

## Trilobites: Cuando los artrópodos dominaban la Tierra

Alfonso Pardo<sup>1, 2</sup>

<sup>1</sup> Department of Geological and Geophysical Sciences, Princeton University, N.J. 08544 USA.

<sup>2</sup> Departamento de Ciencias de la Tierra (Paleontología), Universidad de Zaragoza, E-50009 Zaragoza (ESPAÑA).

**Abstract:** The evolutive radiation of life forms in the earliest Phanerozoic, known as the Cambrian explosion, culminated in highly diversified marine ecosystems. Among the newly evolved organisms, trilobites proved to be one of the most successful groups, being dominant in nearly all fossil assemblages during the Paleozoic, and especially during the Cambrian and Ordovician.

Hace seiscientos millones de años la historia de la vida sufrió un salto cualitativo de gran magnitud que supuso el inicio de la diversificación y expansión de la vida por todo el planeta. Durante este periodo único, conocido como la 'gran explosión cámbrica', se produjo un cambio irreversible en los sistemas ecológicos del planeta con la radiación de los animales eucelomados. Esta radiación de organismos dio lugar a la aparición de la mayoría de los *phyla* biológicos que existen en la actualidad.

Pero sin duda fue el de los artrópodos el grupo que se diversificó con mayor rapidez, siendo el más abundante durante el Cámbrico. De ellos, los organismos que constituyeron la fauna dominante en los ecosistemas marinos fueron los trilobites, una Clase extinguida al final del Paleozoico.

Los trilobites son los artrópodos conocidos más antiguos. Los primeros restos fósiles aparecen en el Cámbrico inferior y hasta su extinción en el Pérmico superior -lo cual representa una distribución temporal de unos 350 millones de años- mantuvieron una gran constancia morfológica. Se han clasificado unos 1500 géneros y varios miles de especies, muchas de las cuales son empleadas por los geólogos para realizar dataciones bioestratigráficas en el Paleozoico, especialmente en el Cámbrico.

Los trilobites presentan características morfológicas que los diferencian notablemente del resto de los artrópodos. Esto ha provocado un cierto debate entre los especialistas a propósito de la diferenciación de los trilobites a un nivel taxonómico superior a Clase como Subphylum o Superclase Trilobitomorpha. En los trilobites la cabeza o *cefalón* está formado por una sola placa, constituida por la fusión de varios segmentos. Los órganos sensoriales se hallan dispuestos en las *suturas faciales* del cefalón, que son unos surcos de rotura fácil y cuya misión parece ser la de facilitar la muda o *ecdisis*. El cuerpo o *tórax* está formado por un número variable de *segmentos torácicos*, cuyo sistema de inserción entre sí permitía un cierto grado de flexión y enrollamiento, variable en las distintas especies. La cola o *pigidio* también se encuentra segmentada, pero al igual que en el cefalón los segmentos se hallan fusionados formando una única placa. Si bien podría parecer que esta división longitudinal en cefalón, tórax y pigidio es la responsable del nombre de los trilobites (i.e.,

tres lóbulos), es la diferenciación lateral en dos *pleuras* que rodean una *zona axial* la que verdaderamente constituye la trilobación de estos organismos. La inserción de los apéndices se produce en la zona ventral, y rara vez se conservan durante los procesos de fosilización; sin embargo los escasos ejemplares con apéndices conservados muestran una gran uniformidad estructural.

La Clase Trilobita se divide en dos subclases atendiendo al número de segmentos torácicos que presentan: los *Miómeros* con 2 o 3 segmentos torácicos y los *Polímeros*, con más de 3 segmentos (ver Figura 1).

Los *Miómeros*, grupo confinado temporalmente en el Cámbrico, suelen ser organismos pequeños -a veces microscópicos-, con el pigidio grande, de igual o superior tamaño al cefalón (i.e., isopigios o macropigios), y carecen de ojos. Todas estas características han hecho que los trilobites *miómeros* sean considerados organismos planctónicos adaptados a zonas de gran profundidad más allá de los límites de la zona fótica, aunque la ausencia de ojos y la morfología lisa y aplanada de sus exoesqueletos también podría deberse a una adaptación al modo de vida *endobentónico*, enterrados en el sedimento del fondo marino. Las relaciones filogenéticas de los trilobites *miómeros* con el resto de los grupos de trilobites son problemáticas, aunque se suele aceptar que se trata de formas neotónicas, debido al escaso número de segmentos torácicos.

Los *Polímeros* son trilobites más conocidos y cuya morfología suele resultarnos más familiar. Poseen numerosos segmentos torácicos, siendo por lo general 8 el número mínimo, si bien en determinadas especies este número puede quedar reducido a cinco. Se distribuyen en tres órdenes que constituyen tres etapas sucesivas de su evolución: *Prototrlobites* en el Cámbrico inferior, *Mesotrlobites* en el Cámbrico y *Neotrlobites* desde el Ordovícico al Pérmico terminal.

Los antecesores de los trilobites son desconocidos. Al igual que el resto de los artrópodos, puede suponerse que tienen un origen común con los anélidos con cuatro segmento primarios post-orales y el género *Spriggina* de Ediacara que posee una cabeza grande y aplanada, aunque esto es tan sólo una hipótesis. La gran radiación de los trilobites se produjo en el Cámbrico, hasta que al final de este

periodo la Clase Trilobita sufrió la primera gran crisis evolutiva. La mayoría de los grupos del Cámbrico superior, en general organismos poco especializados, desaparecieron definitivamente. Si bien las causas de esta extinción siguen siendo desconocidas, la regresión marina ocurrida en ese periodo y la aparición de cefalópodos carnívoros suelen invocarse como posibles causas desencadenantes de esta crisis.

En el Ordovícico se produce una nueva radiación del grupo de los trilobites. Es interesante resaltar que después de la expansión ocurrida en el Ordovícico inferior aparecen muy pocos modelos de organización nuevos dentro de los trilobites. La evolución posterior de estos organismos fue un problema de desarrollo y en muchos casos de *trail and error* del material genético y de las soluciones adaptativas y evolutivas surgidas durante el periodo. Los nuevos grupos surgidos en el Ordovícico fueron capaces de colonizar nuevos ambientes que no eran accesibles para sus antecesores del Cámbrico. Es en este periodo cuando los trilobites colonizan ambientes someros recifales. A pesar del éxito evolutivo de los trilobites ordovícicos en general, muchos grupos se extinguieron al final de este periodo. Los grupos supervivientes continuaron desarrollándose y diversificándose con éxito.

Las extinciones ocurridas en el Devónico medio y superior acabaron con la mayoría de los grupos de trilobites y tan sólo los *Proetida* consiguieron alcanzar el Pérmico superior. La mayoría de estos, en especial aquellos organismos adaptados a aguas someras, poseían grandes ojos y una capacidad de enrollamiento muy desarrollada, si bien existían también formas de caparazón fino y a menudo carentes de ojos adaptadas a aguas profundas. La extinción de los últimos trilobites a finales del Pérmico está relacionada con una gran regresión marina que fue la causa de extinciones en otros muchos grupos de organismos coetáneos.

A lo largo de la evolución de los trilobites varias son las tendencias generales observadas en los distintos grupos. De ellas cabría destacar el origen y desarrollo de ojos más complejos, el perfeccionamiento de los mecanismos de articulación y enrollamiento, el paso de formas micropigias (i.e., pigidio pequeño) a isopigias, el desarrollo de ornamentación y espinas en algunos grupos y la reducción de la placa rostral.

La locomoción de los trilobites seguía la misma pauta que en el resto de los artrópodos nadadores. Las hileras de apéndices dispuestas a cada lado del cuerpo siguen un movimiento consecutivo en forma de onda que recorre el cuerpo del animal; este movimiento es conocido como *ritmo metacrónico*. Cada una de las patas se adelanta a su debido tiempo, se apoya en el sustrato y presiona hacia atrás impulsando al organismo. La comparación de huellas y actividades de artrópodos actuales con las pistas fósiles atribuidas a trilobites ha permitido a los especialistas inferir gran variedad de pautas de comportamiento y actividades de los distintos grupos de estos artrópodos fósiles y su significado paleoecológico como respuesta a los cambios en el hábitat. De las pistas fósiles -o icnofósiles- atribuidas a la actividad biológica de los trilobites, las más

importantes son: 1) *Protichnites* y *Trochomatichnites*, son huellas de locomoción en las que se conservan las marcas individuales de los apéndices; b) *Diplichnites*, *Petalichnites* y *Asaphodihnus*, similares a las anteriores pero indicativas de un movimiento oblicuo del organismo; 3) *Cruziana*, pistas bilobuladas con un surco central que resultan del movimiento de desplazamiento y removilización del sedimento, atribuidas a la búsqueda de alimento; 4) *Rusophycus*, pistas ovaladas, bilobuladas y cortas que se deben probablemente a la actividad excavadora del organismo para la construcción de un habitáculo temporal o nido.

Los trilobites se extinguieron hace unos 250 millones de años. Sin embargo, dejaron numerosos rastros de su existencia a modo de un rompecabezas paleontológico entre los estratos de las rocas paleozoicas. Restos fosilizados de sus cuerpos, de sus mudas, grandes enterramientos resultado de eventos catastróficos en poblaciones y hábitats más o menos extensos, pistas y huellas fósiles de sus actividades biológicas... Información valiosa con la cual los especialistas consiguen aproximarse cada día un poco más a la realidad de aquellos organismos que reinaron en nuestro planeta durante 350 millones de años, cuando la vida se hallaba confinada en los océanos, cuando los continentes eran parajes yermos y hostiles, cuando la atmósfera era todavía tóxica para albergar y permitir la vida más allá de la superficie del mar. Estos animales aparentemente simples, desde la perspectiva de diversidad y complejidad biológica del Cenozoico, supusieron un salto cualitativo de gran trascendencia en el proceso de la vida.

#### Bibliografía

- BOARMAN, R.S., CHEETHAM, A.H., ROWELL, A.J. Eds. 1987.-*Fossil invertebrates*. Blackwell Scientific Publications, Palo Alto, California, 713 pp.
- CLARKSON, E.N.K., 1986.-*Invertebrate Paleontology and Evolution*. George Allen & Unwin Ltd., London, 357 pp.
- GAMEZ, J.A., LIÑAN, E., Eds., 1995.-*La expansión de la vida en el Cámbrico*. Institución Fernando el Católico, Zaragoza, 272 pp.
- MELLENDEZ, B., 1982.-*Paleontología*. Tomo 1: *Parte general e invertebrados*, Paraninfo, Madrid, 722 pp.

► FIGURA 1.-Ejemplos representativos de trilobites polímeros (A-O) y Miómeros (P y Q): A, *Olenus* (Cámbrico superior); B, *Aphelaspis* (Cámbrico superior); C, *Saukia* (Cámbrico superior); D, *Zacanthoides* (Cámbrico medio); E, *Glossopleura* (Cámbrico medio); F, *Olenellus* (Cámbrico inferior); G, *Flexicalymene* (Ordovícico superior); H, *Cryptolithus* (Ordovícico medio); I, *Apianurus* (Ordovícico medio); J, *Bathyurus* (Ordovícico medio); K, *Remopleurides* (Ordovícico medio); L, *Iliaenus* (Ordovícico medio); M, *Anisopyge* (Pérmico); N, *Grissithides* (Carbonífero - Mississippense-); O, *Phacops* (Devónico); P, *Glyptagnostus* (Cámbrico superior); Q, *Ptychagnostus* (Cámbrico medio).

