Verneuil & Barrande en Prado *et al.* 1860; Dies *et al.* 2010; Esteve 2014), *E. sdzuyi* de España (Liñán-Guijarro 1978; Gozalo *et al.* 2008), *E. rouvillei*, *E. sequeirosi* y *E. macrocercus* de España y Francia (Miquel 1905; Courtessole 1967, 1973; Liñán & Gozalo 1986), *E. zelus* y *E. epimetheus* de Marruecos (Geyer *et al.* 2021), *E. pusillus* de la Republica Checa y Francia (Barrande 1846; Šnajdr 1958; Cavet *et al.* 1967) y, finalmente, *E. marginatus* de Turquía (Dean 2005). Para llevar a cabo el análisis y enraizar los árboles hemos usado un taxón, el 23, con *Redlichia rex* como grupo externo por pertenecer a un género dentro del clado hermano del clado al que pertenecen los géneros del grupo interno.

Se analizaron las características morfológicas en los 23 taxones correspondientes a los dos géneros estudiados definiendo un total de 59 caracteres discretos, de los cuales 33 están asociados al cefalón (3 borde anterior, 14 glabela, 5 lóbulo palpebral, 4 ornamentación del cráneo, 1 librígena, 1 campo preglabellar, 1 área posterior, 1 área preocular, 1 báccula, 2 sutura facial), 6 están asociados al hipostoma y 20 están asociados al tronco (13 al tórax y 7 al pigidio).

Todo ello se plasma en una matriz de caracteres codificada, a partir de la cual se realizan los diferentes análisis estadísticos y cladísticos mediante sus correspondientes programas informáticos. Para el análisis cladístico se ha utilizado el software de código libre *Tree analysis using New Technology*, conocido como TNT (Nixon 1999; Goloboff 1999; Goloboff *et al.* 2003). TNT utiliza el método de máxima parsimonia con algoritmos de búsqueda de árboles muy rápidos. En este método se buscan y seleccionan los árboles con menor cantidad de cambios evolutivos, dado un análisis filogenético con incongruencias entre los caracteres (Fitch 1971). Para realizar el análisis filogenético, en TNT se han ejecutado

búsquedas heurísticas con los comandos de búsqueda tradicional (*Traditional Search*) y de búsqueda con nueva tecnología (*New Technology Search*). Con los árboles resultantes más parsimoniosos se han establecido los árboles consenso a través de los métodos estricto (strict consensus Sokal & Rohlf 1981) y majority-rule. Además, para evaluar la fiabilidad de las hipótesis obtenidas y su grado de homoplasia, también se han calculado con TNT los índices de consistencia (CI) (Kluge & Farris 1969) y de retención (RI) (Farris 1989) y el soporte de Bremer (*Bremer Support*) (Bremer 1988, 1994). Los dos métodos de búsqueda de TNT comienzan generando un conjunto inicial de árboles a partir de los datos de entrada y evalúan la longitud de cada árbol generado, sin embargo, las pruebas que realizan son muy distintas. Con *Traditional Search* se emplea técnicas de intercambio de ramas (branch-swapping) para explorar más el espacio del árbol reorganizando las ramas de los árboles para encontrar configuraciones más cortas y óptimas, mientras que con *New Technology Search* se emplean otros métodos como: trinquete (*ratchet*) que implica un esquema cíclico de cambio de fases de perturbación y búsqueda para realizar una exploración más exhaustiva de las configuraciones de los árboles, deriva de árboles (*tree-drifting*) una técnica que modifica ligeramente los árboles para buscar árboles que se ajusten mejor en las proximidades de los árboles más óptimos anteriores y fusión de árboles (*tree-fusing*) que evalúa sub-árboles y los combina para encontrar los árboles más óptimos. Como los resultados obtenidos de ambos análisis son parecidos nos facilita la discusión de los mismos, para la cual se han utilizado los árboles de menor longitud atendiendo al criterio de máxima parsimonia. Con estos árboles más óptimos, se han derivado los árboles consenso en TNT: el método estricto representa aquellos clados presentes en todos los árboles analizados, comparándolos para identificar a esos clados comunes y solo incluir a estos en la construcción de la nueva hipótesis, el método *majority-rule* representa los clados soportados por un porcentaje específico, examinando todos los árboles para identificar los clados presentes y posteriormente calculando el porcentaje de presencia de estos clados en los árboles, construyendo una hipótesis con aquellos clados con un soporte superior al 50%. También, con los árboles más óptimos, se han calculado los valores estadísticos CI, RI y soporte de Bremer. El CI se basa en la relación entre el número mínimo de pasos posibles de un árbol y la longitud total del árbol y nos informa del grado de homoplasia de un carácter o un árbol (valores de CI iguales a 1 indican ausencia de homoplasia, mientras que valores próximos a 0 indican un alto grado de homoplasia). El RI representa la relación entre la mayor cantidad de pasos de un árbol menos el número real de pasos y el mayor número de pasos menos el menor número posible de pasos, y nos informa de la homoplasia observada en un carácter (valores cercanos de RI a 1 indican que los cambios se acumulan preferentemente en las ramas internas, mientras que los valores bajos sugieren que los cambios se acumulan en ramas terminales). El soporte de Bremer examina los pasos extra necesarios para que una rama en el cladograma de consenso

colapse, las ramas mejor soportadas, con mayor número de sinapomorfías, obtendrán valores más altos.

RESULTADOS

Caracteres y codificación:

A partir del análisis morfológico de los 23 taxones se han definido 59 caracteres morfológicos del exoesqueleto (Tabla 1). De estos, 34 caracteres están asociados al cefalón, 6 al hipostoma, 19 al tronco (12 en el tórax y 7 en el pigidio):

Cefalón:

0. Forma del margen del borde anterolateral: recto (0), ligeramente curvado (1), curvado (2).
1. Posición de la rama anterior de la sutura facial con respecto al eje sagital del cráneo: proximal (0), distal (1).
2. Anchura del área frontal frente anchura del cráneo entre los lóbulos palpebrales: la primera mayor que la segunda (0), la segunda mayor que la primera (1).
3. Anchura del cráneo entre los lóbulos palpebrales: delgado (0), grueso (1).
4. Surcos transglabulares: ausencia (0), presencia (1).
5. Surcos no transglabulares: ausencia (0), presencia (1).
6. Número de surcos transglabulares: 0 (0), 1 (1), 2 (2), 3 (3), 4 (4).
7. Número de surcos no transglabulares: 0 (0), 1 (1), 2 (2), 3 (3), 4 (4).
8. Orientación S1:
 - laterales curvados hacia la parte posterior y centro cóncavo respecto al eje sagital (1);
 - laterales curvados hacia la parte anterior y centro convexo respecto al eje sagital (2);
 - laterales curvados hacia la parte posterior y centro convexo respecto al eje sagital (3);
 - laterales curvados hacia la parte anterior y centro cóncavo respecto al eje sagital (4);
 - laterales curvados hacia la parte posterior y centro convexo recto al eje sagital (5);
 - laterales curvados hacia la parte posterior y centro convexo recto al eje sagital (6);
 - laterales curvados hacia la parte anterior sin parte central (7);
 - laterales curvados hacia la parte anterior sin parte central (8).
9. Orientación S2:
 - laterales curvados hacia la parte posterior y centro cóncavo respecto al eje sagital (1);
 - laterales curvados hacia la parte anterior y centro convexo respecto al eje sagital (2);
 - laterales curvados hacia la parte posterior y centro convexo respecto al eje sagital (3);
 - laterales curvados hacia la parte anterior y centro cóncavo respecto al eje sagital (4);
 - laterales curvados hacia la parte posterior y centro convexo recto al eje sagital (5);
 - laterales curvados hacia la parte posterior y centro convexo recto al eje sagital (6);
 - laterales curvados hacia la parte anterior sin parte central (7);
 - laterales curvados hacia la parte anterior sin parte central (8).

10. Orientación S3:

- laterales curvados hacia la parte posterior y centro cóncavo respecto al eje sagital (1);
- laterales curvados hacia la parte anterior y centro convexo respecto al eje sagital (2);
- laterales curvados hacia la parte posterior y centro convexo respecto al eje sagital (3);
- laterales curvados hacia la parte anterior y centro cóncavo respecto al eje sagital (4);
- laterales curvados hacia la parte posterior y centro convexo recto al eje sagital (5);
- laterales curvados hacia la parte posterior y centro convexo recto al eje sagital (6);
- laterales curvados hacia la parte anterior sin parte central (7);
- laterales curvados hacia la parte anterior sin parte central (8).

11. Orientación S4:

- laterales curvados hacia la parte posterior y centro cóncavo respecto al eje sagital (1);
- laterales curvados hacia la parte anterior y centro convexo respecto al eje sagital (2);
- laterales curvados hacia la parte posterior y centro convexo respecto al eje sagital (3);
- laterales curvados hacia la parte anterior y centro cóncavo respecto al eje sagital (4);
- laterales curvados hacia la parte posterior y centro convexo recto al eje sagital (5);
- laterales curvados hacia la parte posterior y centro convexo recto al eje sagital (6);
- laterales curvados hacia la parte anterior sin parte central (7);
- laterales curvados hacia la parte anterior sin parte central (8).

12. Desarrollo del surco S1:

- laterales bien marcados, pero parte medial más somera (1);
- laterales poco marcados, pero medio bien marcado (2);
- surco en general somero (3);
- surco en general bien marcado (4).

13. Desarrollo del surco S2:

- laterales bien marcados, pero parte medial más somera (1);
- laterales poco marcados, pero medio bien marcado (2);
- surco en general somero (3);
- surco en general bien marcado (4).

14. Desarrollo del surco S3: laterales poco marcados (0), laterales bien marcados (1).

15. Desarrollo del surco S4: laterales poco marcados (0), laterales bien marcados (1).

16. Forma de glabella: rectangular (0), periforme (1), mazuda (2).

17. El punto γ de la sutura facial toca la glabella: si (0), no (1).

18. Posición de δ de la sutura facial: más próxima a glabella (0), más próxima a surco lateral (1).

19. Margen del lóbulo palpebral: arco de radio amplio (0), arco de radio medio (1), arco de radio reducido (2).

20. Protuberancia en la parte posterior del lóbulo palpebral: ausencia (1), presencia (0).

21. Surco exsagital que divide el lóbulo palpebral en parte abaxial y adaxial: ausencia (1), presencia (0).
22. Caeca: ausencia (0), presencia (1).
23. Desarrollo de gránulos sobre el exoesqueleto (sag.): totalidad de la glabella (0), lóbulo frontal y L4 (1), totalidad de la parte dorsal del cráneo (2), no presenta (3).
24. Desarrollo de líneas de terraza: en el borde del cráneo (desde borde anterior hasta la punta de la espina genal) (0), borde del cráneo y glabella (1).
25. Espina sobre el lóbulo occipital: ausente (0), presente (1), pequeño tubérculo (2).
26. Borde anterior del hipostoma fusionado con la placa rostral: ausencia (1), presencia (0).
27. Morfología del hipostoma: ovoide alabeado (0), subtrapezoidal (1).
28. Borde lateral del hipostoma: subparalelo (0), curvado (1), convergente hacia la parte posterior (2).
29. Número de pares de espinas posterolaterales: dos pares (0), un par (1).
30. Macula: ausencia (1), presencia (0).
31. Invaginaciones del borde posterior en la base de las espinas: ausencia (1), presencia (0).
32. Tamaño general de la espina genal: corta (0), larga (1).
33. Tamaño del campo preglabellar: pequeño (0), unido con el surco anterior (1), inexistente (2).
34. Anchura del área posterior frente a la anchura del lóbulo palpebral: más amplia (0), igual (1), más chata (2).
35. Extensión anterior de la cresta ocular: continua más allá de la sutura facial y se adentra en el área preocular (0); contacta con el borde de la glabella siguiendo el trazado del surco facial (1).
36. Báccula: ausencia (1), presencia (0).
37. Posición de la esquina posterolateral de la sutura: abaxial (0), adaxial (1).
38. Forma de la parte anterior de sutura: línea quebrada (0), rectilínea (1).

Tórax:

39. Desarrollo del surco pleural: recto (0), ligeramente curvado (1), en forma de s (2).
40. Terminación del surco pleural: por detrás de la parte medial de la pleura (0), por delante de la parte medial de la pleura (1), en la espina pleural (2).
41. Parte medial del surco pleural: engrosada (0), no engrosada (1).
42. Desarrollo del proceso fulcral: ausente (0), solo presente en algunas pleuras (1), gradualmente acercándose al sagital (2).
43. Posición del fulcro a lo largo del tórax: parte medial de la pleura (0), transición entre la espina pleural y la parte abaxial de la pleura (1).

44. Tamaño de la espina pleural respecto de la pleura: considerablemente menor (0), similares en tamaño (1).
45. Variación en el tamaño de la pleura, tendencia a la disminución de tamaño de la pleura en sentido posterior: ausencia (1), presencia (0).
46. Bisagra: ausencia (1), presencia (0).
47. Variabilidad intraespecífica del número de segmentos: ausencia (1), presencia (0).
48. Morfología general del tórax: elíptico (0), subrectangular (1).
49. Espinas axiales: ausencia (1), presencia (0).
50. Gránulos en el exoesqueleto: ausencia (1), presencia (0).
51. Líneas de terraza en las espinas pleurales: ausencia (1), presencia (0).

Pigidio:

52. Margen posterior: afilado (0), redondeado (1).
53. Longitud del raquis: menor que la mitad de la longitud total del pigidio (0); hasta la mitad de la longitud total del pigidio (1); mayor que la mitad de la longitud total del pigidio (2).
54. Raquis se estrecha posteriormente: si (0), no (1).
55. Forma del margen posterior: convexa (0), cóncava (1), recta (2).
56. Caeca: ausencia (1), presencia (0).
57. Líneas de terraza: ausencia (1), presencia (0).
58. Gránulos: ausencia (1), presencia (0).

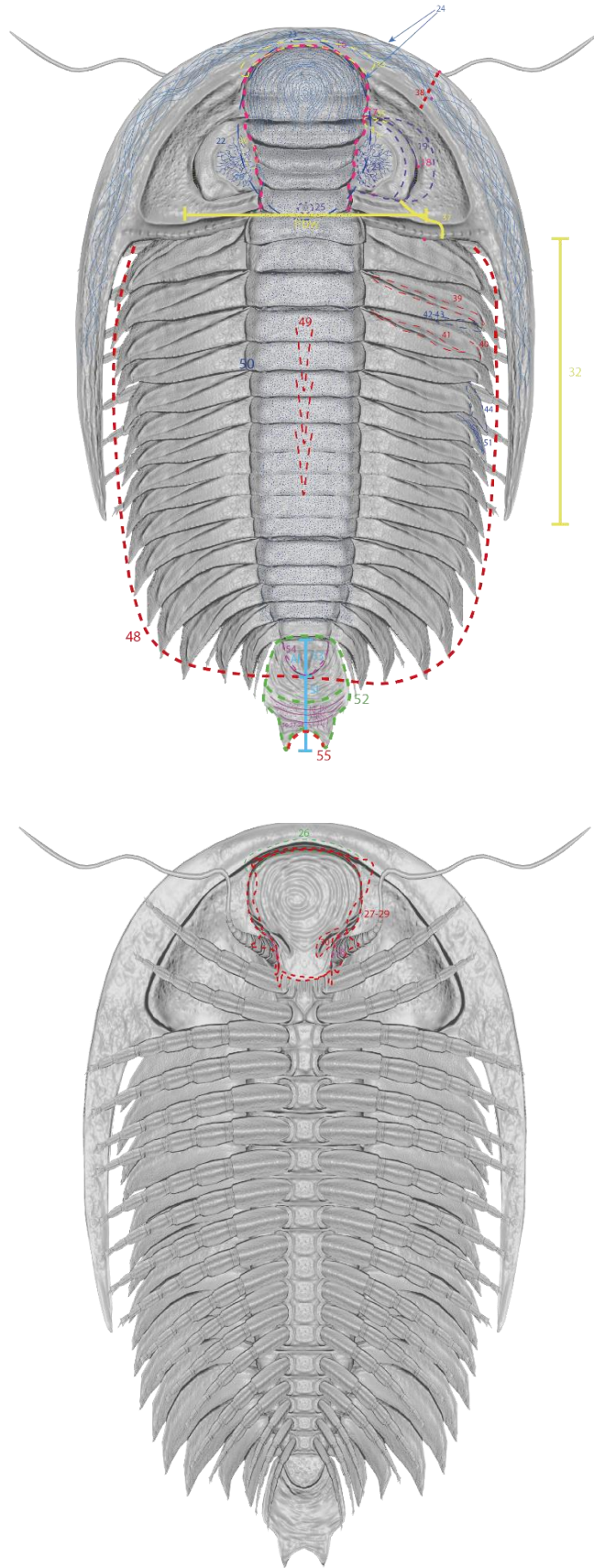


Figura 2. Esquema simplificado de caracteres, la primera imagen representa a la cara dorsal y la segunda imagen a la cara ventral. Los números en colores están asociados a su correspondiente carácter descritos anteriormente.

Caratères	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39
Taxones	40	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54	55	56	57	58	
<i>Redlichia rex</i>	2	1	0	1	0	1	0	4	5	5	5	6	1	1	1	1	0	1	0	0
	0	1	1	2	0	1	0	1	2	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	2
	2	0	0	?	0	0	0	1	0	0	0	0	1	2	1	2	1	1	0	0
<i>Acadoparadoxides mureroensis</i>	2	0	0	1	1	1	2	2	1	4	8	8	1	3	0	0	1	0	0	1
	0	0	1	3	1	2	0	0	0	1	0	0	1	2	2	1	1	1	1	1
	1	0	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1	2	1	0	1	0	1	1
<i>Acadoparadoxides pampalius</i>	1	0	0	1	1	1	2	2	3	1	8	8	1	1	0	0	1	0	0	1
	0	0	1	3	1	2	0	0	0	1	0	0	1	1	2	1	1	1	1	1
	1	0	2	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1	2	1	0	1	0	1	1
<i>Acadoparadoxides ovatopyge</i>	1	0	0	1	1	1	2	2	1	4	8	8	1	1	0	0	1	0	0	1
	0	0	1	3	1	2	0	0	0	1	0	0	1	1	2	1	1	1	1	0
	2	0	2	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1	2	1	2	1	1	1	1
<i>Acadoparadoxides nobilis</i>	1	0	0	1	1	1	2	2	1	4	8	8	4	4	0	0	1	0	0	1
	0	0	1	3	1	2	0	0	0	1	0	0	1	1	0	1	0	1	1	1
	1	0	1	0	1	0	1	1	1	1	1	0	1	2	1	0	1	0	1	1
<i>Acadoparadoxides levisettii</i>	1	0	0	1	1	1	2	2	1	4	8	8	4	1	0	0	1	0	0	1
	1	0	0	3	1	2	0	0	?	1	0	0	1	2	2	1	1	1	1	1
	1	0	1	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1	2	1	0	1	0	1	1
<i>Acadoparadoxides briareus</i>	1	0	0	1	1	1	2	2	1	4	8	8	4	4	0	0	1	0	0	1
	0	0	0	3	0	2	0	0	0	1	0	0	1	2	2	1	1	1	1	1
	1	0	2	0	1	0	1	1	1	1	1	0	1	2	1	2	1	0	1	1
<i>Acadoparadoxides sacheri</i>	1	0	0	1	1	1	2	2	1	4	8	8	4	4	0	0	1	0	0	1
	0	0	0	3	0	2	0	0	0	1	0	0	1	2	2	1	1	1	1	1
	1	0	2	0	1	0	1	1	1	1	1	0	1	2	1	2	1	0	1	1
<i>Eccaparadoxides lamellatus</i>	1	0	1	0	1	1	2	2	1	4	8	8	1	1	0	0	1	0	1	1
	1	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	1	2	2	1	1	1	1	1
	2	0	1	0	1	0	1	0	1	1	1	0	0	2	0	2	1	0	1	1
<i>Eccaparadoxides etemicus</i>	1	0	1	0	1	1	2	2	1	4	8	8	4	1	0	0	1	0	1	1
	1	0	1	1	1	2	1	0	1	1	0	0	1	2	2	1	1	1	1	1
	2	0	2	0	1	0	1	0	1	1	0	0	0	2	0	0	1	0	1	1
<i>Eccaparadoxides acadicus</i>	1	0	1	0	1	1	2	2	1	4	8	8	4	1	1	1	1	0	1	1
	1	0	0	2	0	0	0	0	1	1	0	0	1	2	2	1	1	1	1	1
	1	0	2	1	1	0	1	0	1	1	0	0	0	0	2	1	0	1	0	1
<i>Eccaparadoxides sulcatus</i>	1	0	1	0	1	1	2	2	1	4	8	8	1	1	0	0	1	0	1	1
	1	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	1	2	2	1	1	1	1	1
	1	0	2	1	1	0	1	0	1	1	1	0	0	0	0	1	0	0	1	1
<i>Eccaparadoxides asturianus</i>	1	0	1	0	1	1	2	2	1	4	8	8	1	1	0	0	1	0	1	1
	1	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	1	2	2	1	1	1	1	1
	1	0	2	1	1	0	1	0	1	1	1	0	0	1	0	2	1	0	1	1
<i>Eccaparadoxides mediterraneus</i>	2	0	1	0	1	1	2	2	1	4	8	8	4	4	0	0	1	0	1	1
	1	0	1	3	0	0	0	0	1	1	0	0	1	2	2	1	1	1	1	0
	1	0	1	0	1	0	1	0	1	1	1	0	0	0	0	2	1	0	1	1
<i>Eccaparadoxides pradoanus</i>	2	0	1	0	1	1	2	2	1	4	8	8	4	4	0	0	1	0	1	1
	1	0	1	1	0	0	0	0	1	1	0	0	1	2	2	1	1	1	1	0
	1	0	1	0	1	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0	2	1	0	0	0
<i>Eccaparadoxides sdzuyi</i>	1	0	1	0	1	1	2	2	1	4	8	8	1	1	0	0	1	0	1	1
	1	0	1	2	0	0	0	0	1	1	0	0	1	2	2	1	1	1	1	1
	1	0	2	1	1	0	1	0	1	1	0	0	1	0	0	1	0	1	0	1
<i>Eccaparadoxides rouvillei</i>	1	0	1	0	1	1	2	2	1	1	8	8	4	1	0	0	1	0	1	2
	1	0	1	3	0	0	0	0	1	1	0	0	1	2	2	1	1	1	1	0
	1	0	2	1	1	0	1	0	1	1	1	0	0	1	0	2	1	0	0	1
<i>Eccaparadoxides sequeirosi</i>	1	0	1	0	1	1	2	2	1	4	8	8	4	1	0	0	1	0	1	1
	1	0	0	3	0	0	0	0	1	1	0	0	1	2	2	1	1	1	1	1
	2	0	2	1	1	0	1	0	1	1	1	0	0	1	0	0	1	0	1	1
<i>Eccaparadoxides macrocercus</i>	1	0	1	0	1	1	2	2	1	4	8	7	4	1	0	0	1	0	1	1
	1	0	0	3	0	0	0	0	1	1	0	0	1	2	2	1	1	1	1	1
	1	0	2	1	1	0	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0	1	1
<i>Eccaparadoxides zelus</i>	1	0	1	0	1	1	2	2	1	4	8	8	4	4	1	1	1	0	1	1
	1	0	1	1	0	0	0	0	1	1	0	0	1	1	2	1	0	1	1	1
	1	0	2	1	1	0	1	0	1	1	1	0	0	0	0	2	1	0	1	1
<i>Eccaparadoxides epimetheus</i>	1	0	1	0	1	1	2	2	1	4	8	8	1	1	1	1	1	0	1	1
	1	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	1	1	2	1	0	1	1	0
	0	0	2	1	1	0	1	0	1	1	1	0	0	2	0	0	1	0	1	1
<i>Eccaparadoxides pusillus</i>	1	0	1	0	1	1	2	2	1	4	8	8	4	1	1	1	1	0	1	1
	1	0	1	0	1	0	0	0	1	1	0	0	1	2	2	1	1	1	1	1
	0	0	2	0	1	0	1	0	1	1	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0
<i>Eccaparadoxides marginatus</i>	2	0	1	0	1	1	2	2	1	4	8	7	1	1	0	0	1	0	1	1
	1	0	0	3	1	0	0	0	1	1	0	0	1	2	2	1	1	1	1	0
	0	2	0	1	0	1	0	1	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	1

Tabla 1. Matriz de caracteres para los taxones utilizados en el análisis filogenético. Los caracteres y estados de carácter se explican en el texto. Para aquellos taxones cuyo estado de carácter no se ha podido identificar se indica con “?”

Análisis Filogenético

La matriz de caracteres resultante (Tabla 1), se ha analizado mediante el software *Tree analysis using New Technology*, TNT (Nixon 1999; Goloboff 1999). Dos tipos de análisis se han realizado, en ambos casos, con los caracteres sin repesar ni ordenados. El primero un *Traductional Search*, búsqueda tradicional, ajustado con el algoritmo *tree bisection reconnection*, reconexión de árboles por bisección, TBR y se ha repetido el experimento usando *New Technology Search* aunque obteniendo sólo un cladograma igual de parsimonioso que los árboles obtenidos por el método anterior. Por ello, se optó por calcular los consensos, los índices de consistencia y retención y el soporte de Bremer usando exclusivamente los árboles obtenidos por *Traditional Search* (Fig. 2 y Tabla 2). Los árboles y valores estadísticos son accesibles mediante el siguiente enlace a *Google Drive*:

https://drive.google.com/file/d/1IZ7QJEBstXRR-ZX2mZPalcMJyc_kaCkH/view?usp=sharing

El *Traditional Search* con 100 réplicas arrojó 41 árboles más parsimoniosos con una longitud idéntica de 132 pasos, con CI = 0,515 y RI = 0,640 (Tabla 2). En todos los árboles obtenidos están separados los dos géneros que forman el grupo interno, siendo *Eccaparadoxides* un grupo derivado del grupo *Acadoparadoxides*. *A. nobilis* es el primer taxon derivado del género en 36 de las 41 hipótesis, mientras que en las 5 hipótesis restantes se cambia por *A. ovatopyge*. Cabe resaltar que, en la mayoría de las hipótesis, *A. mureoensis* ocupa una topología central dentro del grupo *Acadoparadoxides* aun a pesar de ser el taxon más antiguo del grupo (Fig. 4). Algo similar ocurre en *Eccaparadoxides*, en 27 de las hipótesis *E. esteminicus* es el más basal, seguido de *E. sequeirosi* con 5 y *E. macrocercus* con 6, mientras que *E. sdzuyi* ocupa unas topologías mediales en el clado (Fig. 3)

El consenso estricto de estos árboles aumenta el número de pasos, pasando a tener 162, con CI = 0,420 y RI = 0,472 respectivamente (Tabla 2). La resolución del árbol es poco definida, mostrando los clados de *Acadoparadoxides* y *Eccaparadoxides* igualmente separados, pero con dos grandes politomías, una con todos los representantes del género *Acadoparadoxides* y otra con una gran politomía menos *E. acadicus*, *E. epimetheus*, *E. zelus* y un grupo hermano que engloba a *E. pradoanus*, *E. mediterraneus* (Fig. 2 y 3), este último enraíza junto con *E. marginatus* y *E. rouvillei* también en una politomía. Los valores de soporte de Bremer, para el nodo en el que enraíza *Eccaparadoxides*, muestran que se trata de un clado robusto, en cambio los valores para los grupos derivados (el grupo *E. acadicus*, *E. epimetheus*, *E. zelus* y el grupo *E. pradoanus*, *E. mediterraneus*, *E. marginatus* y *E. rouvillei*) son mucho menores, lo que sugiere que esos clados no son tan robustos.

El 50% *Majority-Rule* nos presenta una hipótesis, con un número de pasos de 137, CI = 0,496 y RI = 0,612 (Tabla 2). En esta hipótesis se muestra que los grupos *Acadoparadoxides*

y *Eccaparadoxides* son parafiléticos, ya que *A. sacheri* (especie tipo del género) es un taxón hermano del resto de las especies de *Eccaparadoxides*. Dentro del clado de *Eccaparadoxides* se conforman dos grupos uno formado por *E. rouvillei*, *E. marginatus*, *E. pradoanus* y *E. mediterraneus* y un grupo hermano formado por *E. sequeirosi*, *E. macrocercus*, *E. asturianus*, *E. sulcatus*, *E. lamellatus*, *E. acadicus*, *E. epimetheus* y *E. zelus* (Fig. 3.). El primero de los grupos, *E. rouvillei*, *E. marginatus*, *E. pradoanus* y *E. mediterraneus*, presenta valores de robustez altos, mientras que el grupo hermano, *E. sequeirosi*, *E. macrocercus*, *E. asturianus*, *E. sulcatus*, *E. lamellatus*, *E. acadicus*, *E. epimetheus* y *E. zelus*, presentan valores menores en las primeras topologías (en los primeros nodos) aumentando este valor conforme se asciende en las topologías (Fig. 3). En cuanto a *Acadoparadoxides* aunque se puede observar que dentro del clado se constituyen un grupo polifilético conformado por *A. pampalius*, *A. briareus*, *A. levisettii*, *A. ovatopyge* y *A. mureroensis*, también se observan valores de robustez altos para el clado (Fig. 3).

Los resultados muestran que el grupo *Eccaparadoxides* se diferencia del grupo *Acadoparadoxides* por las siguientes sinapomorfias: Anchura del área frontal frente anchura del cráneo entre los lóbulos palpebrales manifestando el estado de carácter 1 (anchura del área frontal < anchura del cráneo entre los lóbulos palpebrales); anchura del cráneo entre los lóbulos palpebrales manifestando el estado de carácter 0 (delgada); posición de δ la sutura facial manifestando el estado de carácter 1 (más próximo al surco lateral); desarrollo de líneas de terraza manifestando el estado de carácter 0 (en el borde del cráneo); espina sobre el lóbulo occipital manifestando el estado de carácter 0 (ausente); borde lateral del hipostoma manifestando el estado de carácter 1 (curvado); variabilidad intraespecífica del número de segmentos manifestando el estado de carácter 0 (presencia); margen posterior del pigidio manifestando el estado de carácter 0 (afilado); longitud del raquis del pigidio manifestando el estado de carácter 1 (hasta la longitud total del pigidio) y el raquis del pigidio se estrecha posteriormente manifestando el estado de carácter 0 (se estrecha posteriormente) (Fig. 3). Dentro del clado de *Eccaparadoxides* observamos que el carácter 0 “forma del margen del borde anterolateral” se puede considerar sinapomórfico para el clado *E. marginatus*, *E. pradoanus* y *E. mediterraneus* con forma curvada y el carácter 22 “ausencia o presencia de caeca” puede considerarse como una sinapomorfía del grupo *E. sequeirosi*, *E. macrocercus*, *E. asturianus*, *E. sulcatus*, *E. lamellatus*, *E. acadicus* y *E. epimetheus* que no presenta caeca, aunque no es seguro ya que el estado de carácter ausente se manifiesta en *A. pampalius*, *A. briareus* y *A. sacheri* (Fig. 3) lo que sugiere cierto grado de homoplasia.

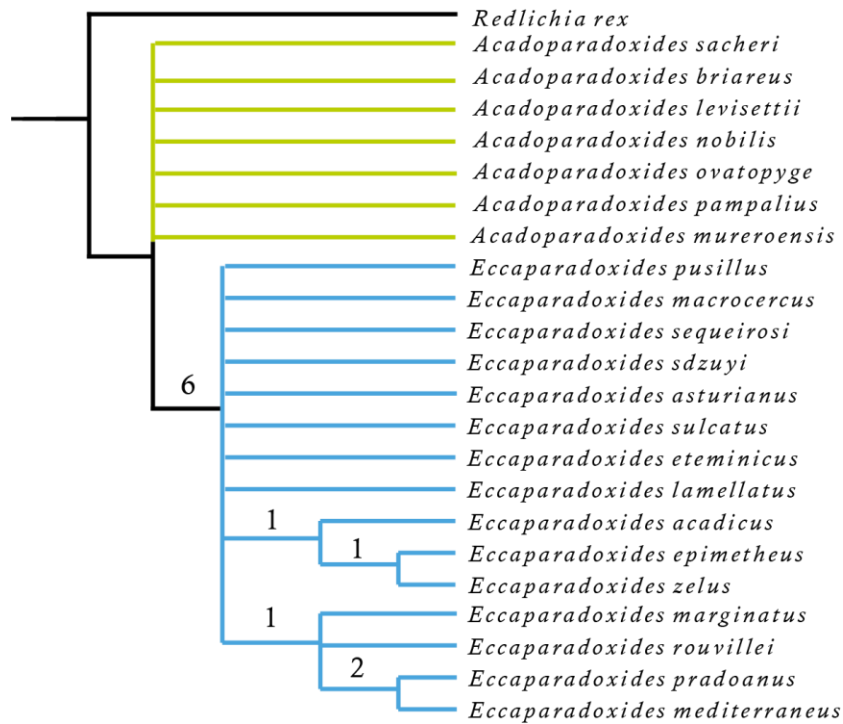


Figura 3. Árbol consenso estricto calculado con los caracteres sin repesar y desordenados obtenido a partir de 41 hipótesis filogenéticas más parsimoniosas. En color verde se encuadran aquellos taxones pertenecientes al género *Acadoparadoxides* Šnajdr, 1957 y en azul los pertenecientes al género *Eccaparadoxides* Šnajdr, 1957. Los números situados sobre las ramas indican el valor del índice de soporte de Bremer para esa topología.

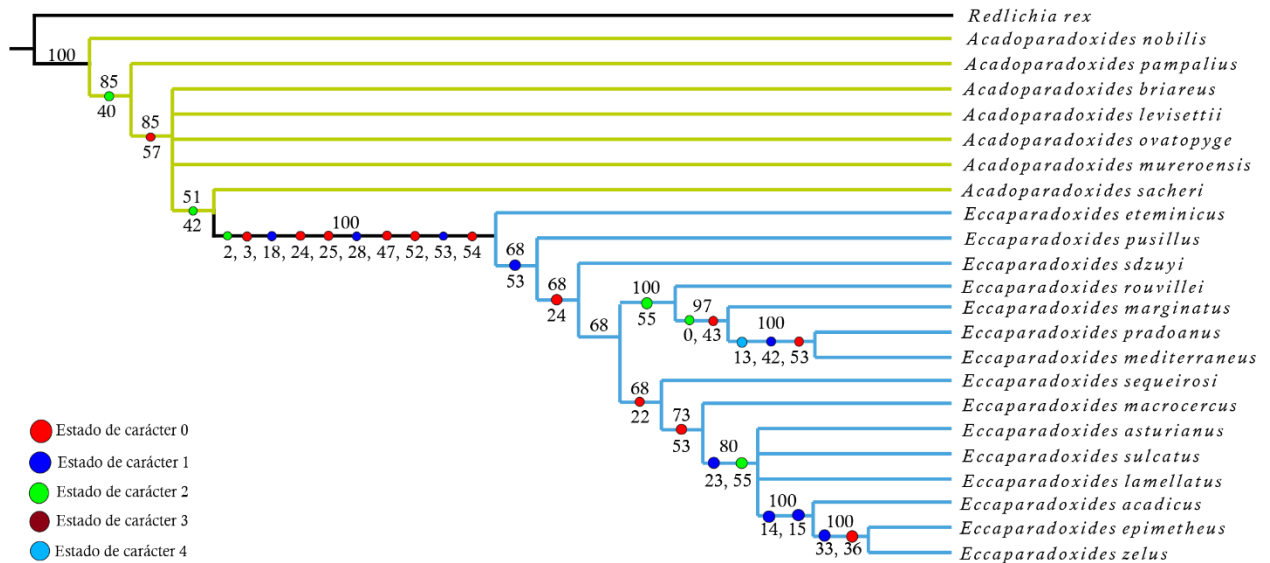


Figura 4. Árbol consenso *majority-rule* calculado con los caracteres sin repesar y desordenados obtenido a partir de 41 hipótesis filogenéticas más parsimoniosas. En color verde se encuadran aquellos taxones pertenecientes al género *Acadoparadoxides* Šnajdr, 1957 y en azul los pertenecientes al género *Eccaparadoxides* Šnajdr, 1957. Los números situados sobre las ramas indican el valor expresado en porcentaje del índice de robustez para esa topología y los números bajo las ramas representan el número del carácter asociado a las sinapomorfias para cada topología.

	ÍNDICE DE CONSISTENCIA	ÍNDICE DE RETENCIÓN
1	0,515	0,640
2	0,515	0,640
3	0,515	0,640
4	0,515	0,640
5	0,515	0,640
6	0,515	0,640
7	0,515	0,640
8	0,515	0,640
9	0,515	0,640
10	0,515	0,640
11	0,515	0,640
12	0,515	0,640
13	0,515	0,640
14	0,515	0,640
15	0,515	0,640
16	0,515	0,640
17	0,515	0,640
18	0,515	0,640
19	0,515	0,640
20	0,515	0,640
21	0,515	0,640
22	0,515	0,640
23	0,515	0,640
24	0,515	0,640
25	0,515	0,640
26	0,515	0,640
27	0,515	0,640
28	0,515	0,640
29	0,515	0,640
30	0,515	0,640
31	0,515	0,640
32	0,515	0,640
33	0,515	0,640
34	0,515	0,640
35	0,515	0,640
36	0,515	0,640
37	0,515	0,640
38	0,515	0,640
39	0,515	0,640
40	0,515	0,640
41	0,515	0,640
CONSENSO ESTRICTO	0,420	0,472
CONSENSO POR MAJORITY RULE	0,496	0,612

Tabla 2. Tabla de índice de consistencia y retención para toda las hipótesis calculadas.

DISCUSIÓN

Los resultados muestran que el género *Eccaparadoxides* se diferencia de *Acadoparadoxides* por un conjunto amplio de sinapomorfias. A pesar de la problemática en la diagnosis morfológica que presentan las especies de ambos grupos y la influencia del sesgo tafonómico en el estado de preservación de los ejemplares (véase Dies *et al.* 2010; Esteve *et al.* 2013; Esteve 2014; Álvaro *et al.* 2018; Álvaro & Esteve 2020), algunos de esos caracteres propuestos en trabajos anteriores se muestran válidos para diferenciar los dos géneros.

La diferencia de anchuras entre el área frontal y la comprendida entre los dos lóbulos palpebrales fue propuesta por Geyer & Vincent (2015) y discutida ampliamente en artículos posteriores (véase Álvaro *et al.* 2018; Geyer *et al.* 2019; Álvaro & Esteve 2020). Así pues, el carácter 2 “anchura del área frontal frente a la anchura del cráneo entre los lóbulos palpebrales” sirve para diferenciar ambos géneros, pudiéndose observar que en *Acadoparadoxides* la anchura del área frontal es mayor y en *Eccaparadoxides* la anchura del cráneo entre los lóbulos palpebrales es mayor. La anchura del cráneo entre los lóbulos palpebrales hace referencia al adelgazamiento de la parte posterior de la glabella, carácter distintivo presentado en la diagnosis original de *Eccaparadoxides* Šnajdr 1957, carácter que queda confirmado en los resultados. La posición de δ de la sutura facial es un carácter basado en las discusiones de Álvaro *et al.* (2018) señalando que la forma, orientación y anchura del lóbulo palpebral, entre otros rasgos del cráneo de los taxones de *Acadoparadoxides*, presentan una importante variabilidad morfológica, pero bastante estable de manera intraespecífica, y por tanto valdría como posible carácter diagnóstico. Aunque no se haya codificado la forma y orientación del lóbulo palpebral, para evitar el uso de caracteres continuos y alterar la uniformidad en la codificación de los caracteres, si se ha podido codificar la anchura del lóbulo palpebral, resultando ser un carácter distintivo entre los dos géneros. Esto sugiere que este carácter tiene importancia y que futuros análisis necesitaran un mayor análisis de este carácter, en la medida de lo posible. Todos los taxones de *Eccaparadoxides* y *Acadoparadoxides* presentan líneas de terraza en diferentes partes del exoesqueleto (borde anterior, glabella, hipostoma, pigidio) siendo por ejemplo las líneas de terraza en las pleuras de los segmentos torácicos siempre presentes en todos los taxones. Se trata, por tanto, de un carácter apomórfico ya que incluso los trilobites estratigráficamente más basales en el Piso 3 del Cámbrico ya las presentan (Ortega–Hernández *et al.* 2013). Por otra parte, el desarrollo de líneas de terraza en el cráneo varía entre taxones, en la mayoría de los *Eccaparadoxides* presentan exclusivamente en el borde anterior mientras que en la mayoría de los *Acadoparadoxides* presentan tanto en el borde anterior como en la glabella. Sin embargo, este carácter podría estar afectado por factores tafonómicos como ocurre con otros caracteres de la ornamentación del exoesqueleto (véase Hughes 1994; Esteve 2014; Álvaro *et al.* 2018).

La espina sobre el lóbulo occipital es un carácter propio del taxón seleccionado como grupo externo (véase Holmes *et al.* 2020) pero también se ha reportado que los *acadoparadoxidos* presentan un rasgo ornamental similar, en forma de nódulo sobre la parte medial del lóbulo occipital (Geyer & Vincent 2015 p56 & p58; fig. 14H & G; fig. 18A-D, G, K, L, M & N-P; fig. 19C, F & M; fig. 22C, E & F; fig. 23F; fig. 25A, B; fig. 26A, C, K & N). Por tanto, se ha considerado que ambos rasgos son estados de un mismo carácter y que resulta ser un carácter diagnóstico que separa tanto al género *Redlichia* (representado por el taxón del grupo externo) como a los géneros *Acadoparadoxides* y *Eccaparadoxides*, aunque es muy común que la ornamentación de la glabella desaparezca por cuestiones tafonómicas y por tanto la validez de este carácter podría cambiar en el futuro (véase Esteve 2014, pp 221-222, fig. 3). Los hipostomas de los géneros *Eccaparadoxides* y *Acadoparadoxides* son morfológicamente similares y completamente diferentes a lo del género *Redlichia*, aunque los ejemplares adultos presentan una ligera diferencia en la forma del borde lateral, siendo en *Eccaparadoxides* ligeramente curvado hacia el interior y en *Acadoparadoxides* subparalelo (véase Geyer 1993; Geyer 1998; Kim *et al.* 2002; Geyer & Vincent 2015; Geyer *et al.* 2021). Dentro de ambos géneros el número de segmentos torácicos varían entre taxones (véase la descripción de *Acadoparadoxides* y *Eccaparadoxides*, Dean y Rushton, 1997 pp 472-476) pero en estudios más recientes se ha visto que los adultos de algunos taxones de *Eccaparadoxides* exhiben variabilidad intraespecífica en el número de segmentos torácicos independientemente del tamaño (Esteve *et al.* 2014, fig. 12). La variabilidad intraespecífica del número de segmentos se caracterizó originalmente para *E. pradoanus* y *E. mediterraneus*, pero se ha observado que esta variabilidad también aparece en otros taxones del género, interpretando que quizás sea característico del género. Este rasgo no es raro en trilobites y aunque es más común en trilobites cámbricos (Hughes 1994) taxones silúricos como *Aulacopleura* también presentan esta variación (Esteve & Hughes 2023). Las diferencias más evidentes entre ambos dos géneros se encuentran en el pigidio, codificándose tres posibles rasgos distintivos, siendo el margen posterior, la longitud del raquis y la parte posterior del raquis los rasgos elegidos para caracterizar el pigidio de ambos grupos, debido a su facilidad para codificarlos como caracteres discretos (Esteve 2014; Álvaro *et al.* 2018; Álvaro & Esteve 2020). *Acadoparadoxides* presenta un pigidio con borde posterior redondeado, un raquis mayor que la mitad de la longitud total del pigidio y que se estrecha posteriormente, mientras que *Eccaparadoxides* presenta un pigidio con borde posterior afilado terminando en dos espinas, un raquis menor o igual que la mitad de la longitud del pigidio y cuyo raquis no se estrecha posteriormente (e.j. Snajdr 1956, 1985; Sdzuy 1967; Liñán 1978; Liñán & Gozalo 1986; Geyer 1993; Geyer 1998; Kim *et al.* 2002; Geyer & Vincent 2015).

Los consensos no son capaces de resolver las relaciones internas de *Acadoparadoxides*. La terminación del surco pleural, el desarrollo de líneas de terraza en el pigidio y el desarrollo del proceso fulcral aparentan ser los caracteres que guían la evolución del grupo interno. Aunque para *A. nobilis* y *A. pampalius* la presencia de líneas de terraza en el pigidio podría relacionarlos con *R. rex*, estos caracteres tienen un importante carácter apomórfico además de estar asociados a sesgos tafonómicos (Hughes 1995; Esteve 2014) por lo que su uso requiere de cierta precaución. Aunque los caracteres asociados a la terminación del surco pleural y el desarrollo del proceso fulcral aparecen en las hipótesis como las posibles sinapomorfias más basales de *Acadoparadoxides* (carácter 40) y *Eccaparadoxides* (carácter 42) (Fig. 4), son caracteres que no aclaran las relaciones entre los taxones que presentan los estados derivados del carácter. De ambos, sólo el carácter asociado al proceso fulcral nos puede aportar información como posible sinapomorfía entre *Acadoparadoxides* y *Eccaparadoxides*, ya que la mayoría de los taxones de *Acadoparadoxides* presenta fulcro en los segmentos anteriores del tronco y no en los segmentos torácicos terminales, mientras que en la mayoría de *Eccaparadoxides* todos los segmentos torácicos presentan fulcro y su posición se va acercando al eje sagital hacia los segmentos posteriores. La forma del margen anterolateral es un carácter capaz de indicar apomorfias en los taxones de *Acadoparadoxides*, al igual que la orientación del S1 y S2, aunque son caracteres influenciados, también, por variaciones intraespecíficas (Esteve 2014). Los caracteres asociados al desarrollo que presentan los surcos glabulares tampoco son capaces de aclarar las relaciones internas en *Acadoparadoxides*, ya que estos caracteres, al igual que muchos otros asociados al cráneo, están influenciados por el estado de conservación (Esteve 2014; Álvaro *et al.* 2018; Álvaro & Esteve 2020). Álvaro y Esteve (2020) discuten que algunos de los caracteres descritos por Geyer y Vincent (2015) y Geyer *et al.* (2019) hacen referencia al relieve. Sin embargo, estos ejemplares están conservados en la mayoría de los casos en lutitas que han sufrido compactación y en muchos casos también presentan deformación en cizallas, por lo que usar caracteres que hagan referencia al relieve es cuanto menos arriesgado. Los resultados sugieren que los caracteres discretos basados en los rasgos morfológicos del exoesqueleto podrían no ser totalmente adecuados para justificar la existencia de algunos de los taxones de *Accaparadoxides* dado que, en este análisis, se ha tratado a todos los caracteres con igual peso y desordenados quizá sea necesario dar distintos pesos a ciertos caracteres y polarizar ciertos otros caracteres según aparecen en la ontogenia, tal y como se hace en ocasiones en trilobites Cámbricos (Sundbergh 2006). Si comparamos estos resultados con la hipótesis filogenética propuesta por Geyer & Vincent (2015), vemos que su hipótesis se basa en el orden bioestratigráfico de algunos taxones de Marruecos definidos en distintos estratos de la parte superior de la secuencia del miembro Brèche à Micmacca de la Formación Jbel Wawrmast en la Biozona de

Morocconus notabilis, además de otros taxones de la península ibérica junto con otros de Europa y América (Álvaro *et al.* 2018; Álvaro & Esteve 2020). Sin embargo, los taxones *A. mureroensis*, *A. ovatopyge*, *A. nobilis*, *A. levisettii* y *A. pampalius* recientemente han sido descritos en los mismos niveles (Álvaro *et al.* 2018; Álvaro & Esteve 2020). Por ende, si reformulamos la hipótesis de Geyer & Vincent teniendo en cuenta la nueva distribución bioestratigrafía para *A. mureroensis*, *A. ovatopyge*, *A. levisettii* y *A. pampalius*, veríamos que los taxones se solaparían en grupos polifiléticos, formando un resultado relativamente parecido al obtenido en el árbol consenso estricto y *majority-rule* para el grupo *Acadoparadoxides* (véase Fig. 3 y 4). Además, el hecho de que los análisis morfológicos mediante morfometría geométrica, donde se analizan caracteres continuos, tampoco sean capaces de diferenciar estas especies, sugiere que quizá todos los taxones sean muy próximos como lo sugerido por Álvaro & Esteve (2020). Por tanto, resulta posible que muchos de los taxones descritos en Marruecos sean sinónimos, tal y como se propone (Álvaro *et al.* 2018; Álvaro & Esteve 2020). Según Nixon & Wheeler (1990, p 218), una especie se define como “la unidad más pequeña de poblaciones [...] identificable mediante una combinación única de estados de carácter presentes en individuos comparables”. Sin embargo, la variación continua dentro de un grupo complica la delimitación de especies filogenéticas (Wiley 1978). Nuestros resultados están en esta línea ya que los caracteres continuos no permitieron a Álvaro *et al.* (2018) y Álvaro & Esteve (2020) diferenciar estas especies, pero la combinación de los caracteres no es única para ninguno de estos acadaparadoxidos.

En *Eccaparadoxides*, el consenso *majority-rule* es capaz de resolver las relaciones internas, aunque en la hipótesis del consenso estricto no presenta tal resolución, presentándose también un par de politomías. Los caracteres relacionados con la longitud del raquis del pigidio, el desarrollo de líneas de terraza en el cráneo y la presencia de caeca en el cráneo, son las sinapomorfias que vertebran el grupo. *Eccaparadoxides* es más dispar, los nodos más basales presentan taxones con raquis que alcanza hasta la mitad del pigidio y en los nodos terminales se manifiesta el estado de raquis menor que la mitad del pigidio, sin embargo, *Acadoparadoxides* presenta una longitud del raquis siempre mayor que la longitud total del pigidio. El desarrollo de líneas de terraza en el cráneo es un carácter que, en apariencia, muestra la diferencia del estado de carácter en cada grupo, para *Eccaparadoxides* la mayoría de los taxones muestran líneas de terraza en borde del cráneo y sobre la glabella, pero al ser un carácter influenciado por alteraciones tafonómica sería plausible que todos los taxones presenten un único estado de carácter y por tanto el carácter pueda entenderse como una sinapomorfía del género. La presencia de caeca diferencia un grupo de taxones, *E. sequeirosi*, *E. macrocercus*, *E. asturianus*, *E. sulcatus*, *E. lamellatus*, *E. acadicus* y *E. epimetheus*, dentro del clado de *Eccaparadoxides* que presentan esta característica. Los

caracteres asociados al grado de desarrollo de los surcos glabulares S3 y S4 se muestran como sinapomorfias para el grupo *E. acadicus*, *E. epimetheus* y *E. zelus*, pero como ya se ha mencionado con anterioridad la tafonomía tiene mucha influencia sobre estos caracteres y eso puede ser problemático. Como se ha mencionado anteriormente, la longitud del raquis es un carácter sinapomórfico de *Eccaparadoxides* y además los cambios en el estado de carácter pueden indicar posibles sinapomorfias tanto para el clado *E. macrocercus*, *E. asturianus*, *E. sulcatus*, *E. lamellatus*, *E. acadicus*, *E. epimetheus* y *E. zelus* como para el clado *E. pradoanus* y *E. mediterraneus*. En la mayoría de los taxones del grupo interno, el tamaño del campo preglabular es inexistente pues el borde del lóbulo frontal y borde anterior están en contacto, pero algunos taxones en los que se forma un surco entre ambas estructuras, esto puede valer como sinapomorfía para *E. epimetheus* y *E. zelus*. Algo similar ocurre con el carácter ausencia o presencia de báccula, esta sólo está presente en algunos taxones entre los cuales se encuentra *E. epimetheus* y *E. zelus*.

Aunque ya han existido intentos de establecer una serie de caracteres diagnósticos para diferenciar los distintos taxones agrupados dentro de *Acadoparadoxides* y *Eccaparadoxides* (véase Sdzuy 1958, 1967; Liñán 1978; Liñán & Gozalo 1986; Geyer 1993, 1998; Dean 2005; Geyer & Vincent 2015; Geyer *et al.* 2021) nunca se había planteado una matriz de caracteres que sirvieran de base de datos para posteriores análisis filogenéticos. Lo más parecido a un análisis filogenético que se tienen de estos grupos es una hipótesis filogenética basada en pequeños cambios en el pigidio de la asociación de *Acadoparadoxides* del Miembro Brèche à Micmacca de la Formación Jbel Wawrmast y en su posición estratigráfica principalmente, con material de Tarhoucht quarries (Geyer & Vincent 2015, fig. 13). Sin embargo, las modificaciones en el pigidio en las que se basa dicho dendograma no están contrastadas filogenéticamente (Álvaro *et al.* 2018). Álvaro *et al.* 2018, señala ciertos problemas con los caracteres diagnósticos en el cráneo y el pigidio presentados en la descripción de varias especies de *Acadoparadoxides*, sugiriendo que muchos caracteres usados podrían reflejar variaciones intraespecíficas o efectos de alometría, y por ende la validez de estos caracteres para posibles análisis filogenéticos queda en entredicho. Sin embargo, si se conociera bien la ontogenia de todos los taxones se podrían codificar y dar orden a los caracteres del análisis. Esteve (2014), también, reconoció un alto grado de variabilidad morfológica intraespecífica en *Eccaparadoxides* señalando que las diferencias morfológicas utilizadas para diferenciar a *E. mediterraneus* y *E. pradoanus* no son suficientes para justificar la validez de estos taxones, por los que los sinonimizó. Sin embargo, en base a los caracteres discretos usados en este análisis filogenético, ambos taxones están siempre emparentados, lo que muestra dicha similitud, pero siempre con un carácter monofilético, lo que sugiere que ambas especies son válidas. Futuros análisis, incluyendo caracteres

continuos podrían arrojar otros resultados, pero hasta este momento se sugiere que *E. mediterraneus* y *E. pradoanus* son válidos. Este resultado contrasta con el obtenido para las especies de *Acadoparadoxides* donde ni el presente análisis ni los análisis morfológicos son capaces de separar las especies.

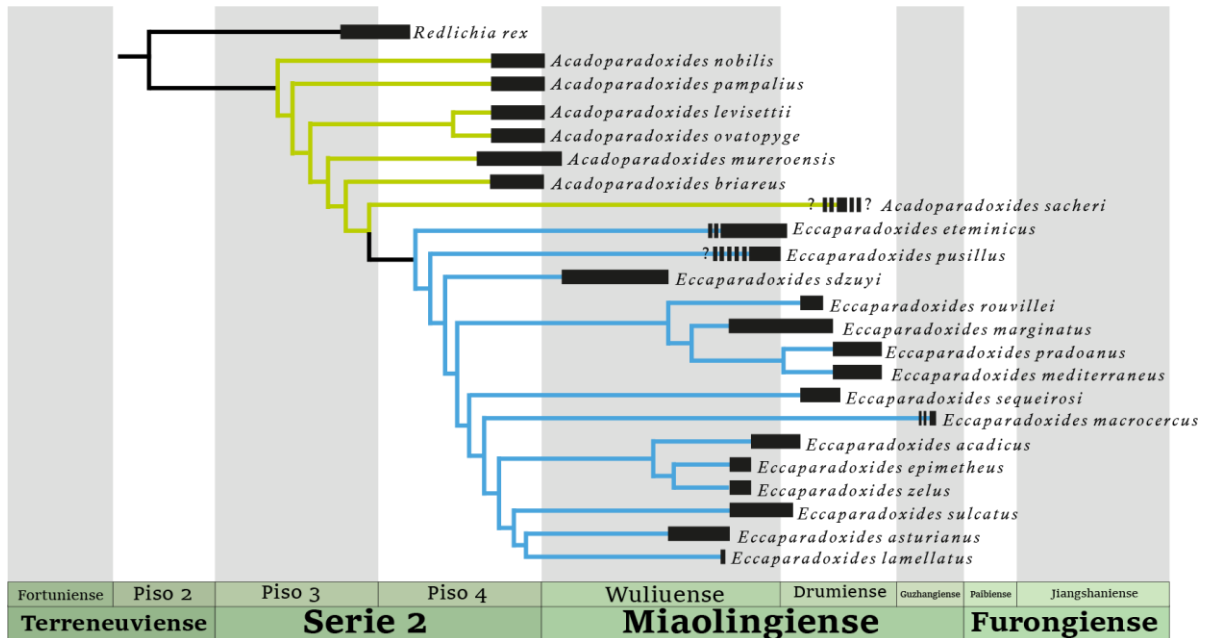


Figura 5. Esquema de relaciones filogenéticas y rango estratigráfico de las especies analizadas. Los rectángulos negros representan el rango estratigráfico de cada taxón. Las ramas de color verde agrupan aquellos taxones pertenecientes al género *Acadoparadoxides* Šnajdr, 1957 y en azul los pertenecientes al género *Eccaparadoxides* Šnajdr, 1957. Las distribuciones estratigráficas se basan a partir de Geyer 1993, 1998; Álvaro & Vizcaino 1998; Sdzuy *et al.* 1999; Geyer & Landing 2001; Kim *et al.* 2002; Dean 2005; Jago & Zang 2006; Esteve 2014; Geyer & Vincent 2015; Laibl *et al.* 2016; Álvaro *et al.* 2018; Geyer 2019 y Holmes *et al.* 2020.

CONCLUSIONES

Los resultados apuntan a que los grupos *Acadoparadoxides* y *Eccaparadoxides* son dos grupos que se diferencian entre sí por una serie de caracteres discretos (anchura del área frontal frente anchura del cráneo entre los lóbulos palpebrales, anchura del cráneo entre los lóbulos palpebrales, posición de δ de la sutura facial, desarrollo de líneas de terraza, espina sobre el lóbulo occipital, borde lateral del hipostoma, variabilidad intraespecífica del número de segmentos, margen posterior del pigidio, longitud del raquis del pigidio y raquis del pigidio se estrecha posteriormente) que funcionan como sinapomorfias para *Eccaparadoxides*.

La pobre resolución de las relaciones internas dentro del grupo *Acadoparadoxides* es reflejo de un problema taxonómico dentro del grupo, debido a que se han descrito más taxones de los que realmente existen, *over-splitting* de taxones dentro del grupo. Los caracteres morfológicos de la superficie del exoesqueleto usados para describir y diferenciar a algunos taxones de *Acadoparadoxides*, como *A. pampalius*, *A. levisettii* y *A. ovatopyge*, no son capaces de resolver las relaciones internas del grupo, sumado a la variabilidad intraespecífica y los problemas de alometría de los caracteres diagnósticos y la coetaneidad bioestratigráfica de estos taxones, supone que muchos de los taxones del grupo *Acadoparadoxides* podrían ser invalidados. Algo similar le ocurre a *Eccaparadoxides*, aunque en menor medida ya que los caracteres sí son capaces de resolver las relaciones internas para los taxones *E. acadicus*, *E. epimetheus*, *E. zelus*, *E. pradoanus* y *E. mediterraneus*, y a estos dos últimos datos nos corroboran la validez de ambos taxones en contraste con las conclusiones de Esteve (2014).

BIBLIOGRAFÍA

- Álvarez, J. J., & Vizcaino, D. (1998). *Révision biostratigraphique du Cambrien moyen du versant méridional de la Montagne Noire (Languedoc, France)*. Bulletin de la Société Géologique de France, 169(2), 233-242. <https://pubs.geoscienceworld.org/sqf/bsqf/article-abstract/169/2/233/88091>
- Álvarez, J. J., Esteve, J., & Zamora, S. (2018). *Morphological assessment of the earliest paradoxid trilobites (Cambrian Series 3) from Morocco and Spain*. Geological Magazine, 155(7), 1566-1595. <https://doi.org/10.1017/S0016756817000449>
- Álvarez, J. J., & Esteve, J. (2020). *Reply to Comment on: Álvarez JJ, Esteve, J. & Zamora, S. 2019. Morphological assessment of the earliest paradoxid trilobites (Cambrian Series 3) from Morocco and Spain [Geological Magazine] by Geyer G, Nowicki J, Żylińska A & Landing E*. Geological Magazine, 157(12), 1971-1982. <https://doi.org/10.1017/S0016756820000217>
- Babcock, L. E., Peng, S., & Ahlberg, P. (2017). *Cambrian trilobite biostratigraphy and its role in developing an integrated history of the Earth system*. Lethaia, 50(3), 381-399. <https://doi.org/10.1111/let.12200>
- Barrande, J. (1846). Notice préliminaire sur le système silurien et les trilobites de Bohême., Leipsic Chez C.L. Hirschfeld, Libraire.
- Barrande, J. (1852). Système Silurien du Centre de la Bohême. 1ère Partie: Recherchespaléontologiques. Crustacés, Trilobites, vol. 1, 1–935. Prague/Paris.
- Bremer, K. (1988). *The limits of amino acid sequence data in angiosperm phylogenetic reconstruction*. Evolution International Journal of Organic Evolution, 42(4), 795-803. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1988.tb02497.x>
- Bremer, K. R. (1994). *Branch support and tree stability*. Cladistics, 10(3), 295-304. <https://doi.org/10.1111/j.1096-0031.1994.tb00179.x>
- Brøgger, W.C. (1886). Om alderen af Olenellus-zonen i Nordamerika. GFF, 8(3), 182-213. <https://doi.org/10.1080/11035898609442412>
- Cavet, P., M. Gruet, and J. Pillet. (1967). *Les trilobites mésocambriens de Cléré-sur-Layon (Massif armoricain)*. Bulletin de la Société Géologique de France 7(IX): 750–757. <https://doi.org/10.2113/gssgfbull.S7-IX.5.750>
- Congreve, C. R., & Lieberman, B. S. (2010). *Phylogenetic and biogeographic analysis of deiphonine trilobites*. Journal of Paleontology, 84(1), 128-136. <https://doi.org/10.1666/09-026.1>
- Cotton, T. J. (2001). *The phylogeny and systematics of blind Cambrian ptychoparioid trilobites*. Palaeontology, 44(1), 167-207. <https://doi.org/10.1111/1475-4983.00176>
- Courtessole, R. (1967). *Contribution à la connaissance de la Paléontologie et de la Stratigraphie du Cambrien moyen de la Montagne Noire (versante méridionale)*. Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle de Toulouse, 103, 491–526.
- Courtessole, R. (1973). Le Cambrien Moyen de la Montagne Noire. Biostratigraphie, 1–248. Toulouse: Imprimerie d'Oc.
- Dawson, J.W. (1868). Acadian Geology: The geological structure, organic remains, and mineral resources of Nova Scotia, New Brunswick and Prince Edward Island. Macmillan and Co. 2nd ed., 1–694.

- Dean, W.T. and Rushton, A.W.A. (1997). Subfamily Paradoxidoidea. In R.L. Kaesler (Ed.), *Treatise on Invertebrate Paleontology, Part O, Revised. Arthropoda 1, Trilobita 1* (revised) (2nd ed., pp. 470-481). Geological Society of America-University of Kansas, Boulder-Lawrence.
- Dean, W. T. (2005). *Trilobites from the Çal Tepe Formation (Cambrian), Near Seydişehir, Central Taurides, Southwestern Turkey*. Turkish Journal of Earth Sciences, 14(1), 1-71. <https://journals.tubitak.gov.tr/earth/vol14/iss1/1>
- Dies Alvarez, M. E., Rushton, A. W., Gozalo, R., Pillola, G. L., Linan, E., & Ahlberg, P. (2010). *Paradoxides brachyrhachis Linnarsson, 1883 versus Paradoxides mediterraneus Pompeckj, 1901: a problematic determination*. GFF, 132(2), 95-104. <https://doi.org/10.1080/11035897.2010.481363>
- Ebach, M. C., & Ahyong, S. T. (2001). *Phylogeny of the trilobite subgenus Acanthopyge (Lobopyge)*. Cladistics, 17(1), 1-10. <https://doi.org/10.1006/clad.1999.0145>
- Emmrich, H.F. (1839). De Trilobitis dissertatio petrefactologica quam consensu et auctoritate amplissimi philosorum ordinis in alma litterarum universitates Friderica Guilelma pro summis in philosophia honoribus rit sibi conciliandis. Berolini, Typis Nietackianis. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.9665>
- Esteve, J., Hughes, N. C., & Zamora, S. (2013). *Thoracic structure and enrolment style in middle Cambrian Eccaparadoxides pradoanus presages caudalization of the derived trilobite trunk*. Palaeontology, 56(3), 589-601. <https://doi.org/10.1111/pala.12004>
- Esteve, J. (2014). Intraspecific variability in paradoxid trilobites from the Purujosa trilobite assemblage (middle Cambrian, northeast Spain). Acta Palaeontologica Polonica 59 (1): 215–240. <https://doi.org/10.4202/app.2012.0006>
- Esteve, J., & Hughes, N. C. (2023). *Developmental and functional controls on enrolment in an ancient, extinct arthropod*. Proceedings of the Royal Society B, 290(2000). <https://doi.org/10.1098/rspb.2023.0871>
- Esteve, J. and Suarez, M. G. 2023. *Ecomorphological datasets: comment on Hopkins (2022)*. Lethaia, 56 (2), 1–5. <https://doi.org/10.18261/let.56.2.2>
- Farris, J. S. (1989). *The retention index and the rescaled consistency index*. Cladistics, 5(4), 417-419. <https://evoluscope.fr/phylographe/biblio/Farris1989.pdf>
- Fitch, W. M. (1971). *Toward defining the course of evolution: minimum change for a specific tree topology*. Systematic Biology, 20(4), 406-416. <https://doi.org/10.1093/sysbio/20.4.406>
- Foote, M. (1991). *Morphologic patterns of diversification: Example from Trilobites*. Paleontology Journal, 34(2), 461-485.
- Foote, M. (1993). *Contributions of individual taxa to overall morphological disparity*. Paleobiology, 19(4), 403-419. <https://doi.org/10.1017/S0094837300014056>
- Fortey, R. (2014). *The palaeoecology of trilobites*. Journal of zoology, 292(4), 250-259. <https://doi.org/10.1111/jzo.12108>
- Geyer, G. (1993). *The giant Cambrian trilobites of Morocco*. Beringeria 8: 71–107. <http://pascal-francis.inist.fr/vibad/index.php?action=getRecordDetail&idt=6329565>
- Geyer, G. (1998). *Intercontinental, trilobite-based correlation of the Moroccan early Middle Cambrian*. Canadian Journal of Earth Sciences, 35(4), 374-401. <https://doi.org/10.1139/e97-127>

- Geyer, G., & Landing, E. (2001). *Middle Cambrian of Avalonian Massachusetts: stratigraphy and correlation of the Braintree trilobites*. *Journal of Paleontology*, 75(1), 116-135. [https://doi.org/10.1666/0022-3360\(2001\)0752.0.CO;2](https://doi.org/10.1666/0022-3360(2001)0752.0.CO;2)
- Geyer, G., & Vincent, T. (2015). *The Paradoxides puzzle resolved: the appearance of the oldest paradoxidines and its bearing on the Cambrian Series 3 lower boundary*. *Paläontologische Zeitschrift*, 89, 335-398. <https://doi.org/10.1007/s12542-014-0225-5>
- Geyer G, Nowicki J, Żylińska A, and Landing E. Comment on: Álvaro, J. J., Esteve, J. & Zamora, S. (2019). Morphological assessment of the earliest paradoxidid trilobites (Cambrian Series 3) from Morocco and Spain [Geological Magazine]. *Geological Magazine* <https://doi.org/10.1017/S0016756818000961>
- Geyer, G., Landing, E., & Żylińska, A. (2021). A new look at Eccaparadoxides (Cambrian, Trilobita) and its biostratigraphic significance. *Paläontologische Zeitschrift*, 97, 687-728. <https://doi.org/10.1007/s12542-021-00580-9>
- Goloboff, P. A. (1999). *Analyzing large data sets in reasonable times: solutions for composite optima*. *Cladistics*, 15(4), 415-428. <https://doi.org/10.1006/clad.1999.0122>
- Goloboff, P., Farris, J., Källersjö, M., Oxelmann, B., Ramírez, M., Szumik, C. (2003a). *Improvements to resampling measures of group support*. *Cladistics* 19, 324–332. <https://doi.org/10.1111/j.1096-0031.2003.tb00376.x>
- Gozalo, R., Liñán, E., Vintaned, J. A. G., Álvarez, M. E. D., Martorell, J. B. C., Zamora, S., Esteve, J. & Mayoral, E. (2008). *The Cambrian of the Cadenas Ibéricas (NE Spain) and its trilobites*. *Advances in trilobite research*, (9), 137.
- Holmes, J. D., Paterson, J. R., & García-Bellido, D. C. (2020). *The trilobite Redlichia from the lower Cambrian Emu Bay Shale Konservat-Lagerstätte of South Australia: systematics, ontogeny and soft-part anatomy*. *Journal of Systematic Palaeontology*, 18(4), 295-334. <https://doi.org/10.1080/14772019.2019.1605411>
- Holmes, J. D., & Budd, G. E. (2022). *Reassessing a cryptic history of early trilobite evolution*. *Communications Biology*, 5(1), 1177 <https://doi.org/10.1038/s42003-022-04146-6>
- Hopkins, M. J. (2014). *The environmental structure of trilobite morphological disparity*. *Paleobiology*, 40(3), 352-373. <https://doi.org/10.1666/13049>
- Hughes, N. C. (1994). *Ontogeny, intraspecific variation, and systematics of the Late Cambrian trilobite Dikelocephalus*. *Smithsonian Contributions to Paleobiology*, 79. <https://doi.org/10.5479/si.00810266.79.1>
- Jago, J. B., Zang, W. L., Sun, X., Brock, G. A., Paterson, J. R., & Skovsted, C. B. (2006). *A review of the Cambrian biostratigraphy of South Australia*. *Palaeoworld*, 15(3-4), 406-423. <https://doi.org/10.1016/j.palwor.2006.10.014>
- Kim, D. H., Westrop, S. R., & Landing, E. (2002). *Middle Cambrian (Acadian series) conocoryphid and paradoxidid trilobites from the upper Chamberlain's Brook formation, Newfoundland and New Brunswick*. *Journal of Paleontology*, 76(5), 822-842. [https://doi.org/10.1666/0022-3360\(2002\)0762.0.CO;2](https://doi.org/10.1666/0022-3360(2002)0762.0.CO;2)
- Kluge, A. G., & Farris, J. S. (1969). *Quantitative phyletics and the evolution of anurans*. *Systematic Biology*, 18(1), 1-32. <https://doi.org/10.1093/sysbio/18.1.1>
- Laibl, L., Esteve, J., & Fatka, O. (2016). Enrollment and thoracic morphology in paradoxidid trilobites from the Cambrian of the Czech Republic. *Fossil Imprint*, 72(3–4), 161–171. <https://doi.org/10.14446/fi.2016.161>

- Lieberman, B. S. (2001). *Phylogenetic analysis of the Olenellina Walcott, 1890 (Trilobita, Cambrian)*. *Journal of Paleontology*, 75(1), 96-115.
[https://doi.org/10.1666/0022-3360\(2001\)0752.0.CO;2](https://doi.org/10.1666/0022-3360(2001)0752.0.CO;2)
- Liñan Guijarro, E. (1978). Bioestratigrafía de la Sierra de Córdoba. Tesis. Universidad de Granada. <http://hdl.handle.net/10481/54334>
- Liñán, E. y Gozalo, R. (1986). Trilobites del Cámbrico Inferior y Medio de Murero (Cordillera Ibérica). *Memorias del Museo Paleontológico de la Universidad de Zaragoza*, 2: 1-104.
- Matthew, G.F. (1883). Illustrations of the fauna of the St. John Group. *Royal Society of Canada* 2: 271–279.
<https://doi.org/10.5962/bhl.title.41116>
- Miquel, J. (1905). *Essai sur le Cambrien de la Montagne Noire. Coulouma. L'Acadien*. *Bulletin de la Société Géologique de France*, 5, 465–483.
- Nixon, K. C., & Wheeler, Q. D. (1990). *An amplification of the phylogenetic species concept*. *Cladistics*, 6(3), 211-223. <https://doi.org/10.1111/j.1096-0031.1990.tb00541.x>
- Nixon, K. C. (1999). *The parsimony ratchet, a new method for rapid parsimony analysis*. *Cladistics*, 15(4), 407-414. <https://doi.org/10.1006/clad.1999.0121>
- Ortega-Hernández, J., Esteve, J., & Butterfield, N. J. (2013). *Humble origins for a successful strategy: complete enrolment in early Cambrian olenellid trilobites*. *Biology Letters*, 9(5). <https://doi.org/10.1098/rsbl.2013.0679>
- Peng, S. C., & Babcock, L. E. (2011). *Continuing progress on chronostratigraphic subdivision of the Cambrian System*. *Bulletin of Geosciences*, 86(3), 391-396.
<http://www.geology.cz/bulletin/contents/art1273>
- Peng, S., Babcock, L. E., Zuo, J., Zhu, X., Lin, H., Yang, X., Qi, Y., Bagnoli, G. & Wang, L. (2012). *Global standard stratotype-section and point (GSSP) for the base of the Jiangshanian Stage (Cambrian: Furongian) at Duibian, Jiangshan, Zhejiang, southeast China*. *Episodes Journal of International Geoscience*, 35(4), 462-477.
<https://doi.org/10.18814/epiiuqs/2012/v35i4/002>
- Pompeckj, J.F. (1901). Versteinerungen der Paradoxides-Stufe von La Cabitza in Sardinien und Bemerkungen zur Gliederung des sardischen Cambrium. *Zeitschrift der deutschen geologischen Gesellschaft* 53: 1–23.
- Prado, M.C., Verneuil, E. and Barrande, J. (1860). *Sur l'existence de la faune primordial dans la Chaîne Cantabrique*. *Bulletin de la Société géologique de France* 2(17), 516–542.
- Richter, R. (1932). Crustacea (Paläontologie). In R. Dittler, G. Joos, E. Korschelt, G. Linek, F. Oltmanns, and K. Schaum (Eds.), *Handwörterbuch der Naturwissenschaften* (pp. 840-846). Gustav Fischer, Jena.
- Rushton, A. W. A., & Weidner, T. (2002). *A review of the trilobite Dolichometopus svecicus from the Middle Cambrian of Sweden*. *GFF*, 124(2), 103-106.
<https://doi.org/10.1080/11035890201242103>
- Sdzuy, K. (1961). *Neue Funde aus den Leimitz-Schiefern (Tremadoc)*. *Sencken bergiana Lethaea*, 42, 227–243.
- Sdzuy, K. (1967). Trilobites del Cámbrico medio de Asturias. *Trabajos de geología*, (1), 77-134.

- Sdzuy, K., Linán, E., & Gozalo, R. (1999). *The Leonian Stage (early Middle Cambrian): a unit for Cambrian correlation in the Mediterranean subprovince*. Geological Magazine, 136(1), 39-48. <https://doi.org/10.1017/S0016756899002241>
- Šnajdr, M. (1957). On new trilobites of the Cambrian of Bohemia. Věstník Ústředního ústavu geologického, 32, 235-244.
- Šnajdr, M. (1958). Trilobiti českého středního kambria. ČSAV.
- Šnajdr, M. (1986). *Two new paradoxid trilobites from the Jince Formation (Middle Cambrian, Czechoslovakia)*. Věstník Ústředního ústavu geologického, 61(3), 169–174. <http://pascal-francis.inist.fr/vibad/index.php?action=getRecordDetail&idt=8762594>
- Šnajdr, M. (1987). *The genera Paradoxides Brogniart and Hydrocephalus Barrande (Trilobita)*. Věstník Ústředního ústavu geologického, 62(2), 97–104. <http://pascal-francis.inist.fr/vibad/index.php?action=getRecordDetail&idt=8265245>
- Sokal, R. R., & Rohlf, F. J. (1981). *Taxonomic congruence in the Leptopodomorpha re-examined*. Systematic Zoology, 30(3), 309-325. <https://doi.org/10.2307/2413252>
- Solov'ev, I. A. (1980). Trilobity semeystva Paradoxididae i ikh znachenie dlya stratigrafii kembrijskikh otlozheniy. Avtoreferat dissertatsiina soiskanie uchenoi stepeni kandidata geologo-mineralicheskikh nauk, Published thesis (in Russian).
- Suárez, M. G., & Esteve, J. (2021). *Morphological diversity and disparity in trilobite cephalae and the evolution of trilobite enrolment throughout the Palaeozoic*. Lethaia, 54(5), 752-761. <https://doi.org/10.1111/let.12437>
- Sundberg, F. A. (1999). *Redescription of Alokistocare subcoronatum (Hall and Whitfield, 1877), the type species of Alokistocare, and the status of Alokistocaridae Resser, 1939b (Ptychopariida: Trilobita, Middle Cambrian)*. Journal of Paleontology, 73(6), 1126-1143. <https://doi.org/10.1017/S0022336000031024>
- Sundberg, F. A. (2006). *Taxonomic assignment of the Cambrian trilobite Tonkinella Mansuy, 1916 (Corynexochida), with a new species from California*. Memoirs of the Association of Australasian Palaeontologists 32, 59-74.
- Sundberg, F. A. (2014). *Phylogenetic analysis of the spiny oryctocephalids (Trilobita, Corynexochida?, Oryctocephalidae), Cambrian*. Journal of Paleontology, 88(3), 556 - 557. <https://doi.org/10.1666/12-130>
- Sundberg, F. A., Karlstrom, K. E., Geyer, G., Foster, J. R., Hagadorn, J. W., Mohr, M. T., Schmitz, M.D., Dehler, C.M. & Crossey, L. J. (2020). *Asynchronous trilobite extinctions at the early to middle Cambrian transition*. Geology, 48(5), 441-445 <https://doi.org/10.1130/G46913.1>
- Walcott, C. D. (1890). *The fauna of the Lower Cambrian or Olenellus zone*. US Geological Survey 10th Annual, 509-763.
- Westergård, A.H. (1936). Paradoxides oelandicus beds of Öland with the account of a diamond boring through the Cambrian at Mössberga. Sveriges geologiska Undersökning, Series C.
- Wiley, E. O. (1978). *The evolutionary species concept reconsidered*. Systematic Biology, 27(1), 17-26. <https://doi.org/10.2307/2412809>
- Whittington, H.B., Chatterton, B.D.E., Speyer, S.E., Fortey, R.A., Owens, R.M., Chang, W.T. y Kelly, S.R.A. (1997). Part O; Arthropoda 1 (revised). In: R. L. Kaesler. Treatise on

Invertebrate Paleontology. (2nd ed., 530pp.) Geological Society of America, Boulder and University of Kansas Press, Lawrence.

Zhao, Y., Yuan, J. L., Babcock, L. E., Guo, Q., Peng, J., Yin, L., Yang, X., Peng, S., Wang, C., Gaines, R., Esteve, J., Tai, T., Yang, R., Wang, Y. Sun, H. & Yang, Y. (2019). *Global standard stratotype-section and point (GSSP) for the conterminous base of the Miaolingian Series and Wuliuan Stage (Cambrian) at Balang, Jianhe, Guizhou, China.* Episodes Journal of International Geoscience, 42(2), 165-183. <https://doi.org/10.18814/epiiugs/2019/019013>