

LOS TRILOBITES

Margarito Mora Nuñez
Depto. de Botánica y Zoología, CUCBA, U. de G.

RESUMEN

Los trilobites son artrópodos fósiles muy comunes en el registro geológico del Paleozoico. Junto con los trilobitoideos, forman el Supphylum Trilobitomorpha. Sus caracteres morfológicos son muy particulares y difieren de los demás articulados. La ontogenia nos es conocida debido a que se conservan exhubias de cada etapa de desarrollo. Sobre su biología y biogeografía sólo se tienen especulaciones debido a la mala conservación de muchas de sus partes y a lo discontinuo del registro fósil. La evolución del grupo manifiesta ciertas tendencias de como la disminución del número de segmentos y el desarrollo de mecanismos de defensa.

Los trilobites son los artrópodos más antiguos que se conocen, y son un grupo extinto en su totalidad. Son interpretados como artrópodos debido a que poseían un cuerpo segmentado con exoesqueleto quitinoso y pares de apéndices articulados. Se caracterizan por tener el cuerpo dividido longitudinalmente en tres partes, una axial y dos laterales, y por la agrupación transversal de los segmentos en tres regiones, el cefalón, el soma y el pigidio, así como por sus apéndices birrámeos.

Los trilobites, en conjunto, son fósiles característicos del Paleozoico, que por esta razón se ha llamado "Era de los Trilobites". Son especialmente abundantes en el Cámbrico y en el Ordovícico, épocas en las que se suelen utilizar como fósiles característicos de fondos marinos. A partir del Devónico, pierden importancia como fósiles representativos, y ya en el Carbonífero son muy escasos, extinguiéndose en el Pérmico medio.

La interpretación de las partes del cuerpo y el comportamiento de los trilobites está basada en el estudio de los artrópodos modernos, como los crustáceos. Los trilobites parece que fueron exclusivamente marinos, viviendo la mayor

parte en aguas superficiales. Por regla general son animales pequeños, que miden aproximadamente de 5 a 8 centímetros de longitud, con tamaño máximo de 75 centímetros y mínimo de 5 milímetros.

En la actualidad se conocen más de 1,500 géneros y varios miles de especies, de las que muchas, especialmente las del Cámbrico, presentan un gran valor estratigráfico. En la taxonomía moderna, este grupo se incluye dentro del Subphylum Trilobitomorpha (Phylum Artropoda), en la clase Trilobita. Junto con esta clase, dentro del mismo subphylum, se encuentra la clase Trilobitoidea, que incluye a un conjunto de organismos parecidos a los trilobites, pero poco emparentados con estos de acuerdo a estudios recientes. En este trabajo sólo se mencionan a los trilobites.

Para la elaboración de este escrito se tomaron en cuenta los trabajos de Barnes (1989), Black (1976), Clarkson (1986) y Meléndez (1982).

MORFOLOGÍA EXTERNA

El grupo de los trilobites está caracterizado por un gran conservadurismo morfológico en su evolución; y, sin embargo, presenta también una gran plasticidad evolutiva dentro de los límites de su modelo fundamental de organización. La morfología de los primeros trilobites no difiere en gran medida de la de los últimos, y muchos de sus caracteres morfológicos pueden relacionarse directamente con la función biológica que desempeñaban.

Los trilobites presentan caracteres propios que los diferencian de los demás artrópodos. Su cuerpo estaba dividido en tres regiones bien diferenciadas: el cefalón o escudo cefálico, que incluye varios segmentos fusionados cubiertos por una sola placa, el tórax o soma, que se constituye por un número variable de segmentos unidos cada uno al anterior en forma de serie, y por último el pigidio, cuyos segmentos también se encuentran fusionados y cubiertos por una sola placa. (Fig. 1).

El exoesqueleto encerraba y sustentaba el cuerpo blando, proporcionando una superficie firme de inserción para los músculos y evitando la desecación. Estaba formado por quitina endurecida por impregnación de sales calcáreas. Existe la evidencia de que los trilobites tenían mudas periódicas, de modo que a lo largo de su vida cada uno podía haber desechado muchos exoesqueletos, cada uno de los cuales era un fósil en potencia.

Generalmente se conserva el exoesqueleto que cubría el lado dorsal y una zona de la parte ventral del cuerpo. La mayor parte de la región ventral parece haber estado cubierta por una membrana tenue, y los apéndices, que raramente se conservan, por quitina blanda.

El exoesqueleto dorsal es de forma aplanada o ligeramente convexa, con los extremos doblados sobre el lado ventral, formando un borde o canto, el REBORDE. Está surcado longitudinalmente por dos surcos axiales, que delimitan una región central arqueada, el **raquis**, entre dos regiones laterales, las **pleuras**. Esta particular disposición del cuerpo en tres lóbulos longitudinales es la que le confiere el nombre al grupo "trilobites", que quiere decir "trilobulado".

El cefalón tiene forma semicircular, con la parte media abultada constituyendo la **glabella**, y las zonas laterales deprimidas denominadas **mejillas o genas**, que pueden terminar en estructuras como espinas o **puntas genales**. Las mejillas quedan divididas en dos partes, por la **Sutura genal** ó **Facial**, que separa las mejillas fijas o **fixigenas**, de las **librigenas** o libres, que ocupan la posición marginal. Sobre las mejillas, están situados los ojos, que forman un abultamiento arqueado, recorrido por la sutura facial.

El recorrido de la sutura facial es un carácter de primordial importancia para el estudio y la clasificación de los trilobites. Presenta una rama anterior, desde el ojo hasta el borde frontal del escudo cefálico, y una rama posterior, desde el ojo hasta el borde posterior en los **Opistoparios**, o hasta el borde lateral en los **Proparios**.

La mayoría de los trilobites tienen ojos, pero hay formas que carecen de ellos, denominándose **Ciegos**. Los ojos de los trilobites son el sistema visual más antiguo que se conoce, incluso son los sistemas sensoriales más primitivos en la evolución. Son ojos compuestos y, como en los ojos laterales de los crustáceos e insectos actuales, estaban formados por unidades visuales dispuestas radialmente, enfocando una extensa área. En los trilobites más antiguos los ojos son de forma de media

luna muy alargada, y pueden estar unidos al extremo frontal de la glabella por una banda, la **Cresta ocular**. En formas más modernas son más compactos y de forma de riñón.

En el lado ventral del cefalón puede haber dos o tres piezas pequeñas. Una de ellas, el **Hipostoma**, está enfrente de la región oral, y la otra, entre el hipóstoma y el borde anterior.

El número de segmentos del soma varía mucho, suele ser entre 2 y 40, pudiendo ser constante para géneros afines. Estos segmentos son cortos y anchos y se articulan entre sí, recubriéndose parcialmente. Dan al cuerpo del trilobite una gran movilidad, permitiéndole incluso arrollarse en forma de "bola", encajando el pigidio debajo del borde anterior del escudo cefálico. Los segmentos suelen ser similares en forma, pero no en tamaño, siendo más estrechos hacia el pigidio, de manera que el soma se hace acuminado hacia la parte posterior. Cada segmento está dividido por los surcos axiales en un raquis abultado, flaqueado a cada lado por las pleuras. Estas pueden tener los extremos redondeados o en punta. En los ejemplares que tienen la parte interna sin matriz rocosa se pueden apreciar cerca de los surcos axiales unas prolongaciones por pares (apodemas) que probablemente servían de inserción a músculos de los apéndices.

El pigidio forma el extremo posterior del cuerpo de los trilobites, tiene forma triangular o semicircular, y consta de varios segmentos soldados en un escudo dorsal; con frecuencia, la segmentación está bien manifiesta por la presencia de costillas transversales, pero en otras ocasiones sólo

conserva trazas de la segmentación en el raquis o en los bordes, que pueden tener espinas o lóbulos. El tamaño del pigidio, en relación con el cefalón, es una característica útil para la clasificación en **Micropigios**, **Isopogios** y **Macropigios**, que indican que el pigidio es menor, igual o mayor que el cefalón.

Los apéndices de los trilobites han sido encontrados en determinados ejemplares enrollados y en algunos escasos fósiles conservados en sedimentos extraordinariamente finos. Se describieron por primera vez en 1876, y han sido citados, a menudo en un estado muy fragmentado, en unas 20 especies. Los apéndices de los trilobites son birrámeos, pero de un tipo especial, con el protopodito formado por un solo artejo sin equivalente entre los artrópodos actuales. Todos los apéndices, incluso los cefálicos, son del mismo tipo, pero además, poseen un par de antenas sencillas y, en algunos casos, un par de "cercos" anteniformes.

El endopodito de los apéndices es normal, formado por ocho artejos que terminan en un garfio, y está dispuesto para la marcha; en cambio el exopodito, que ocupa posición dorsal respecto al endopodito, está formado por un eje con número variable de segmentos, del que parten una serie de láminas en disposición imbricada; su función debía ser esencialmente respiratoria, funcionando como las branquias de los crustáceos (Fig. 2).

Las antenas se insertan en la cara ventral del escudo cefálico, en los bordes del hipostoma, y están formadas por una serie lineal de artejos cortos, cuyo diámetro disminuye progresivamente hacia el

extremo. Los cercos se insertan en el último segmento del cuerpo sobre el pigidio, y tienen una estructura comparable a la de las antenas.

MORFOLOGIA INTERNA

La musculatura interna de los trilobites, ha podido reconstruirse con bastante detalle, gracias al estudio de las inserciones musculares en el interior del caparazón dorsal, que aparecen, unas veces como estructuras en relieve (apodemas), y otras como depresiones estriadas transversalmente. La musculatura del escudo cefálico debía estar en relación con el tubo digestivo, y aparece situada principalmente debajo de la glabella. En todos los segmentos torácicos, existen inserciones musculares propias para el movimiento de los segmentos y de los apéndices.

De otros órganos internos, el mejor conocido es el tubo digestivo, gracias a que se ha conservado fósil cuando estaba relleno de fango, o el espacio ocupado por las glándulas anexas en los moldes internos de ciertos trilobites. El intestino estaba formado por un tubo sencillo, que recorría longitudinalmente todo el soma y el pigidio; en el cefalón, existía un voluminoso saco estomacal, situado precisamente debajo de la glabella, y glándulas anexas, que se extienden a ambos lados, en las mejillas, en forma de abanico.

ONTOGENIA

El desarrollo de los trilobites ha podido ser estudiado gracias a que han fosilizado exubias de las formas larvarias. Este desarrollo se encuentra caracterizado

por tres etapas o estadios. El primer estadio se conoce con el nombre de **Protaspis**, un pequeño disco de unos 0,75 mm de diámetro; consiste en una placa simple convexa, abierta ventralmente, que presenta un lóbulo central segmentado, que posteriormente dará lugar a la glabella. En este estadio los ojos son muy pequeños y se localizan en el margen anterior; más tarde emigran hacia el interior, llevando con ellos la sutura facial. A medida que los protaspis van creciendo, se va desarrollando en ellos un surco transversal que separa el cefalón larvario de lo que será el pigidio.

El estadio **Meraspis** comienza cuando el pigidio se independiza. Los segmentos del soma forman entonces una zona de crecimiento a lo largo del borde anterior del pigidio. En este momento forman parte de él, pero posteriormente van independizándose uno por uno. El pigidio recibe entonces el nombre de "pigidio transitorio", ya que no tiene carácter permanente hasta que el último segmento se haya separado. Cuando se han formado todos los segmentos del soma que poseerá el adulto, los trilobites se encuentran en el estadio **Holaspis**, aunque todavía sufrirá algunas mudas antes de alcanzar las proporciones del adulto (Fig. 3).

PALEOBIOLOGIA

En los mares paleozoicos, los trilobites debieron desempeñar un papel análogo al de los crustáceos en los mares actuales; ocuparon casi todos los biotopos marinos, encontrándose formas bentónicas, pelágicas y planctónicas, que vivían a distintas profundidades, aunque de

preferencia ocupaban la región nerítica, pero también se encuentran trilobites asociados a depósitos batiales. En su mayor parte, debían vivir en fondos cenagosos, ya que al parecer, eran comedores de fango.

Los hábitos alimentarios de algunos crustáceos modernos nos dan idea de la alimentación de los trilobites. Quizá empujasen el alimento hacia la boca con los apéndices. Posiblemente algunas formas ingerían sedimento (como se mencionó anteriormente) o filtraban los microorganismos con sus branquias, y otras pudieron alimentarse de residuos de animales sésiles.

Por otro lado, la posición ventral de la boca de algunos trilobites y la peculiar forma de abrirse hacia atrás, junto con la falta de apéndices especiales para la alimentación hace conjeturar que eran predadores activos o capaces de alimentarse de organismos de concha dura.

La presencia de espinas en los trilobites, se ha interpretado a veces como una adaptación al habitat planctónico, ya que aumentaría la flotabilidad del animal, pero la mayoría de los trilobites son demasiado grandes para que las espinas hayan podido realizar esta función, y es más probable que fueran utilizadas, además de tener un papel protector, para dar una mayor superficie de apoyo al individuo, evitando así que se hundiera en el lodo del fondo.

La propiedad característica de enrollarse en los trilobites (como en las cochinillas actuales), debía tener

significación defensiva. Además, apareció y se desarrolló en el curso de su evolución, ya que en el Cámbrico inferior y medio es muy raro encontrar algún ejemplar "enrollado", y a partir del Ordovícico, son cada vez más frecuentes los fósiles en esta posición.

PALEOBIOGEOGRAFIA

Los trilobites, al igual que muchos otros grupos faunísticos, presentan un agrupamiento en provincias durante todo el paleozoico, que puede utilizarse para su reconstrucción paleobiogeográfica. Durante el Cámbrico, los trilobites se presentan en dos provincias bien diferenciadas en el hemisferio norte, faltando sus fósiles en Sudamérica y Africa (con excepción de Marruecos). Luego, ya a partir del Ordovícico, la gran transgresión marina que tiene lugar, origina una progresiva homogeneización de faunas, que no llega a lograrse por completo, pues en el Devónico, la especialización ya muy marcada de los trilobites, y su relativa escasez progresiva, son causas de que no se agudicen notables diferencias faunísticas, aunque ciertamente, existen géneros cosmopolitas.

Por otro lado, el estudio geológico ha permitido conjeturar que la temperatura y los movimientos continentales fueron los factores principales que actuaron como controladores de la distribución de los trilobites.

EVOLUCION

No se conoce prácticamente nada de los antecesores de los trilobites. Al igual que otros artrópodos, puede suponerse que tienen un origen común con los anélidos.

En conjunto, la época de desarrollo y expansión de los trilobites, corresponde al Cámbrico; ya desde el Ordovícico, las diferentes familias están perfectamente individualizadas y evolucionan independientemente. Una característica interesante en su evolución, es que después de la expansión en el Ordovícico inferior aparecen muy pocos modelos de organización realmente nuevos; posteriormente, la evolución de los trilobites fue un problema de desarrollo y "experimentación" del material genético surgido en el Ordovícico.

En general, pueden distinguirse algunas tendencias evolutivas, tales como los orígenes de nuevos tipos de ojos (y la separación de éstos de la glabella), el perfeccionamiento del enrollamiento y mecanismos de articulación, cambio de formas con micropigidios a otras con isopigidios, el desarrollo de espinas en algunos grupos y la reducción de la placa rostral. En cuanto al número de segmentos del soma, disminuye en el curso de la evolución.

LITERATURA CITADA

- Barnes, R.D. 1989. **Zoología de los Invertebrados**. Interamericana, México.
- Black, R.M. 1976. **Elementos de Paleontología**. Fondo de Cultura Económica, México.
- Clarkson, E.N.K. 1986. **Paleontología de Invertebrados y su Evolución**. Ed. Paraninfo, España.
- Melendez, B. 1982. **Paleontología**. Tomo Ed. Paraninfo, España.

CLASIFICACION DE LA CLASE TRILOBITA

La clasificación que se expone a continuación fue publicada en el trabajo de Clarkson (1986). A continuación de cada uno de los taxa, se menciona el período de tiempo geológico que ocuparon. En los órdenes se incluye una pequeña sinopsis (Fig. 4).

CLASE TRILOBITA (Cámbrico-Pérmico)

ORDEN 1: AGNOSTIDA (Cámbrico inferior-medio)

Trilobites pequeños con un cefalón casi igual al pigidio. Sólo dos o tres segmentos somáticos. No suele encontrarse el hipostoma, que es pequeño y con unas prolongaciones laterales.

ORDEN 2: REDLICHIIIDA (Cámbrico inferior-medio)

Grupo primitivo de trilobites con un cefalón semicircular muy grande que posee unas pronunciadas espinas genales, segmentos somáticos numerosos y normalmente espinosos y un pequeño pigidio; ojos grandes.

ORDEN 3: CORYNEXOCHIDA (Cámbrico inferior-superior)

Grupo más bien heterogéneo de trilobites cámbricos. Glabela de forma variada, pero normalmente con los bordes paralelos y una expansión en la zona anterior. Hipostoma fusionado con la placa rostral. Siete u ocho segmentos somáticos.

ORDEN 4: PTYCHOPARIIDA (Cámbrico inferior-Devónico superior)

Es el mayor y el más heterogéneo de los órdenes de los trilobites. La mayoría son micropigios o isopigios. Está conformado por cinco subórdenes: PTYCHOPARIINA (Cámbrico inferior-Ordovícico superior), ASAPHINA (Cámbrico medio-Ordovícico inferior), ILLAENINA (Ordovícico inferior-Devónico superior), HARPINA (Cámbrico superior-Devónico superior) y TRINUCLEINA (Ordovícico inferior-Silúrico medio).

ORDEN 5: PROETIDA (Ordovícico-Pérmico)

Trilobites con una glabela grande, abultada y bien definida; normalmente presentan espinas genales; placa rostral estrecha y cónica en su parte posterior; ojos normalmente grandes; hipostoma alargado; opistoparios; ocho a diez segmentos somáticos; isopigios; pigidio normalmente atravesado por surcos y espinas.

ORDEN 6: PHACOPIDA (Ordovícico inferior-Devónico superior)

Orden muy amplio de trilobites, principalmente proparios, que está formado por tres subórdenes bien diferenciados: CHEIRURINA (Ordovícico inferior-Devónico medio), CALYMENINA (Ordovícico inferior-Devónico medio) y PHACOPINA (Ordovícico inferior-Devónico superior).

ORDEN 7: LICHIDA (Ordovícico inferior-Devónico superior)

Trilobites de tamaño medio a grande, con un cefalón y un pigidio muy característicos; el primero presenta una amplia glabela que a menudo posee unos lóbulos laterales unidos; suturas opistoparias; pigidio de gran tamaño que puede ser mayor que el cefalón; exoesqueleto tuberculado. No son muy comunes en el registro fósil.

ORDEN 8: ODONTOPLEURIDA (Cámbrico superior-Devónico superior)

Trilobites muy espinosos. La glabela presenta tres pares de lóbulos laterales, bordeados por las librigenas en las que se disponen las crestas oculares; suturas opistoparias; hipostoma pequeño; ocho a diez segmentos somáticos espinosos, pigidio corto y muy espinoso; exoesqueleto muy tuberculado o espinoso.

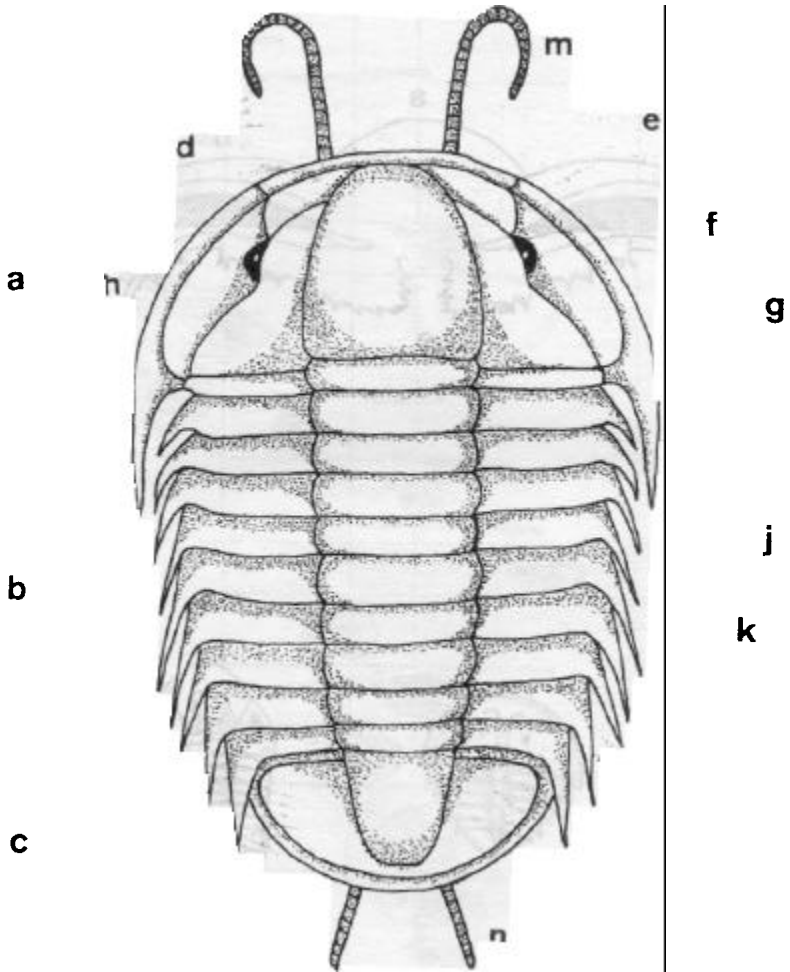
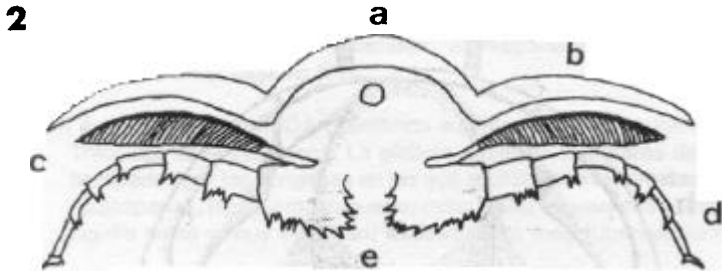
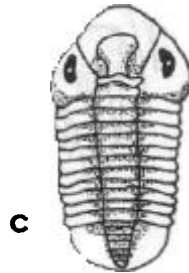
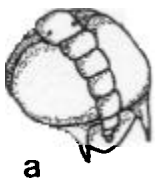


Figura 1 Morfología externa de los trilobites; a) cefalón, b) soma, c) pigidio, d) globela, e) ojo compuesto, f) fisura genal, g) mejilla fija, h) mejilla libre, i) punta genal, j) raquis, k) surco axial, l) pleura, m) antenas y n) cercos.



3



Figuras 2-3 Morfología de trilobites. 2 Corte transversal de un trilobite; a) raquis, b) pleura, c) exopodito, d) endopodito y e) gnatobase. 3 Estadios larvarios; a) protaspis, b) Merospis y c) Holaspis

LOS TRILOBITES

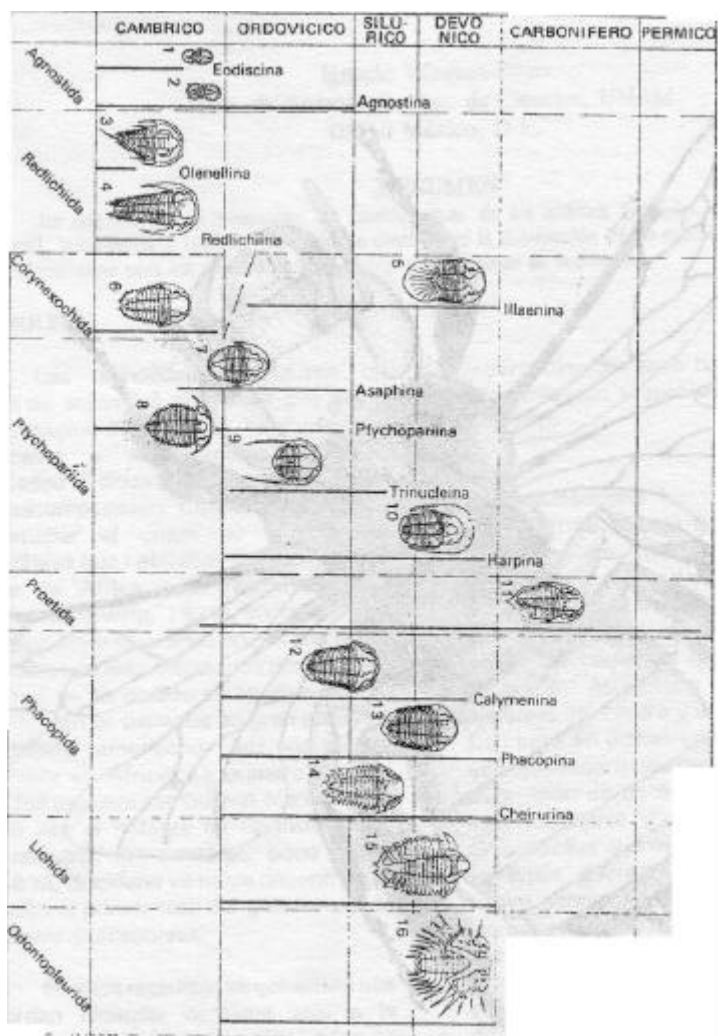


Figura 4 Distribución temporal de los órdenes y subórdenes de Trilobites.

