

M. Franco **Tortello**
 Beatriz G. **Waisfeld**
 Norberto E. **Vaccari**

INTRODUCCIÓN

Los trilobites fueron artrópodos marinos paleozoicos, provistos de una cutícula dorsal mineralizada (exoesqueleto) y fosilizable, la que permitió que tengan gran representación en el registro fósil. Desde que aparecen en el Cámbrico Temprano, su diversidad alcanzó valores elevados en el Cámbrico Tardío-Ordovícico, para decrecer durante el Silúrico-Devónico y reducirse aún más en el Paleozoico Tardío, antes de extinguirse a fines del Pérmico.

Durante los 300 m.a. de su historia evolutiva, estos organismos desarrollaron una amplia gama de modificaciones en el exoesqueleto, adquiriendo distintos hábitos de vida y notable capacidad de adaptación a los diversos ambientes marinos, desde sublitorales hasta profundos. Aunque la mayoría posee tamaños que

oscilan entre 30 y 100 mm, muchos alcanzan dimensiones desde 2 mm hasta más de 70 cm. Se describieron alrededor de 5000 géneros y gran cantidad de especies, muchas de ellas valiosas en la resolución de problemas estratigráficos, paleobiogeográficos y paleoecológicos.

MORFOLOGÍA DEL EXOESQUELETO (CAPARAZÓN)

Los trilobites estaban protegidos por un exoesqueleto dorsal fuertemente calcificado, de simetría bilateral y convexidad variable, que continuaba ventralmente como un doblez marginal angosto. Dicho exoesqueleto es ovalado o subelíptico en vista dorsal y está dividido transversalmente en tres regiones: el **céfalo**, o placa formada por la fusión de los somitos an-

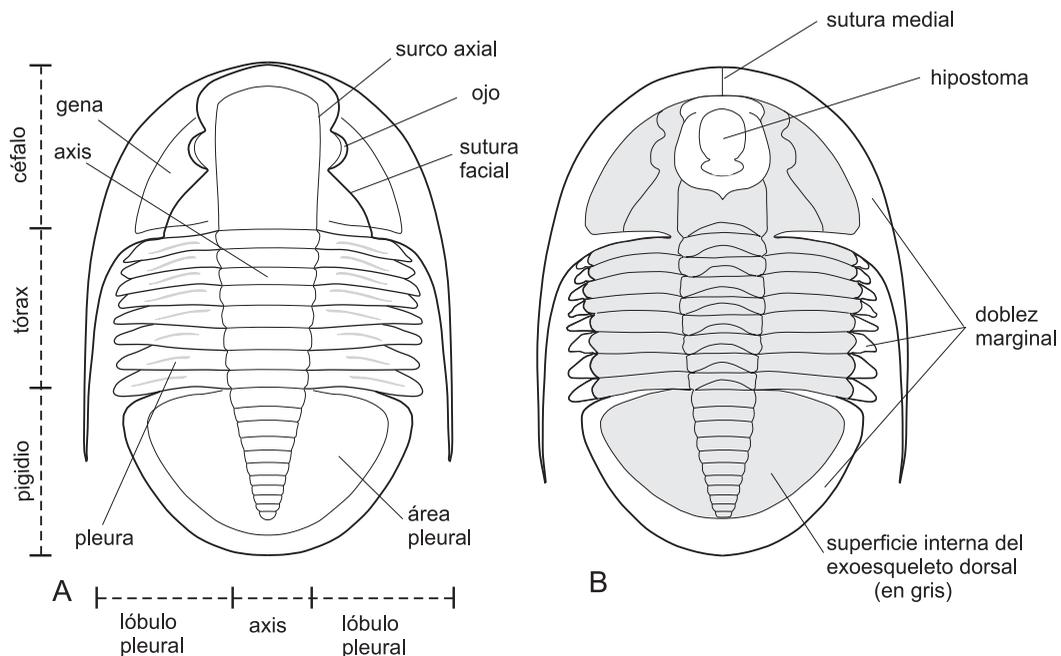


Figura 19. 1. Morfología básica del exoesqueleto de un trilobite: A. vista dorsal; B. vista ventral.

teriores; un **tórax** representado por una sucesión de segmentos articulados entre sí; y el **pigidio** que, al igual que el céfalo, es una placa única, constituida por la fusión de los somitos posteriores (Figura 19. 1). A su vez, un par de **surcos axiales** divide longitudinalmente al exoesqueleto en un lóbulo central (**axis**, **raquis**) y dos lóbulos laterales (**genas** en el céfalo; **área pleural** o **campos pleurales** en el tórax-pigidio), a los cuales hace alusión el término «Trilobita».

Asimismo, los trilobites presentan otros caracteres diagnósticos: órganos visuales de alta complejidad, formados por numerosas lentes de composición calcítica; líneas de sutura que facilitaban el desprendimiento de la vieja cutícula durante la muda; dos placas ventrales (**placa rostral** e **hipostoma**) localizadas por delante de la boca; un par de antenas unirrámeas de posición preoral y una sucesión de apéndices birrámeos dispuesta a lo largo de la zona ventral. Estos caracteres se tratan con detalle en las secciones siguientes.

CÉFALO (REGIÓN DORSAL)

El céfalo presenta un contorno variable, subcircular a semielíptico, subtriangular o trapezoidal. La mayoría de las especies posee una región axial elevada, denominada **glabela**, que está definida anterior y lateralmente por un **surco preglabellar** y los **surcos axiales** (Figura 19. 2 A-D). La forma, tamaño y convexidad de la glabela son altamente variables. Su estructura típica incluye los **surcos laterales** transversos S0 (= occipital), S1, S2, etc., que delimitan un **anillo occipital** y una sucesión de **lóbulos laterales** (L1, L2, etc.), los cuales reflejan el patrón de segmentación original del céfalo. A su vez, por delante del par anterior de surcos laterales suele diferenciarse un **lóbulo glabellar frontal**. En algunos casos, un par de surcos laterales atraviesa la glabela de lado a lado, formando una estructura continua denominada **surco transglabellar** (véase surco S1 en Figura 19. 2 A). La parte central de la glabela de numerosos taxones muestra un **nodo axial**. De manera similar, el anillo occipital puede tener un **tubérculo mediano** o una **espinas occipital** (Figura 19. 2 B).

Cuando la glabela no llega a contactar al borde cefálico anterior, el espacio genal comprendido entre dicho borde y el surco preglabellar recibe el nombre de **campo preglabellar** (Figura 19. 2 A). En la mayoría de los trilobites las **genas** (mejillas) exhiben un par de **suturas faciales** que presentan tres tramos bien definidos: anterior (por delante de los ojos),

periocular (en el lóbulo ocular) y posterior (por detrás de los ojos). Las suturas faciales dividen a las genas en una porción proximal en contacto con la glabela (**fixígenas** = **mejillas fijas**) y una porción distal (**librígenas** = **mejillas libres**). El conjunto de fixígena + glabela conforma el **cranidio**. Al igual que la línea de articulación cefálico-torácica, las suturas faciales representan líneas de debilidad por donde se rompían los caparazones que eran desechados durante la ecdisis. Por tal razón, en el registro geológico es frecuente encontrar cranidios separados de las correspondientes librígenas.

Las genas exhiben **lóbulos oculares**, sobre los que se disponen los órganos visuales. El tramo periocular de la sutura facial divide al lóbulo ocular en dos partes: el lóbulo palpebral y la superficie visual. El **lóbulo palpebral** es una protuberancia con forma de medialuna, reniforme o semielíptica, localizada sobre la fixígena y separada del resto de la mejilla fija por un **surco palpebral**; mientras que la **superficie visual**, de convexidad variable y contorno de medialuna a semielíptico, se localiza sobre la librígena y contiene las lentes que conforman el típico ojo compuesto del phylum Arthropoda. En varios casos, una banda delgada y convexa, denominada **arista ocular**, atraviesa la mejilla fija conectando el ángulo antero-lateral de la glabela y el lóbulo palpebral (Figura 19. 2 A).

En la mayoría de los trilobites existe un **surco del borde** a cierta distancia del margen cefálico, dispuesto en forma paralela a este último, que delimita un **borde cefálico**. Según su posición, los tramos de este borde son denominados anterior, lateral y posterior. El ángulo póstero-lateral del céfalo recibe el nombre de **ángulo genal** y puede estar prolongado en una **espinas genal**. En algunas especies también existen espinas pares en los bordes anteriores, laterales y posteriores del céfalo, o una estructura impar proyectada desde el margen cefálico anterior (**proceso frontal**) (Figura 19. 2 A-D).

La sutura facial (Figura 19. 2 E-G) se denomina **opistoparia** cuando su tramo posocular contacta el margen cefálico posterior, de manera que el ángulo genal queda comprendido en la mejilla libre. A su vez, es **proparia** si el tramo posocular corta el margen cefálico lateral, quedando el ángulo genal en la mejilla fija; **gonatoparia** cuando la sutura facial bisecta el ángulo genal y **marginal** con la sutura ubicada a lo largo del margen cefálico, de manera que no es visible en vista dorsal.

La superficie interna del exoesqueleto cefálico dorsal puede presentar proyecciones pares, a

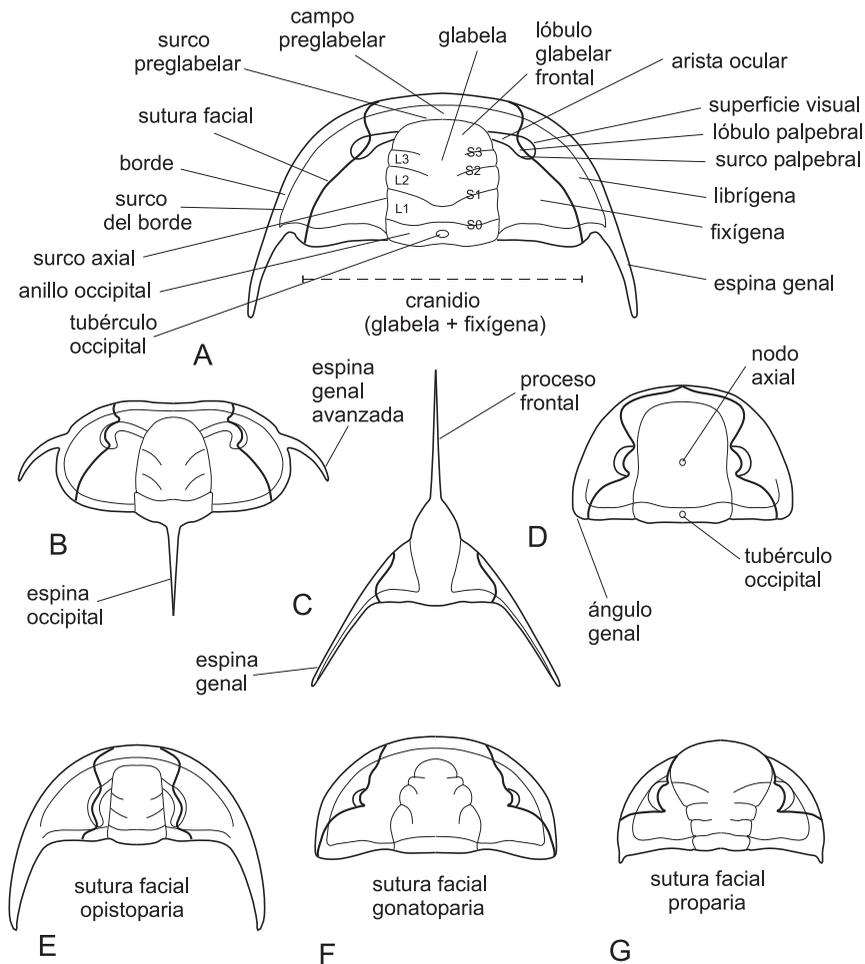


Figura 19.2. Céfalos (vista dorsal). A. *Plicatolina scalpta* (Cámbrico Superior): S0, S1, S2, S3: surcos laterales de la glabella; L1, L2, L3: lóbulos laterales de la glabella; B. Olenidae (Cámbrico Superior); C. *Lonchodomas* (Ordovícico); D. *Niobella* (Cámbrico Superior-Ordovícico Inferior); E. *Prosaugia* (Cámbrico Superior); F. *Flexicalymene* (Ordovícico); G. *Dalmanitina* (Ordovícico) (A. modificado de Harrington y Leanza, 1957; B-G. modificados de Moore, 1959).

modo de engrosamientos o nodosidades (**apodemas**), dispuestas a lo largo de la región axial (Figura 19.3 A). Sobre estas estructuras se insertaban los músculos de los apéndices y de diversos órganos internos, así como los músculos y ligamentos que permitían la extensión del cuerpo y el enrollamiento.

CÉFALO (REGIÓN VENTRAL)

La región ventral del céfalo exhibe típicamente un **doblez** de tamaño variable y un par de **escleritos ventrales** calcificados de posición preoral (**placa rostral** e **hipostoma**) (Figura 19.3). Estos últimos están delimitados por **suturas ventrales** que suelen contactarse con el tramo anterior de la sutura facial y que, al igual que esta última, eran funcionales durante la muda.

La **placa rostral** constituye una región del doblez demarcada por las **suturas rostral, conectivas** e **hipostomal** (Figura 19.3 A). Esta placa puede ser conspicua y adquirir distintas formas, de triangular a trapezoidal, o estar reducida o ausente, en cuyo caso las suturas conectivas pueden fusionarse en una sutura única (**sutura medial**) (Figura 19.3 B) o desaparecer (Figura 19.3 C).

El **hipostoma** se sitúa detrás del doblez céfalico anterior y generalmente por debajo de la parte más convexa de la glabella. No es frecuente hallarlo *in situ*, unido al céfalo, ya que solía separarse del resto del exoesqueleto durante la muda. El tamaño y la forma del hipostoma son muy variables, pero su estructura básica en general comprende un cuerpo medio prominente y un borde bien definido (Figura 19.3 D). Dos surcos laterales dividen al cuerpo

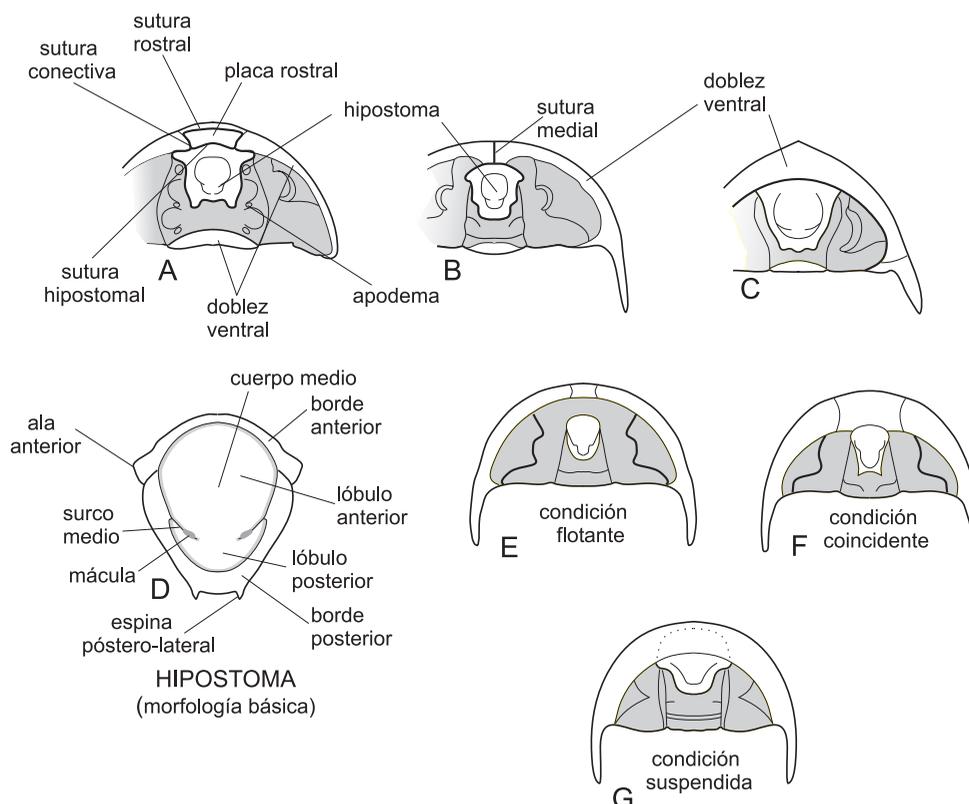


Figura 19.3. Céfalo (vista ventral). A. *Calymene* (Silúrico-Devónico); B. *Proceratopyge* (Cámbrico Medio-Ordovícico Inferior); C. *Lygdozoon* (Silúrico); D. *Ceraurina* (Ordovícico); E. condición flotante; F. condición coincidente; G. condición suspendida (modificado de Fortey, 1990 a; Kaesler, 1997).

medio en un lóbulo anterior conspicuo y otro lóbulo posterior más reducido. A su vez, el borde hipostomal suele presentar alas anteriores, alas posteriores y espinas póstero-laterales. Sobre los surcos laterales del hipostoma generalmente se distingue un par de protuberancias ovoides, las **máculas**, de posible función sensorial o para la inserción muscular.

El hipostoma puede relacionarse con el resto del céfalo de diferentes formas (Figura 19.3 E-G). En la **condición flotante** (*natant*) esta placa se sitúa por debajo de la porción anterior de la glabella y no contacta el margen posterior del doblez ventral, sino que se ubica ligeramente detrás de dicho margen. En la **condición coincidente** (*conterminant*), el hipostoma se dispone por debajo de la porción anterior de la glabella y se contacta con el margen interno del doblez cefálico a través de la sutura hipostomal. La **condición suspendida** (*impendent*) difiere de la coincidente porque la posición del hipostoma y de la anteroglabella no coinciden.

El resto de la superficie ventral del céfalo estaba protegida por un tegumento no mineralizado (**tegumento ventral**), que en la mayoría de los casos no se fosilizaba. Sobre esta super-

ficie se disponían los apéndices cefálicos (un par de antenas unirrámeas y tres pares de apéndices birrámeos), de preservación infrecuente.

TÓRAX

El tórax está formado por segmentos similares, los cuales se articulan entre sí y con el céfalo y el pigidio. El número de somitos del adulto es variable según los grupos, oscilando entre 2 y 61. Los surcos axiales dividen a cada segmento en un lóbulo central, denominado **anillo axial**, y un par de **pleuras** laterales (Figura 19.4 A).

El **anillo axial** posee convexidad variable y puede ser liso o estar provisto de gránulos, tubérculos o espinas. Cada anillo axial se prolonga hacia adelante para formar un **semianillo articulante**, el cual se dispone por debajo del margen posterior del segmento torácico precedente, sirviendo como guía durante la flexión del tórax. Este semianillo está separado del resto del anillo axial por un **surco articulante** de disposición transversal.

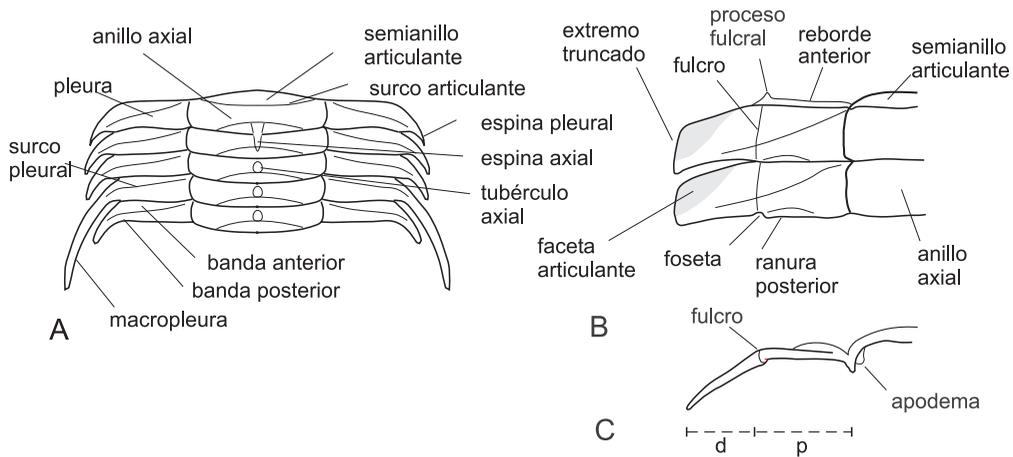


Figura 19.4. Tórax. A. vista dorsal de los segmentos anteriores; B. vista dorsal (parcial) de dos segmentos; C. vista anterior (parcial) de un segmento, p: región pleural proximal, d, región pleural distal.

En la mayoría de los trilobites cada **pleura** posee un **surco pleural** oblicuo que delimita una **banda anterior** y otra **banda posterior**. A su vez, las pleuras están divididas en una **región proximal**, de disposición horizontal o levemente convexa, y otra **región distal** que suele estar arqueada hacia abajo. El límite entre ambas regiones está marcado por una línea denominada **fulcro**. Las partes proximales de las pleuras adyacentes suelen estar articuladas entre sí mediante el encaje de un reborde del margen anterior, dentro de una ranura dispuesta sobre el margen posterior del segmento precedente. A su vez, en ocasiones el fulcro posee un proceso anterior que se acopla a una foseta localizada sobre el borde posterior del somito vecino, fortaleciendo aún más la articulación (Figura 19.4 B).

Por su parte, las secciones distales de las pleuras suelen estar separadas entre sí. Sus extremos pueden ser redondeados, truncados, o estar prolongados en espinas de longitud variable. El exoesqueleto de algunas familias presenta un par de pleuras mucho más desarrollado que los pares restantes, con espinas laterales de gran tamaño (**macropleuras**). A su vez, algunos segmentos torácicos pueden tener **facetas articulares** que, cuando el organismo está enrollado, se encajan por debajo del segmento precedente, permitiendo el acercamiento del céfalo y el pigidio.

La superficie interna del exoesqueleto dorsal presenta una sucesión de **apodemas** pares situados por debajo del surco articulante, próximos a los surcos axiales (Figura 19.4 C). Sobre estas estructuras se insertaban los músculos relacionados con el movimiento de los apéndices, la flexión del cuerpo y el enrollamiento.

La superficie ventral del tórax está caracterizada por una serie de apéndices birrámeos y un tegumento no calcificado, de preservación infrecuente.

PIGIDIO

Esta placa está formada por la fusión de un número variable (desde 2 a más de 20) de segmentos caudales. Su contorno es generalmente semielíptico, aunque en varios casos adopta otras formas (semicircular, triangular, pentagonal o subcuadrangular). Asimismo, su tamaño relativo varía considerablemente: el trilobite es denominado **micropigio** si el pigidio es más pequeño que el céfalo, **isopigio** si ambas placas tienen dimensiones similares, y **macropigio** cuando el pigidio es más grande que el céfalo.

Los surcos axiales delimitan un lóbulo axial convexo (**axis**) y un par de **pleuras**, las cuales se prolongan ventralmente para formar un doblez de desarrollo variable (Figura 19.5 A). El axis está formado por la sucesión de anillos axiales, cada uno de los cuales representa un somito corporal. Estos anillos pueden ser lisos o estar ornamentados con gránulos, tubérculos o espinas. El anillo anterior desarrolla un semianillo articulante para facilitar la articulación con el tórax.

Un **surco del borde**, dispuesto en forma paralela al margen pigidial, divide a las pleuras en dos regiones: campos pleurales y borde pigidial. Los **campos pleurales** generalmente exhiben una segmentación manifiesta, representada por dos tipos de surcos: **pleurales** e **interpleurales**. Los surcos pleurales suelen ser

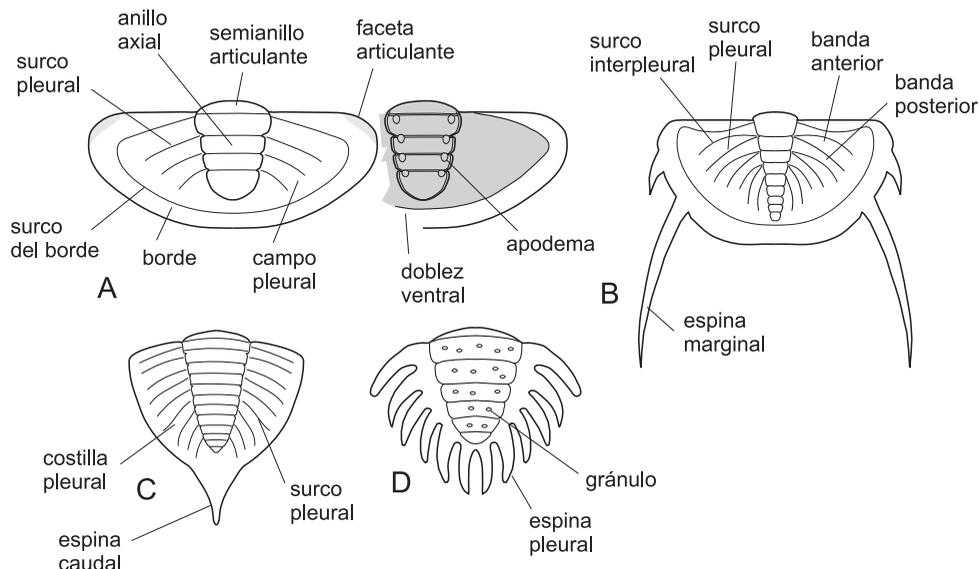


Figura 19. 5. Pigidio. A. morfología general en vistas dorsal y ventral; B. *Dichelepyge pascuali* (Ordovícico); C. Proetida; D. Cheirurina (A. modificado de Kaesler, 1997).

profundos y fuertemente curvados hacia atrás, mientras que los interpleurales generalmente son más superficiales y menos oblicuos (Figura 19. 5 B). Los primeros son homólogos a los surcos pleurales torácicos, mientras que los segundos representan las líneas de contacto entre dos somitos adyacentes. Como ocurre en el tórax, los surcos pleurales dividen a cada segmento pleural en una **banda anterior** y otra **banda posterior**. La banda posterior de un segmento y la anterior del somito siguiente pueden fusionarse para formar **costillas pleurales**.

El **borde pigidial** presenta una convexidad variable y puede ser continuo o estar provisto de espinas marginales pares. A su vez, algunos taxones exhiben una espina impar de posición caudal (Figura 19. 5 C). Un par de facetas articulares dispuestas en los ángulos anterolaterales del pigidio facilitaba la articulación con el tórax durante el enrollamiento.

La superficie interna del exoesqueleto pigidial dorsal suele exhibir una sucesión de apodemas, los cuales ofrecían superficies de inserción a los músculos corporales y de los apéndices.

Ventralmente, el pigidio presenta estructuras que comúnmente no se preservan (apéndices birrámeos y tegumento no mineralizado).

MICROESTRUCTURA DEL EXOESQUELETO Y ÓRGANOS SENSORIALES ASOCIADOS

El exoesqueleto tiene espesores variables, desde 5 μm hasta 1 mm, y una composición do-

minada por calcita con bajo contenido de magnesio. Los cristales de calcita se disponen típicamente en dos capas (prismática y principal). La **capa prismática** (externa; **exocutícula**) es relativamente fina, abarcando entre 10 y 30 % del espesor total de la cutícula, y se compone de cristales grandes con el eje *c* perpendicular a la superficie. Por su parte, la **capa principal** (**endocutícula**) es mucho más gruesa y está formada por microcristales dispuestos en láminas paralelas a la superficie, fijadas por un cemento orgánico de naturaleza proteica. Las regiones periféricas de esta capa suelen tener láminas dispuestas en forma apretada, mientras que la región central posee láminas más espaciadas entre sí (Figura 19. 6 A). A su vez, como es típico en los artrópodos, el exoesqueleto posee una **epicutícula** orgánica extremadamente delgada, que en general no se conserva fósil.

La cutícula está atravesada por una serie de **canales porales** perpendiculares a la superficie (Figura 19. 6 A). Los mismos pueden ser rectos o enrollados en espiral y en general presentan la abertura terminal en forma de embudo. Su disposición no es homogénea, ya que suelen ser más abundantes en los bordes del exoesqueleto. Estas estructuras habrían alojado órganos sensoriales (cilios) y glándulas tegumentarias. Por analogía con los artrópodos vivos, dichos órganos pudieron ser capaces de captar información diversa sobre el ambiente (vibraciones, cambios químicos en el medio, etc.).

Numerosas familias de trilobites poseen un complejo sistema de repliegues subparalelos

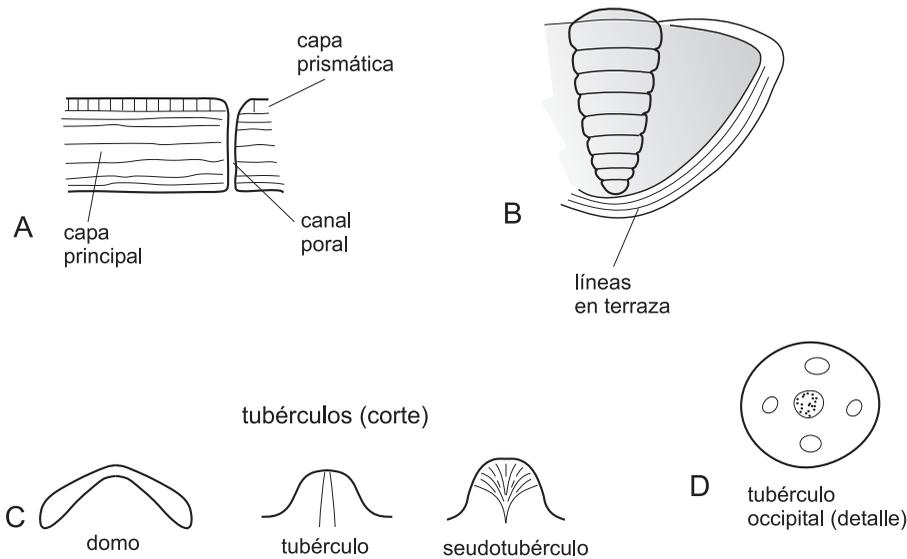


Figura 19. 6. Microestructura del exoesqueleto y órganos sensoriales. A. detalle (en corte) de la cutícula; B. líneas en terraza; C. tubérculos (en corte, a gran aumento); D. detalle del tubérculo occipital en *Olenus*.

entre sí, escalonados «en terraza» (**líneas en terraza**), que suele estar mejor representado en los bordes del céfalo y del pigidio, el doblez ventral, el hipostoma y la región distal de las pleuras, generalmente en forma subparalela al margen del exoesqueleto (Figura 19. 6 B). Su función fue posiblemente sensorial, relacionada con la detección de cambios en la dirección de las corrientes de agua. Asimismo, según algunos autores las líneas en terraza pueden haber facilitado el agarre del exoesqueleto al sustrato, o reforzado el contacto del céfalo y el pigidio durante el enrollamiento (ver Paleocología).

La cutícula puede presentar otras estructuras sensoriales, tales como **pústulas** y **gránulos** (Figura 19. 5 D) de variado tamaño y distribución. A su vez, los **tubérculos** (Figura 19. 6 C-D) son protuberancias que posiblemente alojaban cilios de función táctil y quimiorreceptora. Vistos al microscopio, reciben distintos nombres: los **domos** poseen su región apical adelgazada y por debajo subsiste un espacio hueco; los **tubérculos propiamente dichos** tienen un canal central que abre en el ápice, mientras que los **seudotubérculos** son estructuras provistas de un sistema de canales porales más complejo (Figura 19. 6 C). Los mismos suelen concentrarse en regiones próximas a los márgenes del céfalo, en donde la recepción de información sensorial era particularmente útil.

La glabella y el anillo occipital frecuentemente poseen un **tubérculo mediano (occipital)** (Figura 19. 2 A y D) que habría constituido un

órgano fotorreceptor. En algunos casos es una simple depresión circular sobre la superficie interna del exoesqueleto, representada como un nodo delicado en los moldes internos. En otros casos, el tubérculo mediano puede ser un domo, un tubérculo típico, o una estructura más compleja caracterizada por tener cuatro depresiones pequeñas dispuestas simétricamente alrededor de una perforación central más grande (Figura 19. 6 D). Este último es interpretado como un órgano dorsal o un complejo glandular-sensorial comparable al de las larvas de ciertos crustáceos actuales.

Algunos taxones de la familia Cyclopygidae (orden Asaphida) presentan un par de tubérculos sobre el tercer segmento torácico, que se interpreta como un **órgano luminiscente** (Figura 19. 12 F). Los miembros de esta familia eran formas neotónicas que habitaban en aguas profundas. Como ocurre en varios artrópodos mesopelágicos actuales, la emisión de señales lumínicas cumpliría un papel importante en el ciclo reproductivo, facilitando el reconocimiento de los miembros de una misma especie durante periodos de madurez sexual.

El hipostoma de ciertos trilobites posee **máculas** (Figura 19. 3 D) cubiertas por pequeños tubérculos, los cuales asemejan las lentillas de un ojo compuesto. Según algunos autores, las máculas podrían homologarse con los ojos ventrales de los limúlidos actuales. No obstante, otros autores las consideran áreas especiales de inserción de músculos hipostomales.

ENROLLAMIENTO Y ESTRUCTURAS EXOESQUELETALES ASOCIADAS

Muchos trilobites poseían la capacidad de enrollarse frente a condiciones adversas o para protegerse del ataque de predadores. El exoesqueleto enrollado representa una cápsula parcial o completamente cerrada, con el céfalo y el pigidio en contacto entre sí (Figura 19. 7 A). Para lograr esta singular disposición es importante el papel que cumplían los extremos de las pleuras, que se imbricaban al nivel de las **facetas articulantes** para permitir la flexión del tórax. Por su parte, una serie de protuberancias dispuestas sobre los rebordes ventrales torácicos, denominadas **órganos de Pander**, actuaban como topes para evitar un solapamiento excesivo de las pleuras, impidiendo que éstas se doblaran hacia arriba durante el enrollamiento (Figura 19. 7 B-C).

Existen diferentes tipos de enrollamiento. En el más común, los márgenes del céfalo y del pigidio tienen contornos equivalentes y coinciden exactamente (enrollamiento esferoidal). Este tipo estuvo muy difundido en los trilobites isopigios. Por su parte, los trilobites micropigios

disponían el pigidio por debajo del área frontal del céfalo (enrollamiento doble), o se enrollaban parcialmente (Figura 19. 7 D-F).

Muchos trilobites poscámbricos presentan estructuras que refuerzan el contacto de distintos puntos del exoesqueleto cuando el organismo está enrollado. Estas estructuras, denominadas **coaptativas**, pueden ser de distinto tipo. En algunos casos consisten en una serie de dientes y fosetas complementarios dispuestos sobre los rebordes ventrales del céfalo y pigidio. Ciertos géneros poseen una cresta sobre el doblez cefálico (Figura 19. 7 H) que se corresponde exactamente con un surco en el doblez pigidial. Otros trilobites muestran un surco profundo (**surco vincular**) a lo largo del doblez cefálico, en el cual se encaja el margen pigidial; en este ejemplo, las pleuras posteriores del tórax pueden alojarse en cavidades dispuestas a ambos lados del surco vincular (Figura 19. 7 G). Asimismo, se documentaron casos en los que el cuerpo medio del hipostoma posee una protuberancia conspicua (**rincos**) que durante el enrollamiento se apoyaba en una depresión de la superficie ventral del pigidio. En algunos géneros, las líneas en te-

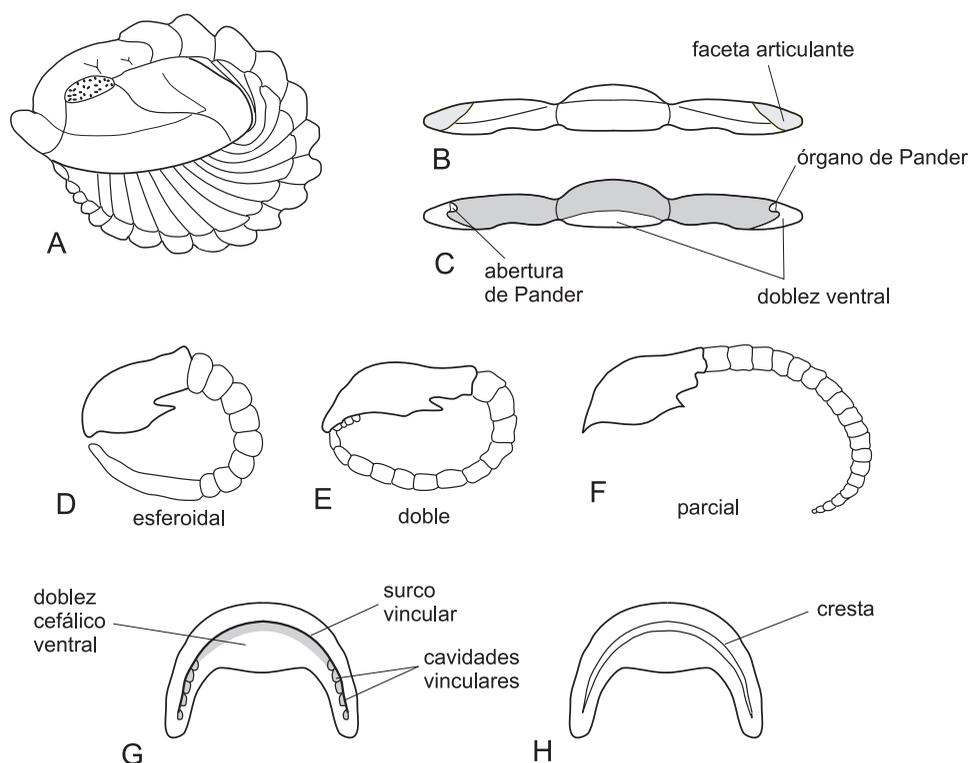


Figura 19. 7. Enrollamiento. A. *Flexicalymene* (Ordovícico), ejemplar enrollado; B-C. segmento torácico (vistas dorsal y ventral), mostrando facetas articulantes y órganos de Pander; D-F. tipos de enrollamiento; G-H. estructuras coaptativas; G. doblez ventral del céfalo de *Phacops* (Devónico), mostrando surco vincular y cavidades vinculares; H. doblez cefálico ventral con cresta (D-F. basado en Bergstrom, 1973).

rza también pueden haber contribuido a reforzar el contacto de los rebordes ventrales del céfalo y el pigidio.

ANATOMÍA

OJOS

El aparato ocular compuesto de los trilobites reviste especial interés por su elevada complejidad morfológica y funcional. La microestructura de sus lentes permitía una transmisión muy eficaz de la luz, que seguramente derivaba en la formación de imágenes de alta resolución. Dado que aparece tempranamente en la evolución (los primeros trilobites cámbricos ya lo poseían), es el sistema visual más antiguo que se conoce.

Las superficies oculares se localizan simétricamente a ambos lados de la glabella, sobre las mejillas libres. Su forma es usualmente de medialuna, o bien arriñonada, cónica o globosa. Asimismo, su tamaño es extremadamente variable, desde muy reducido (hapalopleúridos) hasta excepcionalmente grande (telefínidos) (Figura 19. 8 A-C). La superficie visual se dispone sobre una plataforma ocular, la cual excepcionalmente puede proyectarse, junto al lóbulo palpebral, para formar un pedúnculo ocular (Figura 19. 8 D).

Cada ojo estaba formado por numerosas unidades visuales (omatidios) dispuestas radialmente, lo que permitía obtener un campo visual amplio. Los omatidios consistían principalmente en una lente que reflejaba la luz a células fotorreceptoras (rabdoma) localizadas por debajo (Figura 19. 8 E). Cada lente estaba formada por un cristal individual de

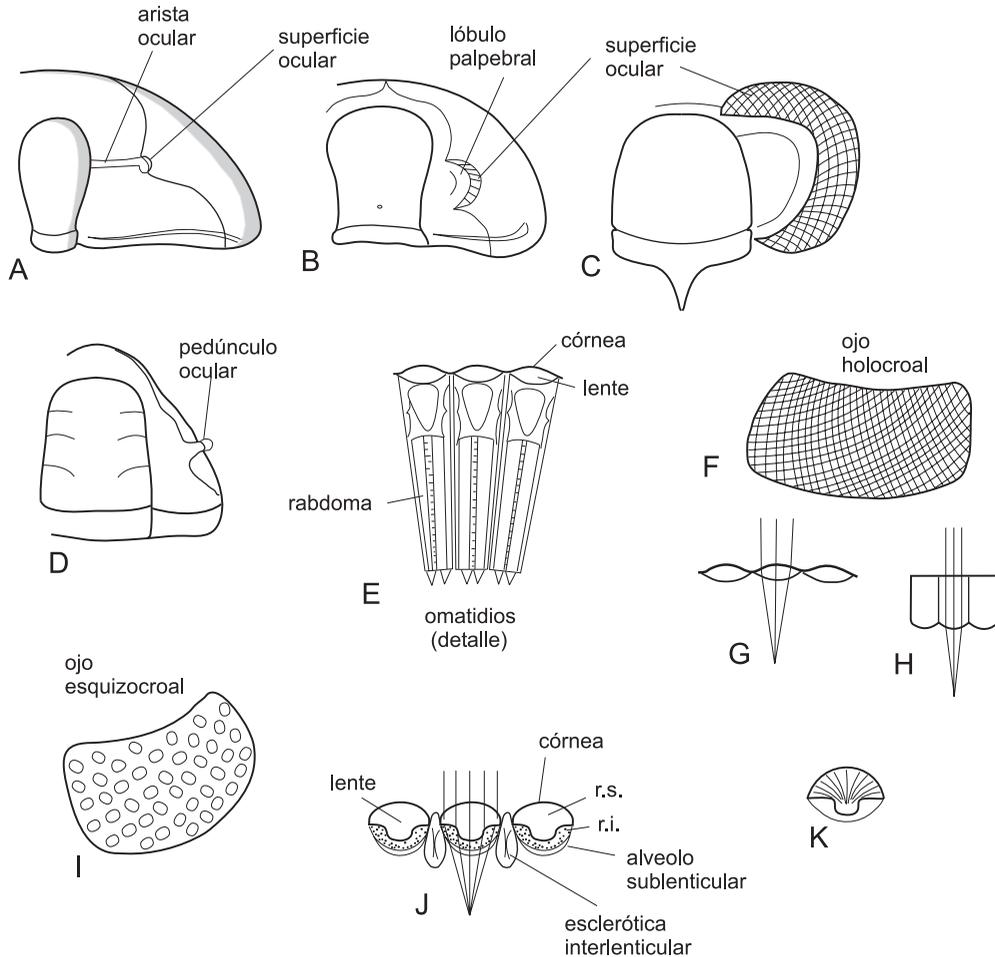


Figura 19. 8. Ojos. A-C. ojos con diferentes grados de desarrollo; D. Homalonotidae, pedúnculo ocular; E. omatidios (detalle de un corte); F-H. ojo holocroal: F. aspecto general; G-H. lentes (en corte), mostrando el trayecto de los haces lumínicos; I-K. ojo esquizocroal: I. aspecto general; J. lentes (en corte), mostrando el trayecto de los haces lumínicos; r.s.: región superior; r.i.: región inferior; K. lente especializado, con cristales de calcita dispuestos en forma de abanico (modificado de Clarkson, 1998).

calcita con su eje c dispuesto en forma perpendicular a la superficie ocular. Esta disposición era altamente funcional ya que evitaba la difracción de la luz, favoreciendo la formación de imágenes más nítidas. Las lentes estaban protegidas por una membrana córnea equivalente a la capa cuticular prismática, con la cual se continuaba lateralmente.

Los ojos de los trilobites adultos presentan dos morfotipos principales: **holocroales** y **esquizocroales**. Los holocroales son los más primitivos y más comunes, encontrándose en la mayoría de los órdenes, desde el Cámbrico hasta el Pérmico, mientras que los esquizocroales derivaron de los primeros y se encuentran únicamente en el suborden Phacopina (Ordovícico-Devónico). El ojo holocroal posee cuantiosas lentes pequeñas, dispuestas en forma apretada, con sus bordes en contacto entre sí (Figura 19. 8 F). Éstas son usualmente biconvexas (Figura 19. 8 G) o plano-convexas (Figura 19. 8 H), de contorno circular o poligonal, con un diámetro de alrededor de 100 μm , en un número que puede ascender a 15000. El conjunto de lentes está cubierto por una membrana córnea única.

Por su parte, los ojos esquizocroales se hallan formados por lentes biconvexas, de contorno circular, más grandes y menos numerosas que las de los ojos holocroales (Figura 19. 8 I). El diámetro de las lentes está comprendido entre 120 y 750 μm y su número es menor a 700. Cada lente montada sobre un alvéolo sublenticular posee su propia córnea individual, y está separada de las vecinas por un material intersticial (esclerótica interlenticular) que tiene la misma estructura que el resto de la cutícula. Estudios de microscopía han revelado que el interior de cada lente lleva una superficie ondulada que separa dos regiones bien definidas (superior e inferior), las cuales poseen índices de refracción ligeramente diferentes (Figura 19. 8 J). Esta última diferencia constituye un mecanismo corrector que previene el astigmatismo, favoreciendo la formación de imágenes más precisas. Asimismo, los Phacopina poseen otros mecanismos más sofisticados de corrección visual. La parte superior de las lentes de algunos géneros contiene cristales aciculares de calcita dispuestos en forma de abanico (Figura 19. 8 K), que se interpretan como una estrategia para reducir al mínimo el efecto de birrefringencia. Definitivamente, los ojos esquizocroales constituyen un sistema visual de elevada calidad que puede haber facilitado, además, una visión estereoscópica y un campo visual extremadamente amplio. Según ciertos autores, la sensibilidad de

este aparato ocular habría permitido el desarrollo de hábitos nocturnos.

Los ojos de las larvas de todos los trilobites presentan algunas similitudes con los ojos esquizocroales (son lentes relativamente grandes, separadas entre sí por material intersticial). Por tal razón, se especula que los ojos esquizocroales pueden haberse originado a partir de los holocroales mediante la retención de caracteres juveniles en el adulto (pedomorfosis).

Resulta interesante señalar que varias familias incluyen formas con ojos reducidos o ausentes. En algunos casos se han documentado linajes completos que sufren una reducción gradual y progresiva de su aparato ocular a lo largo de la historia evolutiva. Cuando el registro fósil es adecuadamente completo, se comprueba que las formas ciegas derivan de ancestros provistos de ojos, por lo que la pérdida de visión es considerada secundaria. Esta se ha producido varias veces, en forma independiente, en diversos linajes de trilobites, y suele estar relacionada con factores ambientales (ver Paleoeología).

APÉNDICES

La membrana ventral y el tegumento de los apéndices no estaban calcificados, razón por la cual su fosilización no es muy frecuente. Afortunadamente se conocen algunos géneros (pertenecientes a Agnostida, Corynexochida, Asaphida, Phacopida) que, preservados bajo condiciones excepcionales, conservaron estas estructuras. Los trilobites poseían pares de apéndices en la mayoría de los somitos corporales (Figura 19. 9 A). Los mismos consisten típicamente en un par de antenas unirrámeas, y una sucesión de apéndices birrámeos similares entre sí (tres pares en el céfalo - por detrás de la boca - y un par en cada segmento del tórax-pigidio). En la especie *Olenoides serratus* (Corynexochida) se describió, además, un par de cercos anteniformes caudales.

Las **antenas** están formadas por numerosos artejos cortos, cuyo diámetro disminuye progresivamente hacia el extremo. Estas estructuras se insertan en la membrana ventral, a ambos lados del hipóstoma, y están provistas de cilios sedosos, de función sensorial.

Los **apéndices birrámeos** poseen una rama interna (endopodito; telopodito) y otra externa (exopodito; epipodito) que se montan sobre un artejo basal (coxa; coxopodito) (Figura 19. 9 B). El **endopodito** está formado por cinco o seis segmentos (**podómeros**). Las superficies internas de los podómeros proximales suelen tener

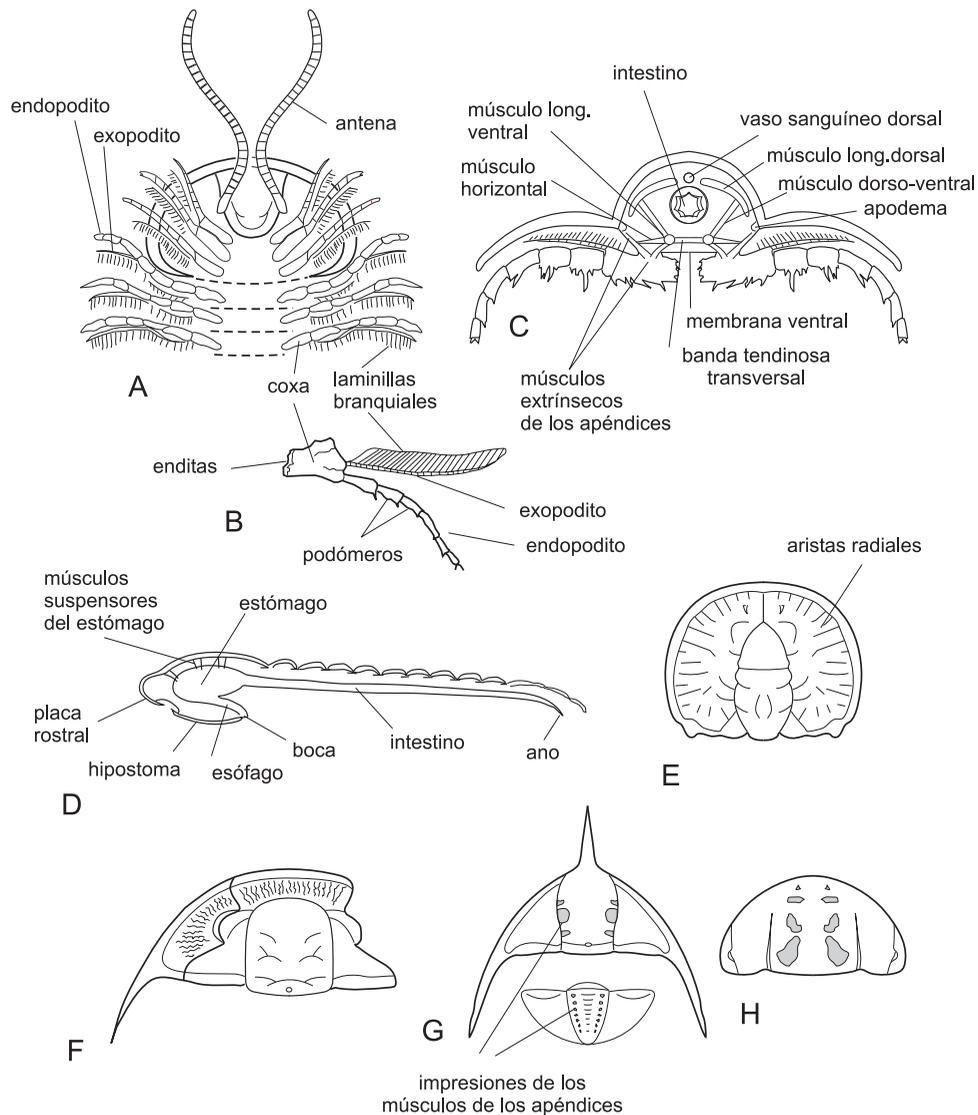


Figura 19.9. Apéndices y anatomía interna. A. céfalo y parte del tórax, vista ventral mostrando los apéndices; B. apéndice birrámeo; C. corte transversal (reconstrucción) de un segmento torácico; D. corte longitudinal (reconstrucción) mostrando el exoesqueleto dorsal, tubo digestivo y músculos suspensores del estómago; E. céfalo de *Ptychagnostus* (Cámbrico Medio), con aristas radiales; F. céfalo de *Parabolinella* (Cámbrico Superior), con aristas y surcos delgados anastomosados sobre el campo preglabellar y las librigenas; G-H. impresiones musculares; G. céfalo y pigidio de *Ampyx* (Ordovícico); H. céfalo de *Stenopareia* (Ordovícico-Silúrico) (C. modificado de Robison y Kaesler, 1987).

numerosas espinas, mientras que los podómeros distales portan sedas muy delicadas. A su vez, el extremo de la rama puede exhibir pequeñas espinas con forma de garfio. La función del endopodito era principalmente locomotora.

El **exopodito** ocupa una posición dorsal respecto del endopodito y en general es más corto que este último. Su estructura típica es la de una varilla rígida, multisegmentada, que da sostén a una serie de láminas branquiales dirigidas hacia atrás. Las branquias de diferentes segmentos se solapan entre sí, y su función debía ser esencialmente respiratoria.

La **coxa** sirve de base a las ramas interna y externa del apéndice y, además, se articula con el tegumento ventral. Este artejo basal suele ser grande y a menudo presenta espinas sólidas (**enditas**) sobre su margen interno, las cuales probablemente funcionaban como las gnatóbases trituradoras de algunos crustáceos actuales (Figura 19.9 B).

Los apodemas y las barras tendinosas transversales (ver más abajo) se disponen por encima de las coxas, proporcionando superficies

de inserción a los ligamentos y músculos de los apéndices.

ANATOMÍA INTERNA

La preservación excepcional de ciertos órganos y la utilización de la fotografía de rayos X en especímenes piritizados, han revelado algunos detalles importantes de la anatomía interna (aparato digestivo, musculatura) de los trilobites. La boca está situada ventralmente y por detrás del hipostoma. El esófago, angosto, se ubicaría hacia adelante y arriba de ésta, extendiéndose hasta un punto en la parte anterior de la glabella, donde se curva hacia atrás, para comunicarse con un estómago voluminoso, dispuesto por debajo de la glabella (Figura 19. 9 D). El resto del tubo digestivo consiste en un intestino, situado en la región axial del tórax, con su extremidad posterior más angosta, terminada en el ano, ubicado en el último segmento pigidial. En algunos casos se observan **aristas radiales** en la región de las genas, que pueden ser asignables a ciegos o glándulas anexas del sistema digestivo (Figura 19. 9 E). El exoesqueleto de otras especies presenta **aristas y surcos delgados**, anastomosados, dispuestos preferentemente sobre las librígenas y el campo preglabellar, que se interpretan como la expresión externa de los vasos de un sistema circulatorio complejo (Figura 19. 9 F).

Algunos trilobites exhiben pequeños orificios pares (**aberturas de Pander**) sobre los rebordes ventrales torácicos, por delante de los órganos de Pander, que pueden pertenecer a un órgano segmentado de posible función excretora o sensorial (Figura 19. 7 C).

Una reconstrucción de los músculos principales del cuerpo muestra cierta similitud con el patrón de algunos crustáceos primitivos (cefalocáridos). Este esquema comprende fibras axiales pares de variada disposición (Figura 19. 9 C). Los **músculos longitudinales dorsales** están ubicados por debajo del exoesqueleto dorsal y eran responsables de la extensión del cuerpo, mientras que los **músculos longitudinales ventrales**, situados por encima del tegumento ventral, permitían la flexión del exoesqueleto y su enrollamiento. Los músculos longitudinales ventrales estaban insertados en barras tendinosas transversas que se localizaban próximas a los límites entre segmentos. Estas barras daban soporte, además, a los **músculos dorso-ventrales, horizontales y extrínsecos de los apéndices**.

Los exoesqueletos y moldes bien conservados suelen mostrar las **impresiones** de los músculos pares de los apéndices y otros órganos del cuerpo (músculos suspensores del estómago) (Figura 19. 9 D, G-H), así como de los ligamentos y músculos que daban forma al cuerpo y permitían su extensión.

CRECIMIENTO Y ECDISIS

La cutícula de los trilobites posee un alto valor adaptativo, ya que representa una barrera fisicoquímica entre el individuo y el medio, facilita la regulación térmica, provee superficies de inserción muscular y es portadora de órganos sensoriales conectados al sistema nervioso que brindan información acerca del medio ambiente. Asimismo, esta estructura ofrece una eficaz protección contra los predadores. Sin embargo, la presencia de un caparazón rígido constituye una gran desventaja para llevar adelante algunas funciones vitales tales como la respiración, la movilidad y, fundamentalmente, el crecimiento. En tal sentido, el exoesqueleto representa una envoltura que no permite el aumento de tamaño del individuo. La solución a este problema consiste en la muda periódica del caparazón (**ecdisis**).

El proceso de ecdisis en los artrópodos implica una serie de actividades fisiológicas complejas y comprende una fase pasiva y otra activa. Durante la fase pasiva las glándulas cutáneas segregan líquidos corrosivos con el fin de descalcificar o disolver la capa inferior de la cutícula y liberarla así de la epidermis. El organismo deja de alimentarse e ingiere gran cantidad de agua y oxígeno para incrementar la presión hidrostática en el tracto digestivo y duplicar el volumen de sangre. De este modo, el cuerpo se hincha y el exoesqueleto comienza a separarse a partir de las líneas de sutura. Por su parte, la fase activa (**exuviación**) involucra la liberación del antiguo exoesqueleto. El animal realiza movimientos espasmódicos y empuja el caparazón hasta que éste resulta finalmente expulsado. El nuevo caparazón es blando, elástico y arrugado; la mineralización y el endurecimiento ocurren algo más tarde, a partir de la precipitación del carbonato de calcio sobre la cutícula orgánica. Cada episodio de muda constituye un momento crítico en la vida del organismo, representa un verdadero desgaste de energía y material orgánico y es, además, una etapa durante la cual el animal se muestra más vulnerable a predadores o rotura del esqueleto.

Gracias al proceso de muda, el registro fósil de los trilobites es sumamente abundante y completo. En primer lugar porque a lo largo de su vida un mismo individuo aportaba varios exoesqueletos susceptibles de ser preservados como fósiles, y en segundo término porque los exuvios resultaban poco atractivos para los predadores. La cantidad de mudas generadas por cada individuo es incierta, pero seguramente fue muy variable entre los distintos taxones, dependiendo del tamaño máximo alcanzado por los adultos y del número de segmentos torácicos de la especie (ver Ontogenia).

ONTOGENIA

En contraste con la mayoría de los artrópodos, el exoesqueleto de los trilobites se mineralizaba muy tempranamente, durante los primeros estadios ontogenéticos. Gracias a esta particularidad es posible reconstruir con gran precisión buena parte de su desarrollo, desde los estadios larvales posembrionarios hasta la etapa adulta. El exoesqueleto resultante de cada episodio de muda representa una pequeña fracción del ciclo de vida de un individuo y permite conocer con gran detalle las ca-

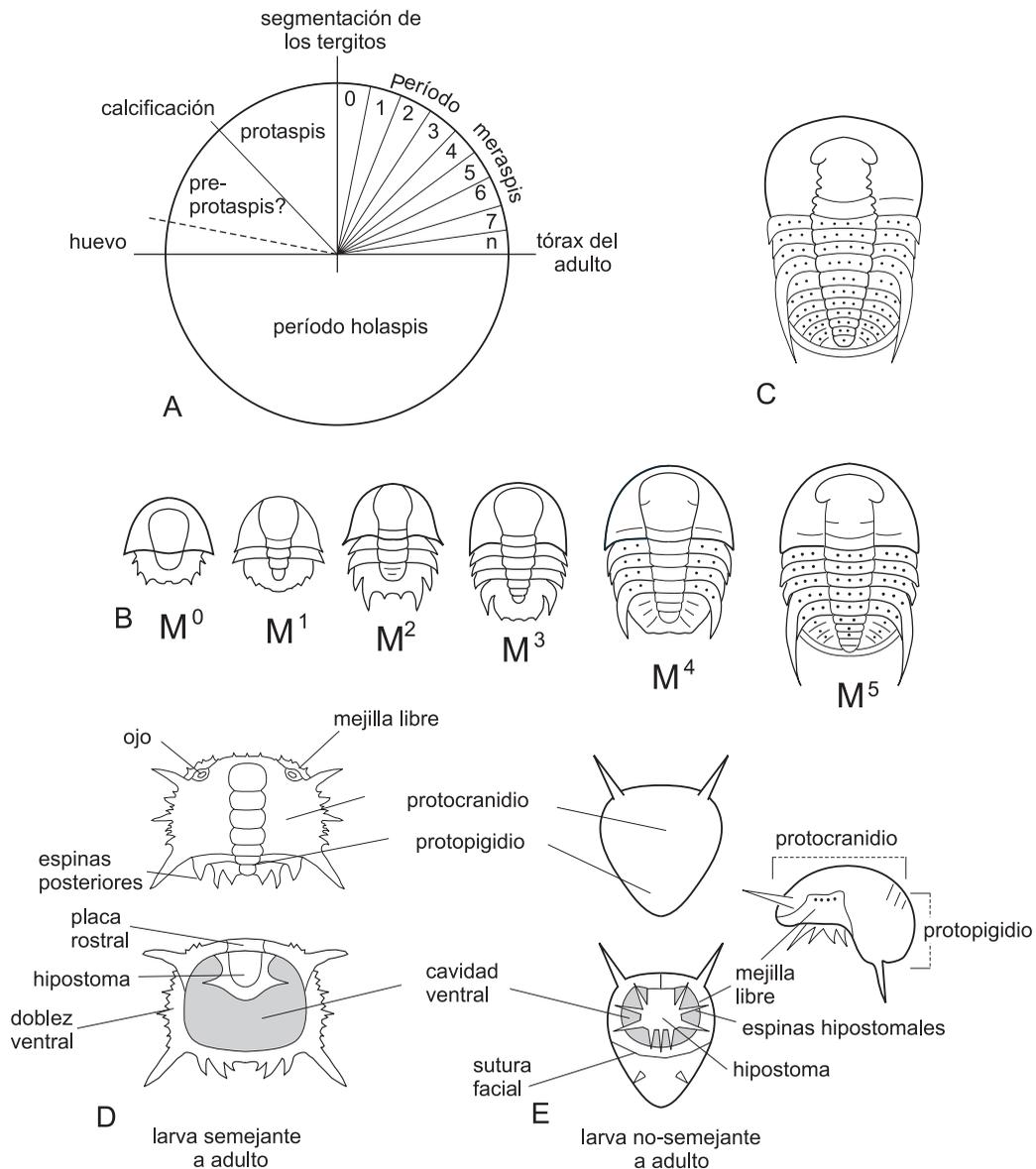


Figura 19. 10. Ontogenia. A. Etapas que componen el ciclo de vida de un trilobite; B. períodos meraspis (M) de *Conophrys*; C. holaspis de *Conophrys*; D. larva semejante a adulto, vistas dorsal y ventral; E. larva no semejante a adulto, vistas dorsal, lateral y ventral (A. modificado de Speyer y Chatterton, 1989; C. redibujado de Clarkson, 1998; E. redibujado de Speyer y Chatterton, 1989).

racterísticas morfológicas en cada etapa de crecimiento.

La fase posembriónica del ciclo de vida de los trilobites se divide en tres etapas separadas entre sí por importantes eventos (Figura 19. 10 A):

a. Período protaspis. Es el estadio más temprano de la ontogenia preservado en el registro fósil e incluye todos los aspectos del desarrollo luego de la calcificación y previo a la segmentación torácica. El esqueleto de los protáspidos consiste en una placa única, que comprende el céfalo y el protopigidio. Su tamaño es variable, entre 0.2 y 1.5 mm. La existencia de un período preprotáspido es especulativa, posiblemente la calcificación habría tenido lugar inmediatamente después de la eclosión del huevo.

b. Período meraspis. Comienza cuando aparece una sutura transversal separando el céfalo del pigidio (Figura 19. 10 B). Esta etapa se divide en sucesivos grados (*instars*) dados por el número de segmentos que se incorporan al tórax a medida que el trilobite crece. En consecuencia, el número de grados meráspidos es igual al número total de segmentos torácicos del adulto. Durante el período meraspis se produce un aumento de tamaño muy significativo (25% a 40% del crecimiento total) y, además, el trilobite sufre una profunda reorganización que incluye la producción de nuevos segmentos en la parte anterior del pigidio y su posterior incorporación al tórax.

c. Período holaspis. El céfalo y el pigidio adquieren la morfología definitiva de los adultos, y el tórax ya tiene el número final de segmentos (Figura 19. 10 C). El período holaspis involucra un aumento importante de tamaño, mientras que los cambios morfológicos son más sutiles.

MORFOLOGÍA GENERAL Y ECOLOGÍA DE LAS LARVAS

Los estadios larvales de los trilobites en general tienen formas muy sencillas en comparación con los adultos de la misma especie. De acuerdo al grado de similitud morfológica con los adultos, los protáspidos se dividen en dos grandes grupos:

a. Larvas semejantes a adultos (Figura 19. 10 D). Tienen una apariencia bidimensional, con formas de plato o disco, o bien son cuadrangulares. En vista dorsal se distingue un protocranidio y un protopigidio separados por un surco transversal. El protopigidio suele poseer fuertes costillas pleurales que pueden prolongarse

en prominentes espinas posteriores. En vista ventral se observa una amplia cavidad, la cual está rodeada por un fuerte doblez ventral y por una serie de piezas independientes que frecuentemente se desarticulan: librigenas fusionadas, placa rostral e hipostoma (pequeño, ubicado en la región anterior). La mayoría de los trilobites poseían este tipo de larva **phacopode** (órdenes Proetida, Phacopida, Ptychopariida).

b. Larvas no-semejantes a adultos (larvas asafoideas) (Figura 19. 10 E). Son tridimensionales, poseen una configuración bulbosa o globular, recurvada hacia adelante y atrás, encerrando una cavidad ventral pequeña. En general es difícil diferenciar el protocranidio y el protopigidio, y dada su forma aproximadamente equidimensional la orientación anterior *vs.* posterior no es tan evidente. La cavidad ventral está ocupada por una única pieza compuesta que incluye las librigenas y el hipostoma con proyecciones espinosas (semejando una corona invertida). Este tipo de larva corresponde a un grupo de trilobites ordovícicos del orden Asaphida (Asaphidae, Trinucleidae, Remopleuridae).

Dado que el diseño general del cuerpo de un organismo es normalmente una respuesta a su modo de vida, la existencia de estos dos grandes grupos morfológicos de larvas permite comprender interesantes aspectos paleobiológicos de los trilobites. La forma de las larvas semejantes a adulto es consistente con un hábito de vida bentónico. En general, los organismos que pasan su vida sobre el sustrato tienden a ser planos y de superficie mucho mayor a su altura (baja relación altura/área). De esta manera son más estables sobre el sustrato y las posibilidades de ser arrastrados por las corrientes resultan menores. Por el contrario, la morfología tridimensional (esferoidal) de las larvas no semejantes a adultos recuerda la forma que en general adoptan los organismos planctónicos. Estos últimos flotan pasivamente en el ambiente pelágico, estando sujetos a permanentes movimientos en sentido vertical y horizontal.

Esta dicotomía en las estrategias de vida de las larvas tiene otra interesante implicancia. Para alcanzar la morfología adulta, los trilobites con larvas no semejantes a adultos sufren un cambio morfológico de excepcional magnitud, esto es una notable metamorfosis en algún momento de su ontogenia. En dichos casos, la metamorfosis habría sido una respuesta secundaria para acomodar cambios drásticos en los hábitos de vida, de planctónico (larvas) a bentónico (adulto).

SISTEMÁTICA

Dentro de un plan básico de organización, los trilobites muestran gran diversidad de formas, lo que se refleja en el elevado número de familias descritas, superior a 150. Los caracteres morfológicos utilizados en la sistemática son variados, aunque revisten especial importancia los estadios ontogenéticos tempranos, la región axial del céfalo y la relación del hipostoma con el resto del exoesqueleto.

Debido a que aún no se ha logrado un amplio consenso sobre el agrupamiento de las familias en órdenes y subórdenes, la sistemática que se presenta a continuación (Cuadro 19. 1) seguramente experimentará modificaciones en el futuro.

Cuadro 19. 1. Sistemática de la Clase Trilobita.

Phylum Arthropoda	Orden Corynexochida
Subphylum Trilobitomorpha	Orden Ptychopariida
Clase Trilobita	Orden Lichida
Orden Redlichiida	Orden Asaphida
Suborden Olenellina	Orden Phacopida
Suborden Redlichiina	Suborden Calymenina
Orden Agnostida	Suborden Cheirurina
Suborden Agnostina	Suborden Phacopina
Suborden Eodiscina	Orden Proetida

CLASE TRILOBITA

Artrópodos marinos con exoesqueleto dorsal calcificado, bilateralmente simétrico. Cuerpo dividido en sentido longitudinal en un lóbulo central y dos laterales; también transversalmente presenta tres regiones: anterior (céfalo), media (tórax) y posterior (pigidio). Cada segmento lleva en su parte ventral un par de apéndices: el primero, antenas preorales, unirrámeas, seguidas hacia atrás por una serie de apéndices posorales, similares y birrámeos, con una de las ramas con funciones locomotoras, y la otra respiratorias. Delante de la boca se ubican dos placas. Órganos visuales complejos y estructuras sensoriales diversas. Crecimiento y renovación del caparazón por ecdisis. Cámbrico Temprano-Pérmico Tardío.

Orden Redlichiida

Trilobites con céfalo grande, semicircular, glabella larga y bien segmentada, lóbulos palpebrales prominentes y espinas genales fuertes; tórax formado por numerosos segmentos; pigidio muy pequeño; hipostoma coincidente. Cámbrico Temprano-Cámbrico Medio (Figuras 19. 11 y 13 N).

Suborden Olenellina

Presenta varios caracteres primitivos: carece de sutura facial; la placa rostral es muy ancha; pleuras torácicas sin fulcros; protaspis no calcificada. Cámbrico Temprano.

Suborden Redlichiina

Sutura facial opistoparia; placa rostral angosta; tórax con o sin fulcros; protaspis calcificada. Cámbrico Temprano-Cámbrico Medio.

Orden Agnostida

Trilobites muy pequeños (longitud promedio = 6-7 mm), la mayoría sin ojos ni sutura facial; tórax con dos o tres segmentos; isopigios; hipostoma flotante, con grandes aberturas. Cámbrico Temprano-Ordovícico Tardío (Figuras 19. 11 y 13 H).

Suborden Agnostina

Sin ojos ni sutura facial; tórax formado siempre por dos segmentos, el anterior carente de semianillo articulante. Cámbrico-Ordovícico.

Suborden Eodiscina

La mayoría ciegos y sin sutura facial, unos pocos con ojos y sutura facial propia; tórax con dos o tres segmentos, el anterior con un semianillo articular bien definido. Cámbrico Temprano-Cámbrico Medio.

Orden Corynexochida

Grupo heterogéneo de trilobites cuyos representantes más típicos poseen una glabella notablemente elongada, de lados subparalelos o expandida frontalmente; campo preglabellar reducido o ausente; sutura facial opistoparia; hipostoma coincidente (en varias familias fusionado con la placa rostral) o secundariamente suspendido; generalmente isopigios. Los miembros más avanzados de varias familias presentan los surcos dorsales lisos (muy tenues o ausentes). Cámbrico Temprano-Devónico Medio (Figuras 19. 11 y 13 O-R).

Orden Ptychopariida

Grupo que reúne numerosas familias con hipostoma flotante (o secundariamente coincidente). Las formas más típicas poseen campo preglabellar, ojos alejados de la glabella, sutura facial opistoparia, numerosos segmentos torácicos y pigidio pequeño. Cámbrico Temprano-Devónico Tardío (Figuras 19. 11, 13 I-J, M y 14 P).

Orden Lichida

Trilobites usualmente muy ornamentados con espinas, gránulos y tubérculos; glabella

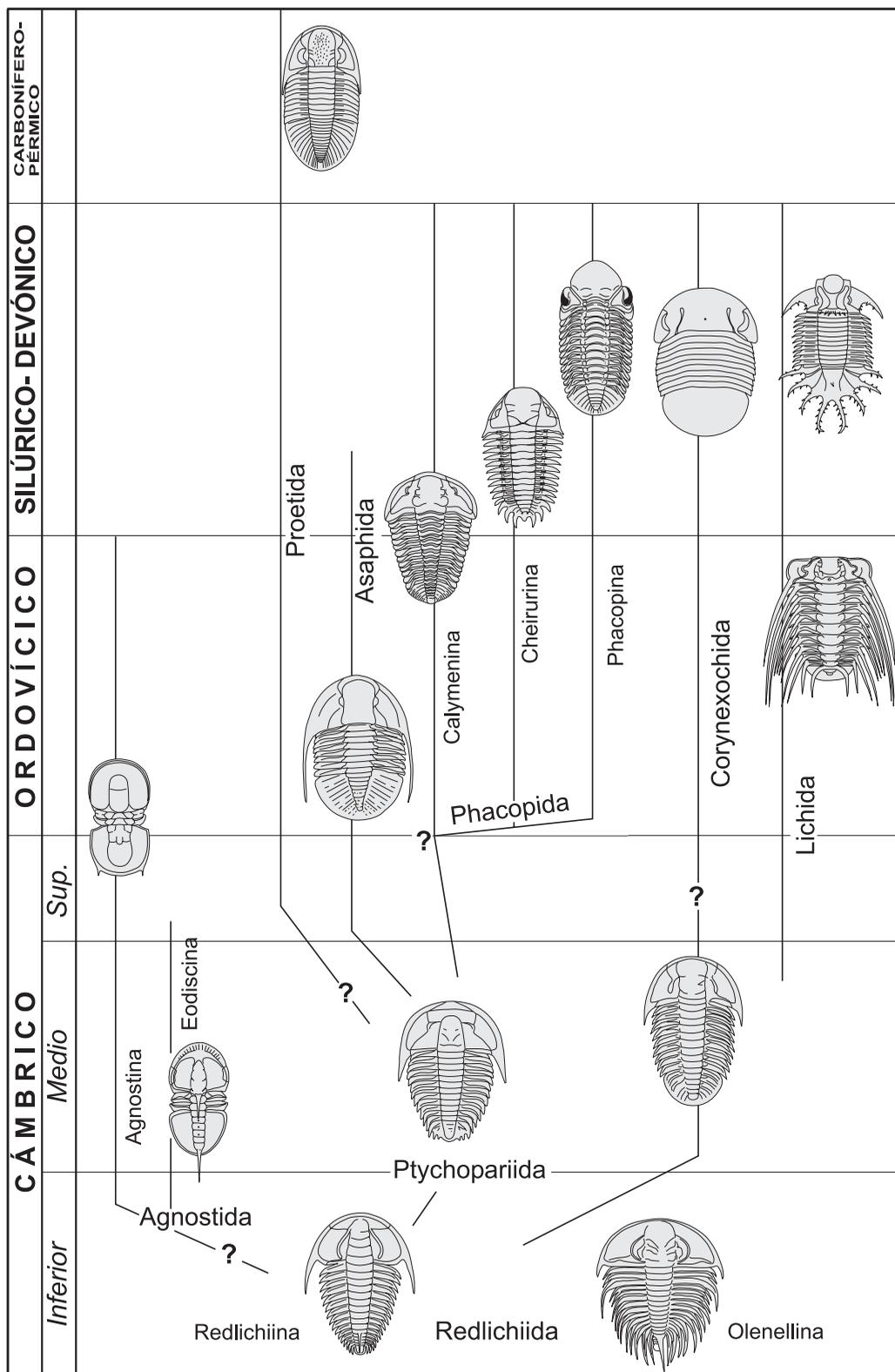


Figura 19. 11. Relaciones filogenéticas de los principales grupos de trilobites (simplificado) (basado en Fortey 1990 b y 2001).

provista de lóbulos laterales bien definidos, que pueden fusionarse formando lóbulos compuestos; campo preglabellar ausente; opistoparios; hipostoma coincidente; micro, iso o macropigios. Cámbrico Medio–Devónico (Figuras 19. 11, 13 E-F y 14 F-K).

Orden Asaphida

Protaspis (**asafoide**) muy globosa, planctónica; doblez ventral con sutura medial (por reducción y pérdida de la placa rostral); opistoparios; la mayoría isopigios o macropigios; hipostoma flotante en los más primitivos y coincidente o suspendido en el resto. Cámbrico Tardío–Silúrico (Figuras 19.11 y 13 A-D, K).

Orden Phacopida

Larva protaspis de tipo phacopoide, la cual tiene tres pares de espinas marginales prominentes. Cámbrico Tardío–Devónico.

Suborden Calymenina

La mayoría gonatoparios; ojos holocroales pequeños; glabela típicamente enangostada hacia delante, con 4 o 5 pares de lóbulos glabellares bien definidos que disminuyen de tamaño hacia delante; hipostoma generalmente coincidente. Cámbrico Tardío–Devónico (Figuras 19. 11 y 14 O).

Suborden Cheirurina

La mayoría proparios, con la superficie del exoesqueleto generalmente ornamentada con gránulos o tubérculos; ojos holocroales pequeños; glabela generalmente con surcos laterales bien definidos e hipostoma coincidente; tórax frecuentemente con pleuras espinosas; pigidio lobulado o espinoso. Cámbrico Tardío–Devónico (Figuras 19. 11 y 13 G, L).

Suborden Phacopina

Proparios; ojos esquizocroales; glabela expandida anteriormente; sin placa rostral; hipostoma coincidente o suspendido. Ordovícico–Devónico (Figuras 19. 11 y 14 L-N).

Orden Proetida

Glabela grande con el margen frontal redondeado; opistoparios; isopigios; pigidio usualmente con surcos pleurales profundos y el margen desprovisto de espinas; la mayoría con placa rostral angosta e hipostoma elongado, flotante (coincidente o suspendido en algunas formas derivadas). Protaspis (**proetoide**) caracterizada por su glabela fusiforme y el hipostoma sin espinas, flotante. Ordovícico–Pérmico Tardío (Figuras 19. 11 y 14 A-E).

PALEOECOLOGÍA

MODOS DE VIDA

Los trilobites ocuparon diversos nichos ecológicos y colonizaron todos los ambientes marinos, desde las cercanías de la costa hasta profundidades muy altas, por debajo de la zona fótica. En general se acepta que la mayoría de las formas adultas vivieron desplazándose sobre o cerca del fondo marino (bentónicos epifaunales libres; nectobentónicos). A su vez, numerosos taxones desarrollaron la capacidad de enterrarse parcial o totalmente en el sedimento (semiinfaunales/infaunales), mientras que otros nadaban activamente (nectónicos) o vivían suspendidos en la columna de agua (plancónicos). Muchos trilobites tenían la facultad de enrollarse para protegerse del ataque de predadores, o en respuesta a variaciones drásticas en las condiciones de temperatura, salinidad, oxígeno disuelto o turbulencia. Los ojos, las antenas ventrales, y los diversos órganos sensoriales de la superficie dorsal (tubérculos, nodos sensitivos, etc.) monitoreaban el ambiente y captaban los cambios fisicoquímicos que se producían en el medio.

Sin embargo, en muchos casos el modo de vida y los hábitos alimenticios de los trilobites no son fáciles de interpretar. Esto se debe a la ausencia de representantes actuales del grupo y, fundamentalmente, a la asombrosa variedad de tipos morfológicos descriptos.

Las hipótesis acerca de las estrategias de vida de los trilobites se formulan en base a sus similitudes con algunos artrópodos modernos (isópodos, cangrejos), y al análisis de la funcionalidad de ciertas estructuras del exoesqueleto. Dado que el exoesqueleto es una estructura compleja que responde a necesidades y funciones muy diversas del organismo, las inferencias que se realizan en base a su morfología resultan, en ciertos casos, ambiguas o contradictorias. Por ejemplo, las espinas genales, pleurales o pigidiales pueden representar dispositivos de soporte para evitar el hundimiento en sustratos fangosos, estructuras defensivas frente a los predadores, o bien elementos que habrían cumplido funciones hidrodinámicas en estrategias como la natación o la flotación. De igual modo, detalles de la ornamentación (líneas en terraza) han sido interpretados como dispositivos para la percepción sensorial, como elementos que contribuían en el proceso de cavado de madrigueras o el enrollamiento, o como ornamentos que facilitaban la mimetización con el ambiente en situaciones de peligro.

Por otro lado, las evidencias del registro geológico constituyen valiosas herramientas que permiten examinar o corroborar los hábitos de vida que se infieren en base a los rasgos anatómicos. En este sentido, la presencia recurrente de algunos trilobites en ciertos tipos de litofacies, sustratos, paleoambientes, o una distribución paleogeográfica particular aportan evidencia independiente sobre el comportamiento y los requerimientos ecológicos de cada grupo.

Un método muy utilizado para reconstruir la posición de vida más probable de algunos trilobites consiste en ubicar el céfalo en la que podría haber sido su posición natural y, de este modo, inferir las posibles orientaciones del tórax y el pigidio. En los trilobites con ojos bien desarrollados las superficies superior e inferior del campo visual se habrían orientado horizontalmente, permitiendo una visión óptima en ese plano (dejando solo una zona ciega frente a la glabella). En aquellos casos en que orientando el céfalo en la posición de máxima visión, el tórax y el pigidio quedan en un mismo plano horizontal con el céfalo, es posible que el hábito haya sido preferentemente epifaunal (Figura 19. 12 A). En cambio, si el tórax y el pigidio quedan inclinados formando un ángulo recto u obtuso con la horizontal, la actitud de vida más probable es semiinfaunal (Figura 19. 12 B).

Algunas características morfológicas del exoesqueleto deben ser consistentes con estos hábitos. Por ejemplo, los trilobites **epifaunales** poseen una morfología tipificada por un exoesqueleto aplanado dorso-ventralmente, el tórax presenta escasa longitud en relación a su ancho, y el doblez cefálico y pigidial es amplio y se ubica al mismo nivel que los extremos de las pleuras torácicas. Este tipo de morfología permitiría la distribución relativamente homogénea del peso del organismo, mientras que el amplio doblez ventral facilitaría la permanencia en sustratos blandos. Numerosas trazas fósiles (*Cruziana*, *Dimorphichnites*) documentan la marcha de trilobites sobre el sustrato, conservando las marcas de los extremos de los endopoditos y, en algunos casos, de las coxas y de las espinas genales. El desplazamiento del organismo se producía por un movimiento metacrónico de los apéndices, en ondas rítmicas que se generaban de atrás hacia adelante.

Algunos trilobites desarrollaron hábitos **semiinfaunales** o **infaunales**. Por ejemplo, *Stenopilus* (orden Ptychopariida) probablemente vivía con el tórax-pigidio en posición vertical, enterrado en un sustrato blando (Figura 19. 12 B). La conjunción de caracteres que sus-

tenta este tipo de hábito consiste en un exoesqueleto liso (con surcos dorsales muy tenues o ausentes) de forma tubular hacia atrás, sin irregularidades que representen obstrucciones para cavar, una región axial amplia, céfalo muy convexo, y un doblez cefálico ventral provisto de líneas en terraza bien desarrolladas. En posición de vida, el céfalo asomaba por encima de la superficie, con los ojos dispuestos horizontalmente sobre la superficie del sedimento. El alisamiento del exoesqueleto y la ausencia de tubérculos deben haber facilitado el enterramiento, mientras que las líneas en terraza habrían favorecido el anclaje en el fondo marino. Esta posición implica la construcción de pequeñas madrigueras, cavando hacia atrás en el sedimento con los apéndices posteriores.

Ocasionalmente, los trilobites con ojos pedunculados (algunos Lichida) también habrían tenido la capacidad de enterrarse. En estos casos, el organismo se disponía horizontalmente por debajo de la superficie, dejando solo los ojos por encima de la interfase agua-sedimento (Figura 19. 12 D). Algunos trilobites (por ejemplo *Neseuretus*) habrían tenido la capacidad de construir madrigueras en forma de U (tipo *Rusophycus*) que podrían habitar en los períodos de descanso (Figura 19. 12 C). En esta posición los extremos del área frontal y del pigidio se ubicaban directamente por debajo de la superficie agua/sedimento, mientras que los ojos pedunculados se proyectarían fuera del sustrato para observar el horizonte. Por debajo del organismo se extendía un canal que conectaba ambos extremos de la madriguera y favorecía la toma de oxígeno y sustancias alimenticias.

La tipología de los trilobites **nectónicos** difiere drásticamente de las descriptas arriba. En este caso los ojos exhiben un desarrollo excepcional, provistos de miles de lentes, y el tórax presenta un axis particularmente ancho, apodemas conspicuos, semianillos articulares sólidos y áreas pleurales reducidas con segmentos a modo de espinas (Figura 19. 12 E-F). Esta morfología revela la presencia de un campo visual muy amplio, músculos fuertes que habrían accionado apéndices nadadores poderosos, y una flexibilidad longitudinal considerable. El género *Pricyclopyge* presenta un par de nodos torácicos interpretados como posibles órganos luminiscentes (Figura 19. 12 F). Los grupos telephínidos (orden Proetida) (Figura 19. 12 E) y ciclopígidos (orden Asaphida) (Figura 19. 12 F) constituyen buenos ejemplos de formas nadadoras activas de hábito epi y mesopelágico respectivamente. Los primeros ocuparon la parte superior de la columna de

agua, mientras que los segundos vivieron a profundidades mayores, entre los 150 m y los 700 m. El registro geológico, y en particular la distribución paleogeográfica de estos trilobites confirma la estrategia de vida inferida en base a su morfología funcional. Dado que el principal control sobre la distribución de estos trilobites es la temperatura del agua (variable

según la latitud) y no las condiciones particulares del fondo marino, es común encontrarlos en ambientes y facies muy diferentes (desde relativamente someras a profundas) y en paleocontinentes que habrían estado ubicados en latitudes similares.

Otros trilobites de posible hábito nadador (*Selenopeltis*, *Jujuyaspis*) presentan un

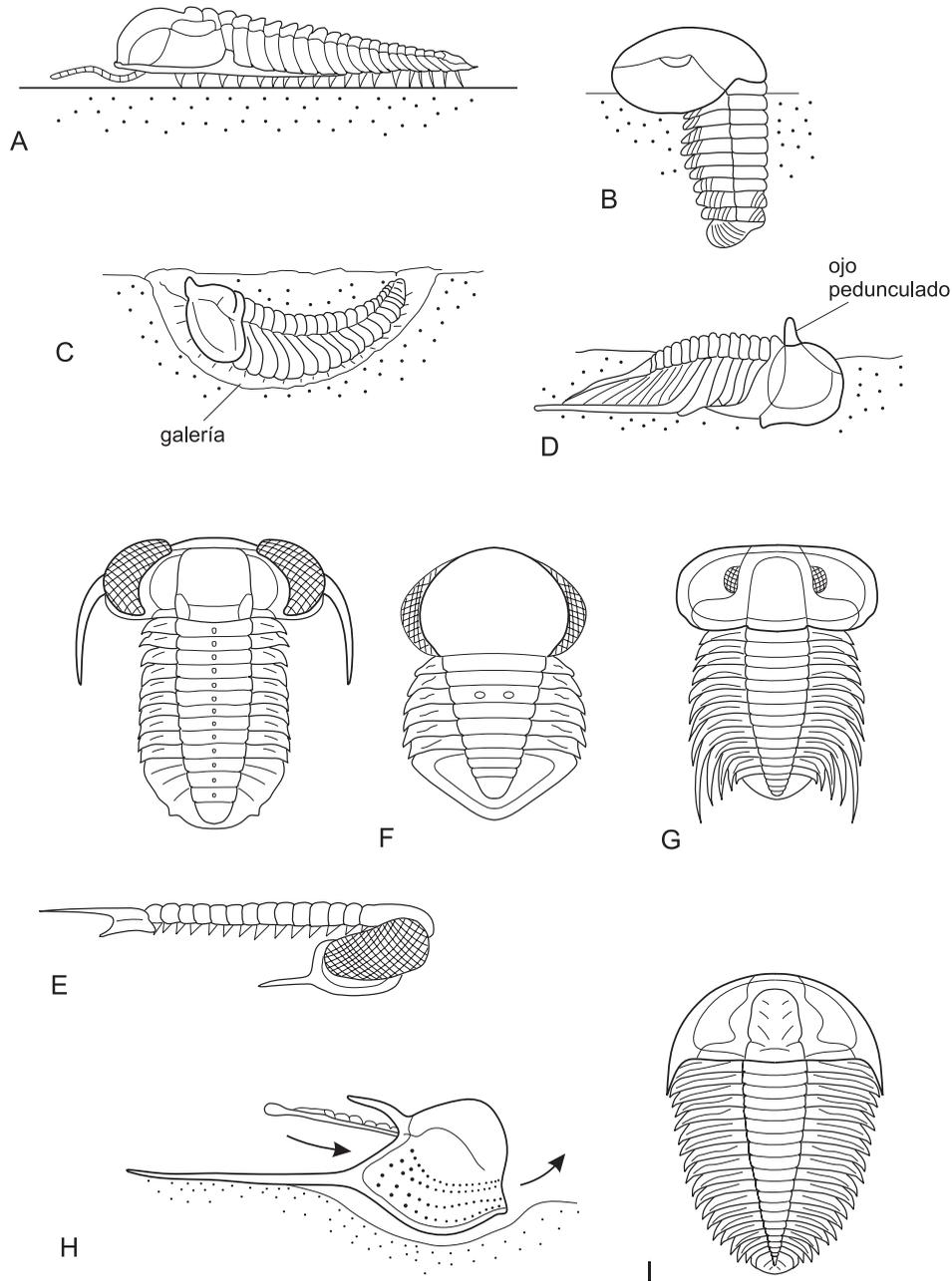


Figura 19. 12. Paleoecología. A. *Paradoxides*, trilobite epifaunal; B. *Stenopilus*, hábito semiifaunal; C. *Calymene*, hábito infaunal; D. *Cybeloides*, hábito infaunal; E. *Carolinites*, hábito nectónico, epipelágico; F. *Pryoclopyge*, hábito nectónico, mesopelágico; G. *Jujuyaspis*, hábito necto-bentónico; H. esquema de trilobite filtrador; I. trilobite olénido, adaptado a ambientes pobres en oxígeno (A-C. basados en Hammann, 1985; D. redibujado de Ingham, 1968; E y F. redibujado de Fortey, 1985).

exoesqueleto elongado, el lóbulo axial ancho, ojos moderadamente grandes, y espinas pleurales de buen desarrollo, orientadas hacia atrás (Figura 19. 12 G). La disposición de estas últimas podría haber facilitado la natación, aunque estos taxa habrían mantenido cierta relación con el fondo marino, adoptando un hábito **necto-bentónico**.

Finalmente, la paleoecología de algunos grupos resulta particularmente difícil de establecer. El modo de vida del orden Agnostida ha sido ampliamente discutido en la literatura. Sobre la base de distintos argumentos, se le han asignado hábitos muy diversos (pelágicos, epiplancónicos adheridos a algas, ectoparásitos, epibentónicos, infaunales) (Fortey, 1985). Este grupo alberga formas muy pequeñas, en su mayoría ciegas, con eficiente capacidad de enrollamiento. El grupo está mejor representado en ambientes profundos de plataforma externa y talud, preferentemente en rocas oscuras con alto contenido de carbono orgánico, y suele incluir especies de amplia distribución geográfica. Algunos autores postularon un hábito de vida pelágico para estos organismos, mientras que otros sostienen que habrían desarrollado la capacidad de nadar o flotar, parcialmente enrollados, en ámbitos próximos a un fondo marino rico en nutrientes, en condiciones de escaso oxígeno y baja presión de predación. Por su parte, otros autores sugieren que se habrían limitado a vivir en íntimo contacto con un sustrato de tales características (epibentónicos, ?infaunales). Los agnóstidos suelen ser mucho más diversos en niveles de carbonatos y lutitas oscuras, y esta dependencia de facies puede ser interpretada como evidencia a favor de un hábito bentónico o nectobentónico.

ALIMENTACIÓN

La determinación de los posibles hábitos alimenticios de los trilobites es problemática y, en general, se deduce a partir de la morfología y posible función de ciertas estructuras del exoesqueleto.

Tomando en cuenta la reconstrucción de las partes blandas del sistema alimenticio y de la configuración de la región cefálica (condición y morfología del hipostoma, relación doblez cefálico/hipostoma, diseño y convexidad de la glabella) es posible sugerir que los trilobites se procuraron alimento de diferente forma, ocupando distintos niveles de la pirámide alimenticia (predadores/carroñeros, sedimentívoros o filtradores).

Los **predadores/carroñeros** típicamente poseían coxas con espinas muy fuertes y un hipostoma rígidamente conectado con el doblez cefálico ventral lo que facilitaba la captura y procesamiento del alimento. Las presas (anélidos poliquetos) eran trituradas por el accionar de las coxas y empujadas hacia adelante, a lo largo de un canal ventral, hasta la boca, donde podían ser manipuladas contra el margen posterior del hipostoma. En muchos casos el hipostoma aumentaba su rigidez mediante el desarrollo de procesos alares anteriores muy robustos, o su fusión con el doblez ventral. Asimismo, el margen hipostomal posterior solía estar engrosado o provisto de espinas posteriores prominentes, lo que debió haber facilitado el maceramiento del alimento. Aquellos taxones con glabella muy inflada o muy expandida hacia adelante habrían tenido un estómago particularmente grande, capacitado para recibir presas de gran tamaño. La predación/carroñeo constituye un hábito primitivo que se documenta en los trilobites más antiguos con hipostoma coincidente (olenellinos, redlichinos, corynexóchidos), así como en numerosas formas poscámbricas con hipostoma coincidente o suspendido (líchidos, facópidos, numerosos asáfidos, algunos proétidos).

En contraste, los trilobites **sedimentívoros** poseían un hipostoma desconectado del doblez ventral (condición flotante). En este caso, el campo preglabellar suele tener un buen desarrollo, la glabella no se expande hacia adelante, y el hipostoma es de morfología simple. Estos organismos tomaban partículas delicadas de materia orgánica del sustrato o se alimentaban directamente de montículos algales, posiblemente ayudados por los extremos de las coxas. Dado que carecía de una articulación rígida con el doblez ventral, el hipostoma tenía mayor movilidad. Como resultado de la contracción de músculos dorso-ventrales, la parte posterior del hipostoma podía elevarse considerablemente, actuando como una bomba aspirante que enviaba partículas alimenticias al esófago. Este hábito alimentario fue desarrollado particularmente por el orden Ptychopariida en el Cámbrico-Ordovícico, y por la mayoría de los proétidos.

Finalmente, los trilobites **filtradores** eran formas muy especializadas provistas de un céfalo extremadamente convexo, el cual actuaba como una cámara destinada a filtrar alimento (Figura 19. 12 H). El hipostoma, de condición flotante, se dispone con su margen posterior muy elevado. El sedimento era llevado en suspensión hacia adelante, donde los apéndices cefálicos seleccionaban las partículas de mate-

ria orgánica antes de conducir las a la boca, la cual se ubicaba en los niveles superiores de la cámara. En hárpidos (orden Ptychopariida) y trinucleidos (orden Asaphida) las genas se extienden considerablemente hacia atrás, generando una cámara de grandes dimensiones. Estas familias poseían bordes cefálicos provistos de perforaciones muy particulares, que podrían haber servido para evacuar las corrientes exhalantes (Figura 19. 12 H). El hábito filtrador también se documenta en unos pocos ptychopariidos cámbricos, y probablemente en algunos asáfidos y proétidos.

ADAPTACIONES DEL EXOESQUELETO A DISTINTOS HÁBITATS

Diversos factores ambientales (energía, luz, oxígeno disuelto, predadores, etc.) probablemente fomentaron el desarrollo de determinados tipos morfológicos. En términos generales, los trilobites de ambientes neríticos de alta energía poseen el exoesqueleto relativamente grueso y, en varios casos, una ornamentación conspicua consistente en gránulos, tubérculos y espinas accesorias. Estas últimas, y la capacidad de enrollarse completamente, conferían una protección efectiva ante los numerosos predadores de la plataforma, en especial a partir del Ordovícico. Los gránulos y tubérculos habrían representado una protección extra contra nautiloideos y asteroideos, restándole eficacia al ataque de sus ventosas.

En contraste, los trilobites de aguas profundas solían tener una cutícula más delgada, desprovista de ornamentación fuerte. En estos ambientes la presión de los predadores era limitada o nula, pero resultaba necesario adaptarse a las particulares condiciones fisicoquímicas del medio. Muchos taxones presentan espinas genales o macropleuras torácicas de singular desarrollo, las cuales brindaban un sostén eficiente, evitando que el organismo se hundiera en el fango. Algunos ámbitos de plataforma externa y talud albergaron comunidades atelópticas (*atheloptic assemblages*) de trilobites bentónicos con ojos reducidos o ausentes, adaptados a vivir por debajo del nivel crítico de penetración de la luz. Por su parte, ciertas familias (Olenidae, orden Ptychopariida) son componentes típicos de facies de lutitas negras, depositadas en medios ricos en materia orgánica y muy pobres en oxígeno. Estos trilobites sedimentívoros poseían un exoesqueleto muy delgado, pleuras muy anchas y numerosos segmentos torácicos (Figura 19. 12 I). El escaso oxígeno disuelto en el agua

podía difundirse a través de la cutícula y además, era absorbido por las branquias, las cuales debieron ser grandes y numerosas.

BIOESTRATIGRAFÍA

Los trilobites habitaron el ambiente marino durante 300 m.a., y su historia a lo largo de tan extenso período es sumamente compleja. A continuación se pondrá énfasis en los hitos más importantes, determinados por rápidos cambios en la composición y abundancia de los diferentes grupos de trilobites debido al surgimiento de distintos clados, o bien a episodios de extinción. Dichos eventos mayores afectaron simultáneamente a otros grupos de organismos y corresponden a las conocidas «Explosión o Radiación Cámbrica», «Radiación Ordovícica», y las extinciones del límite Ordovícico-Silúrico, Devónico Medio y Pérmico Tardío.

La mayor abundancia y diversidad de los trilobites, a nivel de todas las categorías taxonómicas, tuvo lugar durante el Cámbrico y Ordovícico. Rocas del Cámbrico Temprano (Atdabaniano), ubicadas por encima de las que contienen elementos de la Fauna Tommotiana (*small shelly fauna*), incluyen a los primeros registros bien documentados de trilobites. Los Olenellina fueron los primeros en aparecer, seguidos algo más tarde por los Redlichiina y Agnostida, dominantes en el Cámbrico Temprano, junto con los Corynexochida y Ptychopariida (Figura 19. 11); posteriormente, este último taxón se hizo muy abundante en el Cámbrico Tardío.

En líneas generales, los grupos arriba mencionados fueron morfológicamente conservadores y mostraron una variabilidad relativamente escasa. Durante mucho tiempo se consideró sorprendente que, ya en el Atdabaniano, los trilobites aparecieran diferenciados, desde el punto de vista paleogeográfico, en dos grandes reinos: Olenellina (especialmente en Laurentia, Siberia y Báltica) y Redlichiina (Australia, China y Antártida), pero estudios recientes sugieren que los trilobites tuvieron una historia críptica, previa a su aparición en el registro fósil cámbrico. Esta historia oculta se remontaría al Neoproterozoico, debiéndose la diferenciación biogeográfica al resultado de un evento de vicarianza asociado al desmembramiento del supercontinente de Pannotia, hace 600-550 m.a.

Importantes grupos de trilobites dominantes durante el Cámbrico se extinguieron próximo al límite Cámbrico-Ordovícico y las cau-

sas de esta extinción son desconocidas. Algunos autores la atribuyen al descenso del nivel del mar a fines del Cámbrico, mientras que otros la vinculan a la radiación de los cefalópodos, predadores de los trilobites. Sin embargo, el acontecimiento que marca un verdadero hito en la historia evolutiva de los trilobites no es esta extinción, sino la aparición de numerosos grupos [Proetida, Cheirurina, Cyclopygoidea y Trinucleoidea (Asaphida), Phacopina, etc.] en el intervalo Cámbrico Tardío-Ordovícico Temprano. Dichos grupos exhiben una significativa diversidad morfológica y fueron muy exitosos; asombrosamente versátiles, comenzaron a explotar nuevos ambientes, como los arrecifes, o a diversificarse en otros, como el pelágico.

El Ordovícico fue un período particular en el cual se produjeron profundos cambios en los ecosistemas marinos, entre ellos el reemplazo de la **Fauna Evolutiva Cámbrica** (dominada por trilobites y braquiópodos inarticulados) por la **Fauna Evolutiva Paleozoica** (dominada por braquiópodos, pelmatozoos, y briozoos). Hasta hace pocos años se consideraba que la declinación de los trilobites había comenzado en forma contemporánea con la radiación de la Fauna Evolutiva Paleozoica (Radiación Ordovícica) (Sepkoski y Sheehan, 1983). Sin embargo, estudios recientes han demostrado que los trilobites también fueron activos participantes en la radiación Ordovícica (Adrain *et al.*, 1998). Sobre la base del registro de familias y géneros, Adrain *et al.* (1998) reconocieron dos grandes asociaciones: la **Fauna Ibexiana** y la **Fauna Whiterockiana**. La primera estaba integrada por taxones particularmente abundantes durante esta época (Ibexiano, la más temprana definida para el Ordovícico norteamericano y correspondiente al intervalo Tremadociano-Arenigiano medio de las series británicas). A partir del Ordovícico Medio, esta fauna sufrió una severa reducción, dando lugar a la Fauna Whiterockiana, que experimentó una rápida diversificación durante el Ordovícico Medio, con valores particularmente elevados en el Ordovícico Tardío [Ilaenina (Corynexochida), Trinucleina (Asaphida), Phacopida, etc.].

La extinción del Ordovícico Tardío alto fue una de las más importantes en la historia de la biósfera y afectó profundamente a los trilobites. Ningún representante de la Fauna Ibexiana sobrevivió a este evento, mientras que el 75% de las familias de la Fauna Whiterockiana persistió hasta el Silúrico. Al analizar en detalle las familias de trilobites que se extinguieron en el límite Ordovícico-Silúrico, se advierte que

fueron eliminados principalmente los grupos que habitaban regiones de aguas profundas (olénidos, agnóstidos), los de hábitos de vida pelágica, o bien los que poseían larva pelágica (asafoide o no semejante a adultos), lo que indujo a algunos autores a considerar que los trilobites que poseían este tipo de larva fueron particularmente vulnerables a la extinción.

La composición de la fauna de trilobites permaneció relativamente estable durante el Silúrico y hasta el Devónico Medio (Givetiano), dominando los Phacopina, Cheirurina y Calymenina. Una serie de drásticas extinciones afectaron a los trilobites durante el Devónico Medio y Tardío, relacionadas con cambios en el nivel del mar. La extinción más drástica tuvo lugar a comienzos del Devónico Tardío (Frasniano) cuando, a partir de cambios eustáticos que generaron condiciones deficitarias en oxígeno, desaparecieron 4 órdenes completos (Corynexochida, Lichida, Phacopida, Ptychopariida), sobreviviendo solo 5 familias de Proetida.

Durante el Carbonífero-Pérmico los trilobites sufrieron otra drástica reducción ambiental. Los pocos grupos presentes en estos períodos (orden Proetida) estaban restringidos a ambientes de plataforma somera. La marcada regresión marina a fines del Pérmico destruyó gran parte de estos hábitats y solo 2 géneros subsistieron hasta el Pérmico Tardío alto, antes de la gran extinción permo-triásica.

PALEOBIOGEOGRAFÍA

Desde los albores del estudio de los trilobites se ha observado que algunos grupos son característicos de determinadas regiones geográficas. El gradiente climático, la batimetría, las corrientes marinas, la ecología de las larvas y la distribución de los mares y continentes han influido en la dispersión de los trilobites, dando por resultado, para algunos períodos, un marcado provincialismo. Las áreas de plataforma continental y los mares internos son más sensibles a producir casos de endemismo y, por lo tanto, una guía muy importante para la reconstrucción de las geografías del pasado.

Ya en el Cámbrico Temprano pueden diferenciarse dos reinos: 1) el de los Olenélidos, fundamentalmente en Laurentia (gran parte de lo que hoy es América del Norte) y 2) el reino de los Redlíchidos (especialmente en China y Australia); por su parte, existen algunas regiones con faunas mixtas (Siberia, Escandinavia y norte de África) que, sin embargo, también pre-

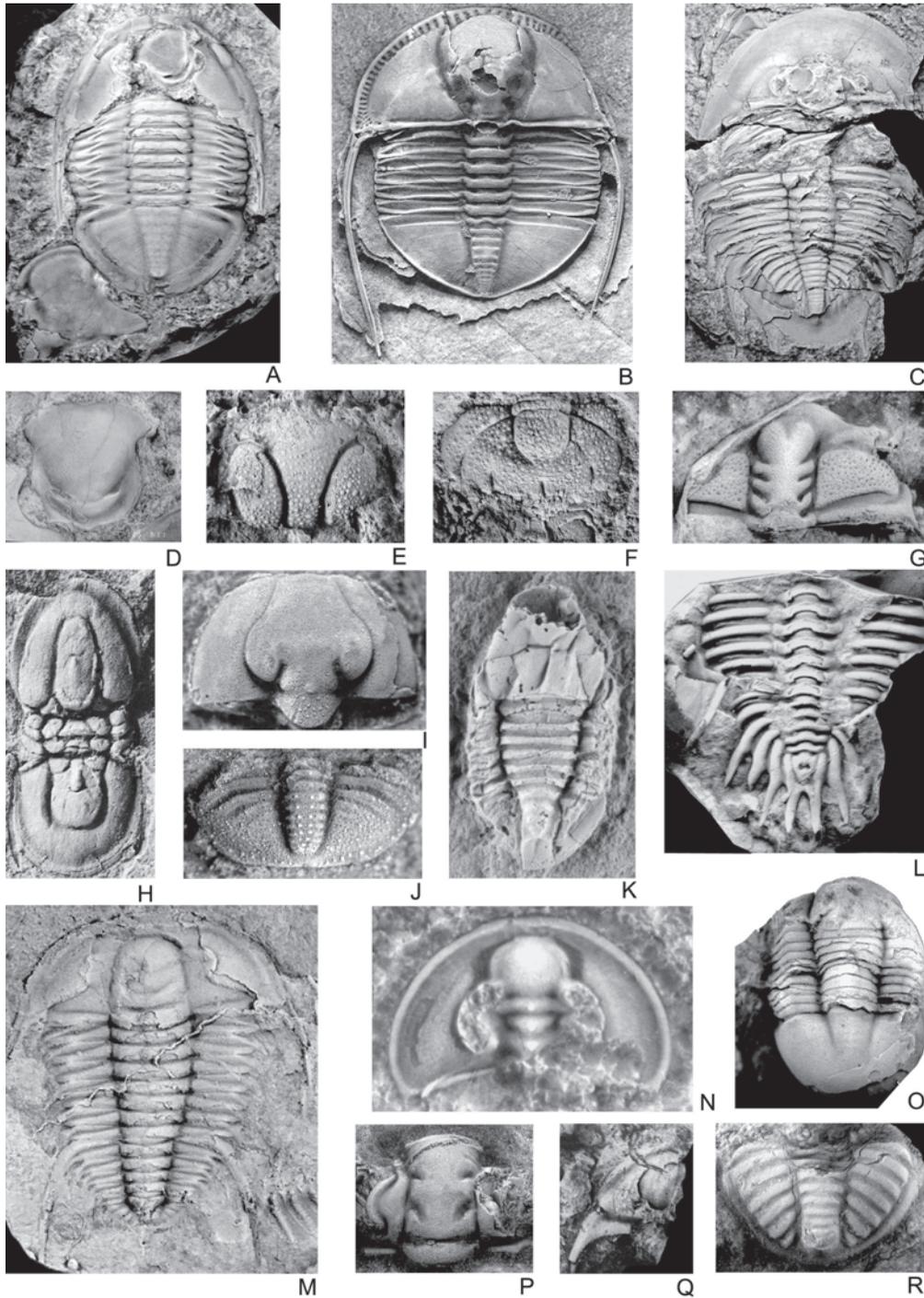


Figura 19.13. Trilobites de América del Sur. A, D. *Merlinia megacantha*, A. ejemplar completo con cranidio desplazado; D. hipostoma, Ordovícico, Sierra de Famatina (orden Asaphida); B. *Incaia deormacheai*, Ordovícico, Precordillera argentina (orden Asaphida); C. *Hungioides intermedia*, Ordovícico, Sierra de Famatina (orden Asaphida); E, F. *Amphilichas guandacolensis*, E. cranidio, F. pigidio, Ordovícico, Precordillera argentina (orden Lichida); G, L. *Pliomeridius* sp. G. cranidio, L. toracopigidio, Ordovícico, Sierra de Famatina (orden Phacopida, suborden Cheirurina); H. *Geragnostus (Geragnostus) nesossi*, Ordovícico, noroeste argentino (orden Agnostida, suborden Agnostina); I, J. *Kweichowilla piojensis*, I. cranidio, J. pigidio, Ordovícico, Precordillera argentina (orden Ptychopariida); K. *Degamella famatinensis*, Ordovícico, Sierra de Famatina (orden Asaphida); M. *Parabolina (Neoparabolina) frequens argentina*, Cámbrico, noroeste argentino (orden Ptychopariida); N. *Arcuolenellus megafrontalis*, Cámbrico, Precordillera argentina (orden Redlichiida, suborden Olenellina); O. *Iliaenus* sp., Ordovícico, Precordillera argentina (orden Corynexochida); P, Q, R. *Annamitella tellecheai*, P. cranidio, Q. librígena, R. pigidio, Ordovícico, Precordillera argentina (orden Corynexochida).

sentan cierto grado de endemismo, con taxones muy característicos. Es interesante señalar que las diferencias biogeográficas entre los dos reinos mencionados se dan a nivel de subórdenes y superfamilias, las cuales son endémicas. Si bien durante el Cámbrico Medio y Tardío las faunas también estaban diferenciadas paleogeográficamente, en este caso el endemismo solo se verifica a nivel de familias y géneros. En Argentina se documenta una variada fauna de trilobites cámbricos en la Precordillera (parte de La Rioja, San Juan y Mendoza), caracterizada por numerosos géneros de agnóstidos, olenélidos, corynexóchidos y ptychopáriidos de afinidades laurénticas. En el Sistema de Famatina (La Rioja) y noroeste de Argentina (Salta y Jujuy) solo se ha documentado una rica fauna de trilobites en la parte más alta del Cámbrico Superior.

Durante el Ordovícico Temprano se produjo una gran dispersión continental, dando por resultado un fuerte provincialismo. Los paleocontinentes de Laurentia y Siberia, que ocupaban una posición ecuatorial, se caracterizaron por la presencia de trilobites de la familia Bathyruidae (Proetida) (Whittington, 1963). El bloque de Báltica (Escandinavia) se encontraba aislado en latitudes medias, lo que dio origen a faunas endémicas de asáfidos. Por su parte, Gondwana era un supercontinente que se extendía desde el polo norte, ubicado en el norte de África, hasta las regiones ecuatoriales de Australia y China. Las áreas tropicales del Gondwana (sur de China, Australia) fueron colonizadas por asáfidos endémicos (*Lycophron*, *Asaphopsis*, *Hungioides*, *Dactylocephalus*), corinexóchidos (*Annamitella*), cheirurinos (*Pliomerina*) y facopinos (*Prosopiscus*), mientras que el Gondwana de altas latitudes (sur y centro de Europa, norte de África) estaba dominado por géneros locales de facopinos y calymeninos (*Ormathops*, *Zeliskella*, *Neseuretus* y *Calymenella*).

En la región andina de Argentina se reconocen tres cuencas ordovícicas: 1) Noroeste argentino (Salta y Jujuy), extendida hasta Bolivia y el sur de Perú; 2) Famatina (La Rioja y parte de Catamarca) y 3) Precordillera (parte de La Rioja, San Juan y Mendoza), en las que se registran todos los órdenes de trilobites ordovícicos. Entre estas cuencas se observa un interesante contraste biogeográfico. Mientras que la del Noroeste documenta una mayor afinidad con las faunas del Gondwana frío, y la presencia de *Neseuretus* como elemento característico, en Famatina encontramos una mezcla de géneros del Gondwana cálido (*Annamitella*, *Hungioides*, *Pliomerina*) y del Gond-

wana frío (*Neseuretus*). A su vez, la Precordillera experimenta un importante cambio biogeográfico a través del Paleozoico Temprano, que se analiza con detalle más abajo (ver Precordillera).

Durante la glaciación hirnantiana, a fines del Ordovícico, el provincialismo a nivel mundial desaparece casi por completo y el género *Mucronaspis* (Phacopina) es un elemento de amplia distribución geográfica. Durante el Silúrico Temprano tampoco se distinguen provincias biogeográficas, pero en el Silúrico Tardío en América del Sur comienza a diferenciarse una fauna particular, de baja diversidad, caracterizada por homalonótidos (*Calymenina*) y la aparición de los primeros trilobites calmónidos (Phacopina). Para el Devónico se reconocen tres provincias: Viejo Mundo, Apalachiana y Malvinocáfrica. La provincia del Viejo Mundo abarca Europa, norte de África, Asia, Australia y el Ártico canadiense, y contiene especies de proétidos, facópidos y scutillaenidos (*Corynexochida*) de amplia distribución. La provincia Apalachiana ocupa el este de América del Norte y se extiende hasta el norte de América del Sur en Colombia y Venezuela. Si bien están representadas las mismas familias que en la provincia del Viejo Mundo, en los Apalaches encontramos un conjunto de géneros propios. Finalmente, la provincia Malvinocáfrica es la más distintiva del Devónico y se caracteriza por la dominancia de los trilobites calmónidos (Phacopina). Durante el Devónico gran parte de América del Sur estaba inundada por un mar epéirico y ocupaba una posición circumpolar; numerosas cuencas se desarrollaron en su geografía (Amazonas, Parnaíba, Paraná, Andes, Precordillera, Malvinas, entre otras), incluyendo además el sur de África y parte de Antártida. Si bien se encuentran representantes de las familias Proetidae, Phacopidae, Dalmanitidae (Phacopina), Homalonotidae (*Calymenina*) y Lichidae entre otros, los trilobites más característicos de la provincia Malvinocáfrica pertenecen a la familia Calmonidae. Este taxón experimentó una de las más espectaculares radiaciones adaptativas que se conocen en el registro fósil. Se han descrito más de 100 especies incluidas en 45 géneros, todos endémicos. En Argentina se describieron numerosas especies de la Precordillera de San Juan y algunas del noroeste argentino.

En el Carbonífero y Pérmico se observan algunos contrastes en la distribución de los géneros de trilobites proétidos. Por ejemplo, *Anisopyge* caracteriza el Pérmico del oeste de América del Norte, mientras que *Pseudophillipsia*

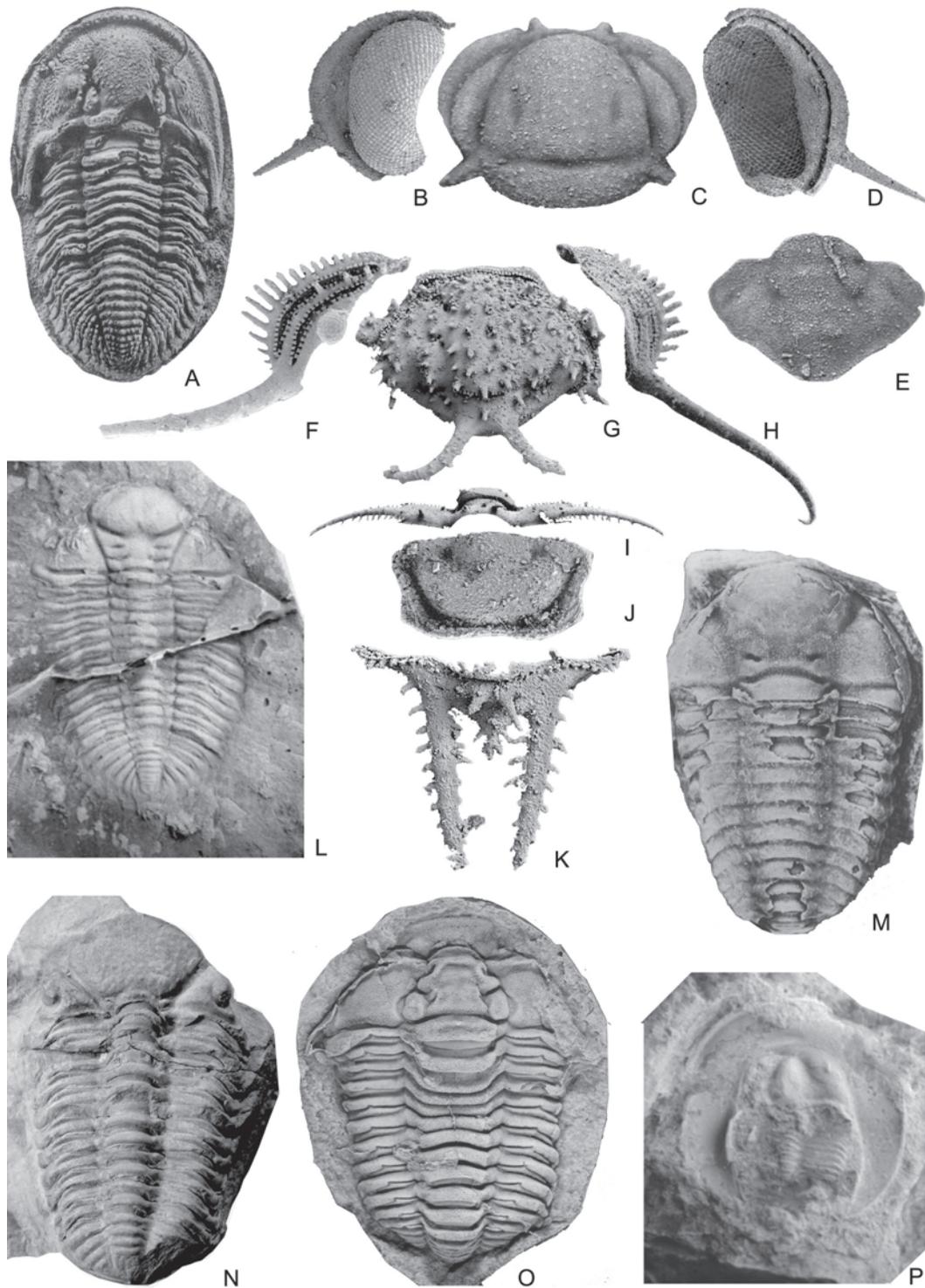


Figura 19.14. Trilobites de América del Sur. A. *Australosutura gardneri*, Carbonífero, cuenca Tepuel-Genoa (orden Proetida); B, C, D, E. *Telephina calandria*, B, D. librigenas, C. cranidio, E. pigidio (orden Proetida); F, G, H, I, J, K. *Ceratocara argentina*, F, H. librigenas, G. cranidio, I. segmento torácico, J. hipostoma, K. pigidio, Ordovícico, Precordillera argentina (orden Lichida); L. *Metacryphaeus* sp., Devónico, Bolivia (orden Phacopida, suborden Phacopina); M. *Tormesiscus gloriae*, Devónico, Precordillera argentina (orden Phacopida, suborden Phacopina); N. *Paciphacops argentinus*, Silúrico, Precordillera argentina (orden Phacopida, suborden Phacopina); O. *Flexicalymene? vaccarii*, Silúrico, noroeste argentino (orden Phacopida, suborden Calymenina); P. *Scotoharpes* sp., Ordovícico, Precordillera argentina (orden Ptychopariida).

es un registro característico del Paleotethys. En Argentina, se conoce el género *Australosutura* de la cuenca Tepuel-Genoa, en el oeste de la provincia del Chubut.

EL CASO PRECORDILLERA

El creciente interés en las reconstrucciones geográficas del Paleozoico aplicando la tectónica de placas ha dado un nuevo impulso al análisis paleobiogeográfico. En América del Sur ha sido clave para el reconocimiento de terrenos exóticos del Paleozoico y su evolución. El ejemplo más sobresaliente lo constituye el estudio basado en los cambios faunísticos documentados en la Precordillera argentina durante el transcurso del Paleozoico Temprano.

En el Cámbrico Inferior de la Precordillera se ha reconocido la presencia de los géneros *Olenellus*, *Fremontella* y *Arcuolenellus*, los cuales son los únicos miembros de la Familia Olenellidae con registros fuera de lo que se reconoce habitualmente como Laurentia (gran parte de América del Norte, Groenlandia, Spitsbergen, norte de Irlanda y noroeste de Escocia). Durante el Cámbrico Medio y Tardío las faunas de la plataforma carbonática de Precordillera mantuvieron la misma identidad biogeográfica con Laurentia, llegando a compartir varias especies con esa región. Esta afinidad se extiende incluso hasta el Ordovícico Temprano, con la presencia en Precordillera de algunos bathyúridos (Proetida: *Peltabellia* y *Uromystrum*), aunque aquí ya se observa una mezcla con ciertos elementos propios del Gondwana cálido (*Annamitella*, *Pliomerina* y *Prosopiscus*). En el Ordovícico Tardío se reconoce un fuerte endemismo en los trilobites de la familia Trinucleidae (Asaphida: *Guandacolithus*, *Hunickenolithus*, *Bancroftolithus*, etc.), con la persistencia de algunos géneros laurénticos (*Ceratocara*) y gondwánicos cálidos (*Pliomerina*). A fines del Ordovícico, durante la glaciación hirnantiana, luego de la profunda crisis que sufren los trilobites en esta época, la Precordillera solo contiene géneros de amplia distribución geográfica (*Mucronaspis* y *Eohomalonotus*).

Esta historia biogeográfica tan particular ha permitido postular a Precordillera como un terreno exótico que se desprendió de Laurentia durante el Cámbrico, alejándose paulatinamente hasta su colisión con el Gondwana en el Ordovícico.

EVOLUCIÓN

La historia evolutiva de los trilobites no está completamente elucidada, ya que aún persisten dudas o falta información sobre aspectos relacionados con los posibles ancestros del grupo, el origen de algunos órdenes y las afinidades de numerosas familias. La Figura 19. 11 resume, de manera simplificada, las relaciones filogenéticas de los principales grupos de trilobites. Sobre dicho esquema, a continuación se señalan algunos aspectos de singular valor evolutivo.

Entre las formas de cuerpo blando que caracterizan a la Fauna de Ediacara, de edad precámbrica tardía, se conocen ejemplares segmentados, trilobulados, que podrían representar artrópodos con exoesqueleto no calcificado, posiblemente emparentados con la línea ancestral de los trilobites. La morfología más primitiva de la clase Trilobita está tipificada por el suborden Olenellina. Entre los caracteres de este plan básico se destacan el caparazón aplanado dorso-ventralmente, aristas oculares y lóbulos palpebrales conspicuos, un hipostoma coincidente, espinas genales bien definidas, numerosos segmentos torácicos desprovistos de fulcros, y un pigidio muy pequeño. Los Redlichiina podrían haber derivado de los olenellinos (Figura 19. 11) por adquisición de suturas dorsales, el desarrollo de mecanismos más eficientes de articulación torácica (fulcros) y un estadio protaspis calcificado.

El orden Agnostida, de tamaño reducido y solo dos o tres segmentos torácicos, pudo haberse originado de trilobites plurisegmentados mediante la retención de caracteres juveniles en el adulto (pedomorfosis). Los eodiscosinos más antiguos comparten varios caracteres con los redlichoideos, por lo que habrían derivado de estos últimos. De manera similar, el orden Corynexochida se habría originado por pedomorfosis en el Cámbrico Temprano, ya que su glabela es muy similar a la exhibida por los estadios protáspidos y meráspidos tempranos de algunos redlichinos.

Igualmente, los Ptychopariida posiblemente evolucionaron de los Redlichiida en el Cámbrico Temprano. Los ptychopariidos revisten especial importancia filogenética, ya que habrían dado origen a grandes grupos (Asaphida, Proetida) que se diversificaron notablemente en el Ordovícico, motivando a nuevas morfologías y explorando novedosos hábitos de vida.

Los Phacopida habrían derivado de un ancestro con hipostoma flotante. Los más primitivos de este orden son los calymeninos,

cuya morfología es similar, en algunos aspectos, a la de los ptychoparioideos.

A lo largo de su historia, y en particular a partir del Ordovícico Medio, los trilobites experimentaron escasos cambios evolutivos de magnitud. Entre las innovaciones mejor docu-

mentadas, se cuentan la aparición de nuevos tipos de ojos, la adopción de mecanismos de enrollamiento y articulación cada vez más sofisticados, la reducción de la placa rostral y el incremento en el tamaño del pigido (de micropigios a isopigios).

BIBLIOGRAFÍA

- Adrain, J.M., Fortey, R.A. y Westrop, S.R. 1998. Post-Cambrian trilobite diversity and evolutionary faunas. *Science* 280: 1922-1925.
- Benedetto J.L. (ed.) 2003. *Ordovician fossils of Argentina*. Secretaría de Ciencia y Tecnología, Universidad Nacional de Córdoba. 665 pp.
- Bergstrom, J. 1973. Organization, life, and systematics of trilobites. *Fossils and Strata* 2: 1-69.
- Briggs D.E.G. y Fortey, R.A. 1989. The early radiation and relationships of the major arthropod groups. *Science* 246: 241-243.
- Bruton, D.R. y Haas, W. 1997. Functional morphology of Phacopinae (Trilobita) and the mechanisms of enrollment. *Palaeontographica Abteilungen A* 245: 1-43.
- Bruton, D.L. y Haas, W. 2003. Making *Phacops* alive. *Special Papers in Palaeontology* 70: 331-347.
- Camacho, H.H. 1979. *Invertebrados fósiles*. Eudeba. 707 pp.
- Chatterton, B.D.E. y Campbell, M. 1993. Enrolling in trilobites: a review and some new characters. *Memoirs of the Australasian Association of Palaeontologists* 15: 103-123.
- Cisné, S. 1975. Anatomy of *Triarthrus* and the relationships of the trilobites. *Fossils and Strata* 4: 45-64.
- Clarkson, E. N. K. 1979. The visual system of trilobites. *Palaeontology* 22 (1): 1-22.
- Clarkson, E.N.K. 1998. *Invertebrate Paleontology and Evolution*. Blackwell Science, Fourth edition. 452 pp.
- Clarkson, E.N.K., Ahlgren, J. y Taylor, C.M. 2003. Structure, ontogeny, and moulting of the olenid trilobite *Ctenopyge (Eoctenopyge) angusta* Westergard, 1922 from the Upper Cambrian of Västergötland, Sweden. *Palaeontology* 46 (1): 1-27.
- Cocks, L.R.M. y Fortey, R.A. 1990. Biogeography of Ordovician and Silurian faunas. En: W. S. McKerrow y C. R. Scotese (eds.), *Palaeozoic Palaeogeography and Biogeography*. *Geological Society Memoir* 12: 97-104.
- Dalingwater, J.E. 1973. Trilobite cuticle microstructure and composition. *Palaeontology* 16: 827-839.
- Enay, R. 1990. *Palaeontology of Invertebrates*. Springer-Verlag.
- Fordyce, D. y Cronin, T.W. 1989. A comparison of the fossilised compound eyes of the phacopid trilobites with the eyes of modern marine arthropods. *Journal of Crustacean Biology* 9: 554-569.
- Fortey, R.A. 1985. Pelagic trilobites as an example of deducing the life habits of extinct arthropods. *Transactions of the Royal Society of Edinburgh* 76: 219-230.
- Fortey, R.A. 1990 a. Ontogeny, hypostome attachment and trilobite classification. *Palaeontology* 33 (3): 529-576.
- Fortey, R.A. 1990 b. Trilobite evolution and systematics. En: *Arthropod paleobiology*. Short Courses in Paleontology 3, A Publication of the Paleontological Society.
- Fortey, R.A. 2001. Trilobite systematics: The last 75 years. *Journal of Paleontology* 75 (6): 1141-1151.
- Fortey, R.A. y Owens, R.M. 1999. Feeding habits in trilobites. *Palaeontology* 42 (3): 429-465.
- Hammann, W. 1985. Life habit and enrollment in Calymenacea (Trilobita) and their significance for classification. *Transactions of the Royal Society of Edinburgh* 76: 307-318.
- Harrington, H.J. y Leanza, A.F. 1957. *Ordovician trilobites of Argentina*. Department of Geology, University of Kansas Special Publication 1. pp. 1-276.
- Henningsmoen, G. 1957. The trilobite family Olenidae, with description of Norwegian material and remarks on the Olenid and Tremadocian Series. *Skrifter Utgitt av det Norske Videnskaps-Akademi i Oslo I Matematisk-Naturvidenskapelig Klasse* 1957 (1): 303 pp.
- Henningsmoen, G. 1975. Moulting in trilobites. *Fossils and Strata* 4: 179-200.
- Henry, J.L. 1985. New information on the coaptative devices in the Ordovician trilobites *Phacoparia* and *Crozonaspis*, and its significance for their classification and phylogeny. *Transactions of the Royal Society of Edinburgh* 76: 319-324.
- Ingham, J.K., 1968. British and Swedish Ordovician species of *Cybeloides*. *Scottish Journal of Geology* 4: 300-316.
- Jensen, S. 1990. Predation by Early Cambrian trilobites on infaunal worms – Evidence from the Swedish Mickwitzia Sandstone. *Lethaia* 23: 29-42.
- Kaesler, R.L. (ed.), 1997. *Treatise on invertebrate paleontology, part O, Arthropoda 1*. (revised). Geological Society of America, Boulder, and University of Kansas Press, Lawrence. 530 pp.
- Levi-Setti, R. 1993. *Trilobites: a Photographic Atlas*. Segunda edición, University of Chicago Press, Chicago.
- McNamara K.J. y Rudkin, D. 1984. Techniques of Trilobite exuviation. *Lethaia* 17: 153-173.
- Moore, R.C. (ed.), 1959. *Treatise on invertebrate paleontology, part O, Arthropoda 1*. Geological Society of America and University of Kansas Press, Lawrence.
- Müller, K. y Walossek, D. 1987. Morphology, ontogeny, and life habit of *Agnostus pisiformis* from the Upper Cambrian of Sweden. *Fossils and Strata* 19: 1-124.
- Pribyl, A. y Vanek, J. 1980. Ordovician trilobites of Bolivia. *Cesk. Akad. Ved. Roapr.* 90 (2): 1-90.

- Robison, R.A. 1972. Mode of life of agnostid trilobites. *International Geological Congress, Sess. 24*, 7: 33-40.
- Robison, R.A. y Kaesler, R.L. 1987. Phylum Arthropoda. En: Boardman *et al.* (eds.), *Fossil Invertebrates*. Blackwell Scientific Publications.
- Seilacher, A. 1985. Trilobite paleobiology and substrate relationships. *Transactions of the Royal Society of Edinburgh* 76: 231-237.
- Sepkosky, J.J. y Sheehan, P. 1983. Diversification, faunal change, and community replacement during the Ordovician radiations. En: M. J. S. Tevesz y P. L. McCall (eds.), *Biotic interactions in recent and fossil benthic communities*. Plenum Press, New York. pp. 673-717.
- Shergold, J.H. 1988. Review of trilobite biofacies distributions at the Cambrian-Ordovician boundary. *Geological Magazine* 125: 363-380.
- Speyer, S.E. y Chatterton, B.D.E. 1989. Trilobite larvae and larval ecology. *Historical Biology* 3: 27-60.
- Whittington, H.B. 1963. Middle Ordovician trilobites from Lower Head, western Newfoundland. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology* 129 (1): 1-118.
- Whittington, H.B. 1988. Hypostomes and ventral cephalic sutures in Cambrian trilobites. *Palaeontology* 31 (3): 577-609.
- Whittington, H.B. 1992. *Trilobites. Fossils Illustrated: 2*. Boydell Press, Woodbridge.
- Wills, M.A., Briggs, D.E.G., Fortey, R.A., Wilkinson, M. y Sneath, P.H.A. 1998. An arthropod phylogeny based on fossil and recent taxa. En: G. D. Edgecombe (ed.), *Arthropod fossils and phylogeny*. Columbia University Press, New York. pp. 33-105.
- Wilmot, N.V. 1990. Biomechanics of trilobite exoskeletons. *Palaeontology* 33 (4): 749-768.