

## LOS TRILOBITES

Eladio Liñán<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Departamento de Geología (Paleontología). Facultad de Ciencias. Universidad Zaragoza, 50009 ZARAGOZA (ESPAÑA).

### ¿Qué es un trilobites?

Bajo el vocablo trilobites se designa un tipo de fósil que se encuentra con cierta frecuencia en las rocas marinas paleozoicas de la corteza terrestre y que representa a un grupo biológico primitivo ya extinguido (fig. 1). Su fosilización debió ser facilitada porque poseía un resistente exoesqueleto orgánico (fácilmente fosilizable por carbonización), que, como sucede en muchos artrópodos actuales, generalmente estaba en mayor o menor proporción impregnado de sales cálcicas pudiendo también conservarse calcificado. Este esqueleto, que recubre parcialmente un cuerpo con simetría bilateral, está constituido por diversas placas articuladas entre sí dando una morfología general que no es conocida entre los seres vivos actuales pero que recuerda a la de la mayoría de los artrópodos actuales. La disposición de estas placas nos sugiere que el trilobites fue un animal segmentado, es decir con un cuerpo formado por metámeros, al igual que sucede con los anélidos y los artrópodos actuales. Todas estas características nos permiten comparar a los trilobites con los artrópodos y postular que fueron una rama independiente y muy primitiva de los artrópodos actuales. El nombre de trilobites alude a los tres lóbulos alargados longitudinalmente que presenta el cuerpo en una sección transversal y en el que el lóbulo central destaca por su mayor relieve.

### ¿Cómo era el cuerpo?

En un sentido longitudinal (sagital) también se pueden diferenciar tres regiones, bien marcadas por las placas del exoesqueleto. Desde el margen anterior al posterior son: el cefalón, el tórax y el pigidio; a las que hay que añadir los apéndices. El **cefalón** (fig. 2) es la región más grande y está recubierta por una gran placa; está seguida por un conjunto de segmentos recubiertos por placas estrechas en sentido sagital que constituyen el **tórax** que se une a una última región recubierta por otra placa generalmente más pequeña que se denomina **pigidio**. El tórax y el pigidio constituyen el tronco y sus morfologías pueden ser muy variadas (fig. 3), aunque no tanto como el cefalón. En alguna forma primitiva y en la primera fase del crecimiento no existe la región torácica, encontrándose el cefalón y el pigidio unidos. Tanto la placa cefálica como la pigidial suelen presentar restos

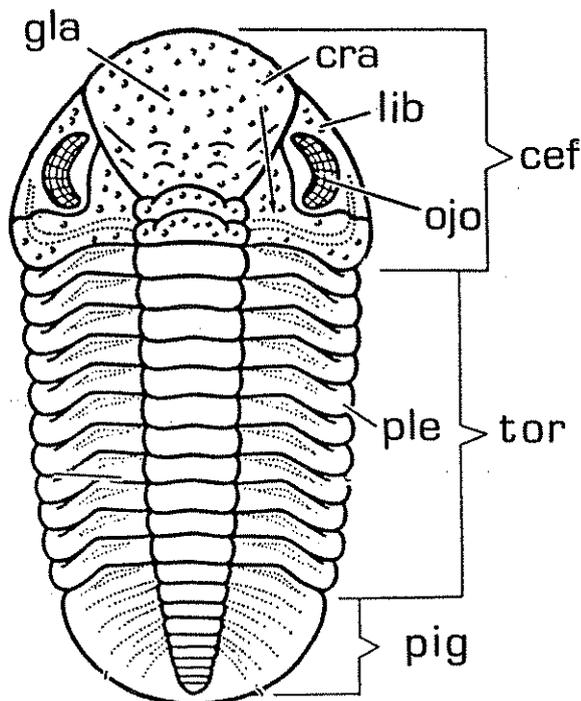


Figura 1: Exoesqueleto de un trilobites mostrando los principales elementos morfológicos. cef: cefalón. cra: cráneo. gla: glabella. lib: librigena. pig: pigidio. ple: pleura. tor: tórax.

de una segmentación primitiva por lo que deben de haberse formado por la fusión de antiguas placas. En los contados casos en que se conservan, se ve que a cada segmento le corresponden un par de apéndices como en los artrópodos actuales.

El exoesqueleto también llamado escudo recubría sólo la región dorsal, todo el margen periférico de la región ventral y el centro anterior del cefalón denominado **hipostoma**, bajo el que se abría la boca. En muchos casos aparecen perforaciones por las que presumiblemente saldrían sedas sensiles como en los artrópodos actuales. En algunos casos excepcionales se ha conservado la región ventral fosilizada que estaba recubierta por una membrana y en cuya parte central se insertaban los pares de apéndices (fig. 4). Esta configuración dotaba a este organismo de un cuerpo que combinaba una gran capacidad de movimiento (al estar articulado) con una ligereza y buena protección, al estar parcialmente cubierto por un exoesqueleto orgánico, presumiblemente de quitina.

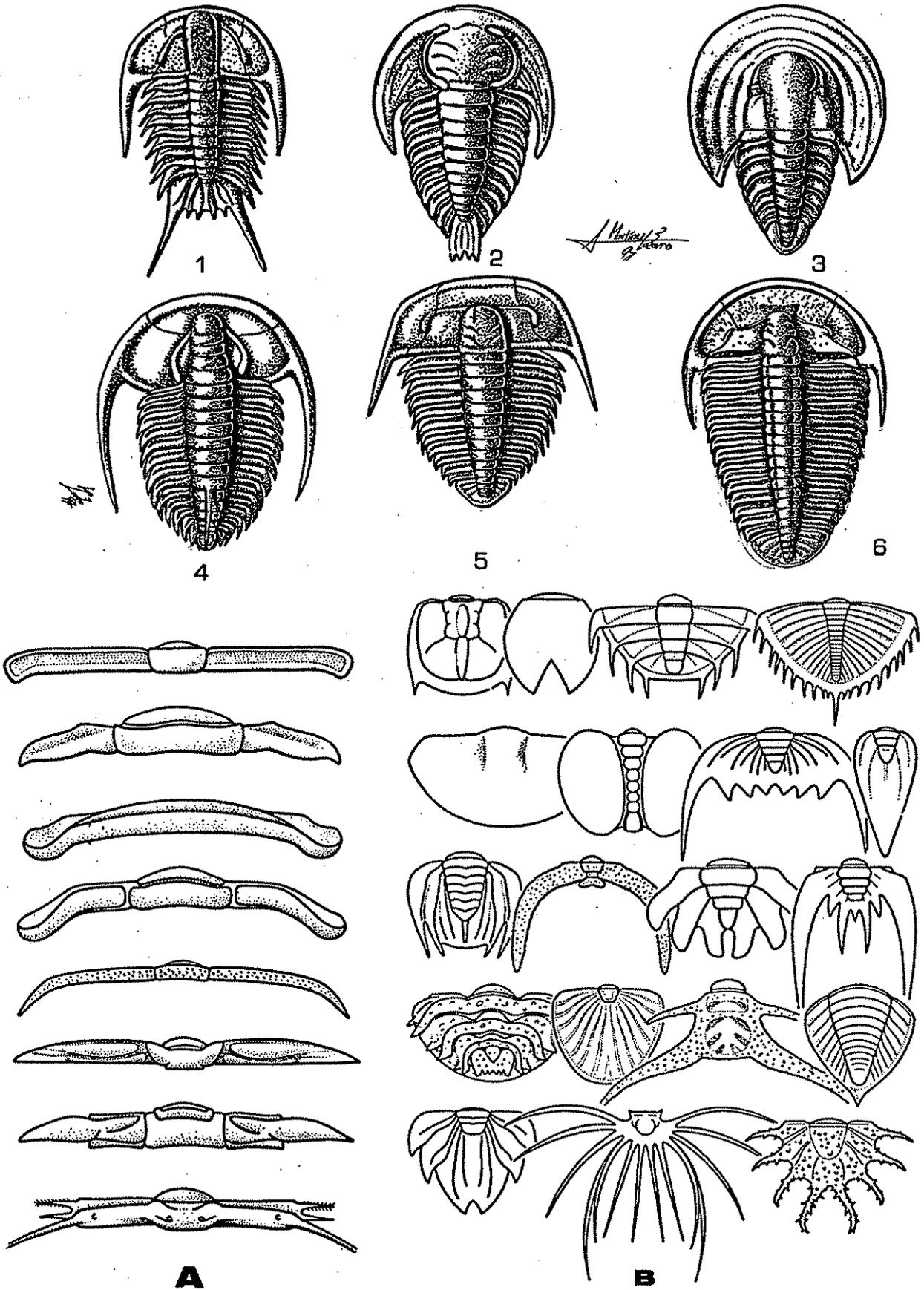


Figura 2: Algunos géneros de trilobites mostrando la diversidad de formas del cefalón. 1: *Oryctocephalus*. 2: *Caphyra*. 3: *Ithyophorus*. 4: *Redlichia*. 5: *Olenus*. 6: *Ptychoparia*.

Figura 3: Diferentes morfologías del exoesqueleto de un trilobites. A) Segmentos torácicos. B) Pigidios.

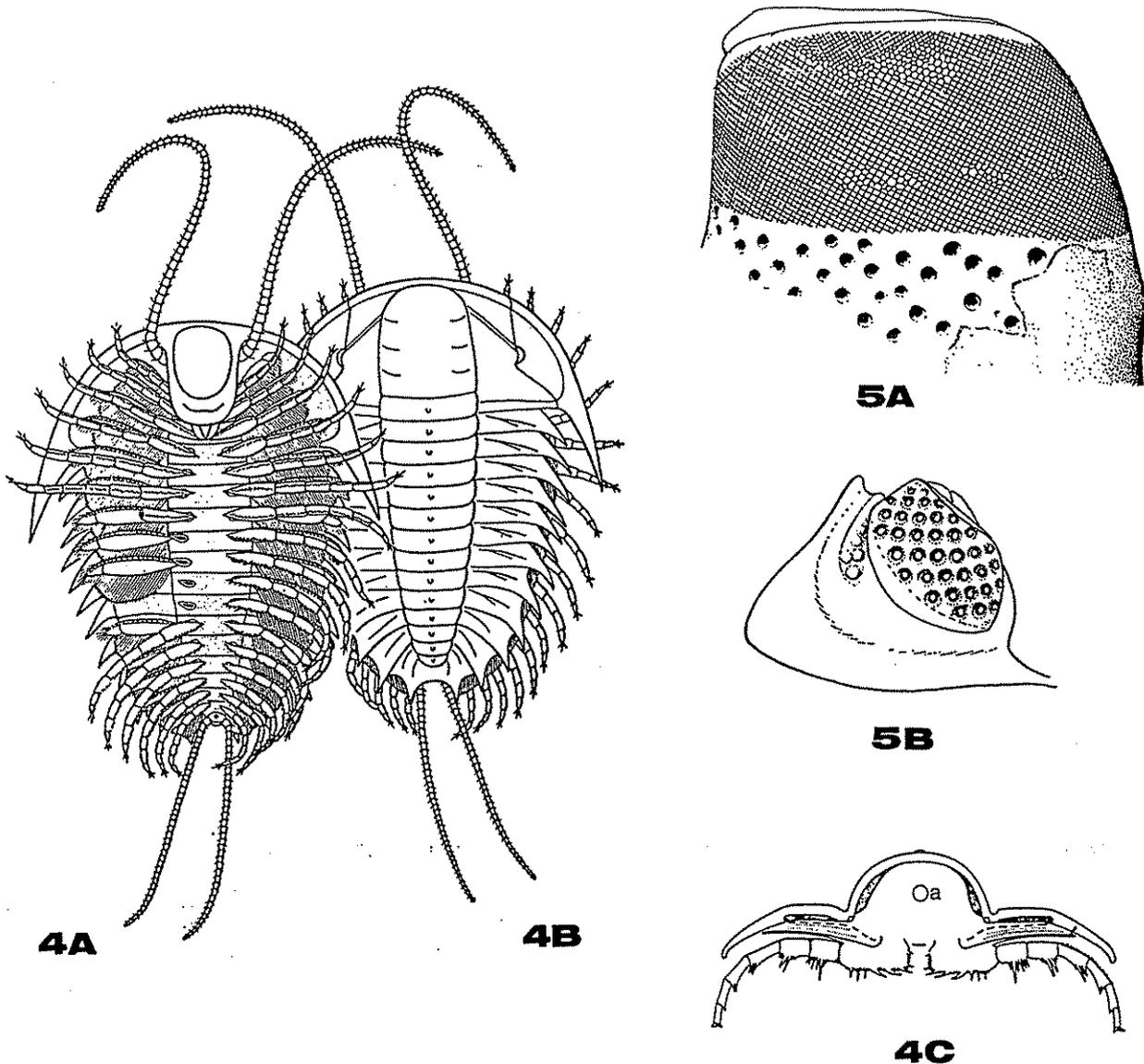


Figura 4: Rencostrucción del trilobites *Olenoides serratus* (Rominger), según Kobayashi. A) Vista de la región ventral. B) vista dorsal. C) sección transversal mostrando los apéndices birrámeos. a) canal alimentario.

Figura 5: A) Ojo holocroal. B) Ojo esquizocroal.

Los **apéndices** eran birrámeos y sólo sobresalían ligeramente del exoesqueleto, salvo el primer par (antenas) y el último par (furcas) que eran largos y unirrámeos. La rama más interna del apéndice estaba formada por finas varillas a modo de pluma de ave y presumiblemente tendría funciones de equilibrio durante la natación y también respiratoria al funcionar como branquias. La rama más externa estaba formada por piezas subcilíndricas articuladas y haría la función de patas para moverse caminando sobre el fondo y en menor medida para nadar cerca del fondo. A veces, estas patas terminaban en garras por lo que probablemente las usaban para rascar la capa superficial de materia orgánica depositada sobre el suelo y llevarla hacia la boca que estaría, como se ha dicho, en posición cefálica y centro-ventral inmediatamente debajo del hipostoma.

En la cara ventral del exoesqueleto de muchos trilobites, coincidiendo con los puntos de inserción de los apéndices, aparecen manchas y depresiones que se interpretan como puntos de inserción de los músculos apendiculares.

Con todos estos datos, se ha podido reconstruir el aspecto de estos primitivos artrópodos (fig. 4).

#### Los órganos de la visión.

La mayoría de los trilobites poseían dos ojos compuestos situados simétricamente en la región dorsal del cefalón. La superficie visual del ojo se situaba verticalizada en la posición más lateral y contenía omatidios como muchos insectos actuales, en un número variable de 2 a 15.000 omatidios. De

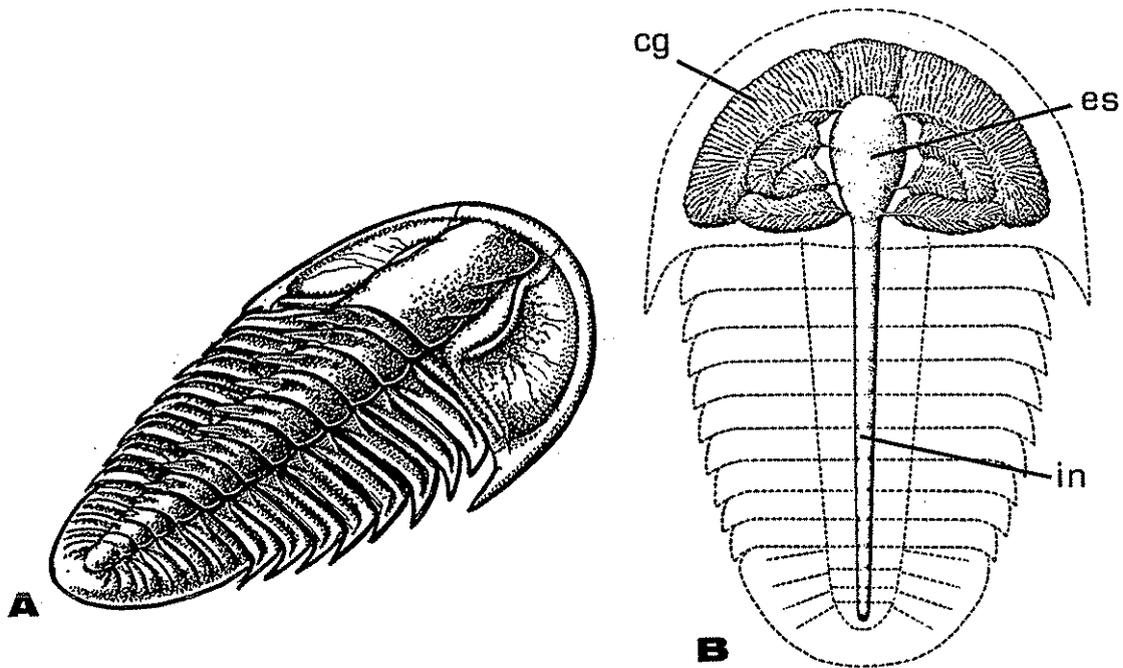


Figura 6: A) Esqueleto de trilobite mostrando los ciegos genales del sistema digestivo. B) Reconstrucción del ciego genal y estómago (en el cefalón) y del intestino (tórax y pigidio) de un trilobites, según Hupé. es: estómago. cg: ciegos genales. in: intestino.

ellos, se conservan las lentes pues eran de calcita y de gran resolución óptica. La mayoría de los trilobites poseen ojos **holocroales** con numerosas lentes esféricas o poligonales interconectadas periféricamente (fig. 5A) y son el tipo más primitivo. También existen otro tipo de ojos denominados **esquizocroales** (fig. 5B), con lentes grandes y separadas entre sí por un material (la esclerótida). Las lentes debieron presentar, por su estructura, una corrección contra el astigmatismo y posiblemente también contra los efectos de birrefringencia. Los trilobites posiblemente fueron nocturnos, al menos los esquizocroales, y las grandes lentes les permitirían ver con poca luz. Estudios recientes han sugerido que los ojos esquizocroales fueran capaces de utilizar las lentes adyacentes para obtener una visión estereoscópica con un ángulo visual de 360°, desconocido en otros grupos de artrópodos.

Algunos grupos perdieron los ojos compuestos dorsales en el transcurso de la evolución, encontrándose frecuentemente adaptados a un enterramiento temporal en el barro de los fondos marinos.

En la prolongación ventral del esqueleto cefálico que hemos denominado hipostoma, muchos trilobites presentan dos pequeñas protuberancias que fueron interpretadas como un par de ocelos.

#### El sistema digestivo y el sistema nervioso.

El lóbulo central de los trilobites es interpretado como la parte del cuerpo por donde

discurrirían en posición interna el sistema nervioso, seguramente ganglionar, y el sistema digestivo, como ocurre en los artrópodos actuales.

El estómago, más ancho, coincidiría a grandes rasgos con la parte cefálica del lóbulo central llamada **glabela** y el intestino con la parte central del tórax y el pigidio llamada **raquis**.

A veces se observan en las **genas**, las dos regiones cefálicas situadas a ambos lados de la glabela, unas estructuras ramificadas en forma de abanico llamadas **ciegos genales**, que son interpretadas como un prosopón alimentario (fig. 6).

#### La reproducción y el crecimiento

En algunos casos de trilobites se ha reconocido un dimorfismo sexual patente en el tamaño de los pigidios (largos y cortos) y en la longitud relativa de algunos de los segmentos torácicos (micro y macrosegmentos)

Los trilobites, como los artrópodos actuales, debieron ser ovíparos como sugieren las estructuras ovoidales que han aparecido en algunos casos relacionados con ellos o con sus pistas y que han sido interpretadas como cigotos.

Crecían mediante una combinación de muda y adición de nuevos segmentos. Las larvas eran, al principio, de forma circular constituyendo un protocefalón. Con el crecimiento, en cada estadio ontogénico se producía la muda del exoqueleto, el aumento de tamaño, la adición de un nuevo segmento y la construcción de un nuevo exoesqueleto que

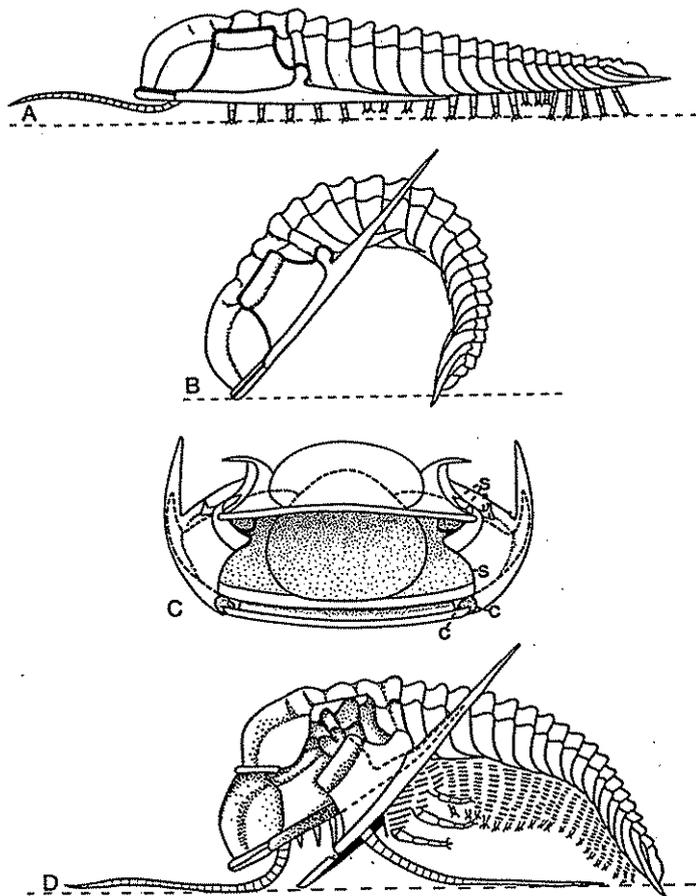


Figura 7: Proceso de ecdisis de un trilobites (*Paradoxides*) según Whittington (1992).

protegiera a la nueva forma. Así, al protocefalón (estadio anaprotaspis) se le añadía un protopigidio (estadio metaprotaspis) y luego un número sucesivo de segmentos (estadio meraspis 1, 2, 3, ...) hasta que se conseguía el número definitivo de la especie (holaspis), entonces se paraba el crecimiento de segmentos y sólo continuaba el crecimiento en tamaño acompañado de la correspondiente muda del exoesqueleto (ecdisis) en las formas adultas. En algunas especies de *Paradoxides*, algunas formas llegaron a alcanzar los 70 cm de longitud.

### El proceso de muda

En el exoesqueleto cefálico de la mayoría de los trilobites existen simétricamente líneas de debilidad llamadas suturas que suministraban espacios a partir de los cuales el animal se desprendía del viejo e inservible esqueleto que, una vez fuera del cuerpo, se denomina exubio. Las otras placas se encontraban articuladas entre sí por lo que era fácil su desprendimiento en algunos tipos de ecdisis.

Las más desarrolladas entre los trilobites fueron las suturas faciales, también llamadas dorsales, que permiten dividir el esqueleto cefálico en tres piezas: una central llamada cranidio y dos laterales llamadas genas libres o librigenas. Durante la ecdisis, lo normal fue que las tres piezas del cefalón se

desprendieran por separado del tórax (fig. 7).

El mecanismo de ecdisis fue muy variado según los grupos, e incluso diferente dentro de un mismo género, pero no es éste un aspecto bien conocido por la dificultad de interpretar paleobiológicamente el escaso y disperso material suministrado hasta la fecha por el registro fósil.

La cantidad de exubios que un trilobites debía dejar a lo largo de su vida, es la causa principal por la que los trilobites son relativamente abundantes en las facies paleoecológicas que le son propias; por el mismo motivo, es también la causa de que el material fragmentario como librigenas, hipostomas, pigidios, cranidios y segmentos torácicos sea lo más frecuente en los yacimientos y más raros los especímenes completos.

### El movimiento y tipo de alimentación

Los trilobites al presentar un exoesqueleto ligero y formado por placas articuladas tendrían una gran facilidad de movimientos laterales y dorso-ventrales. Muy pronto, en el Cámbrico inferior, algunos grupos adquieren la posibilidad de enrollarse sobre sí mismos protegiendo la cara ventral que, al no estar cubierta completamente por el esqueleto, era la más débil y por tanto vulnerable frente a posibles depredadores.



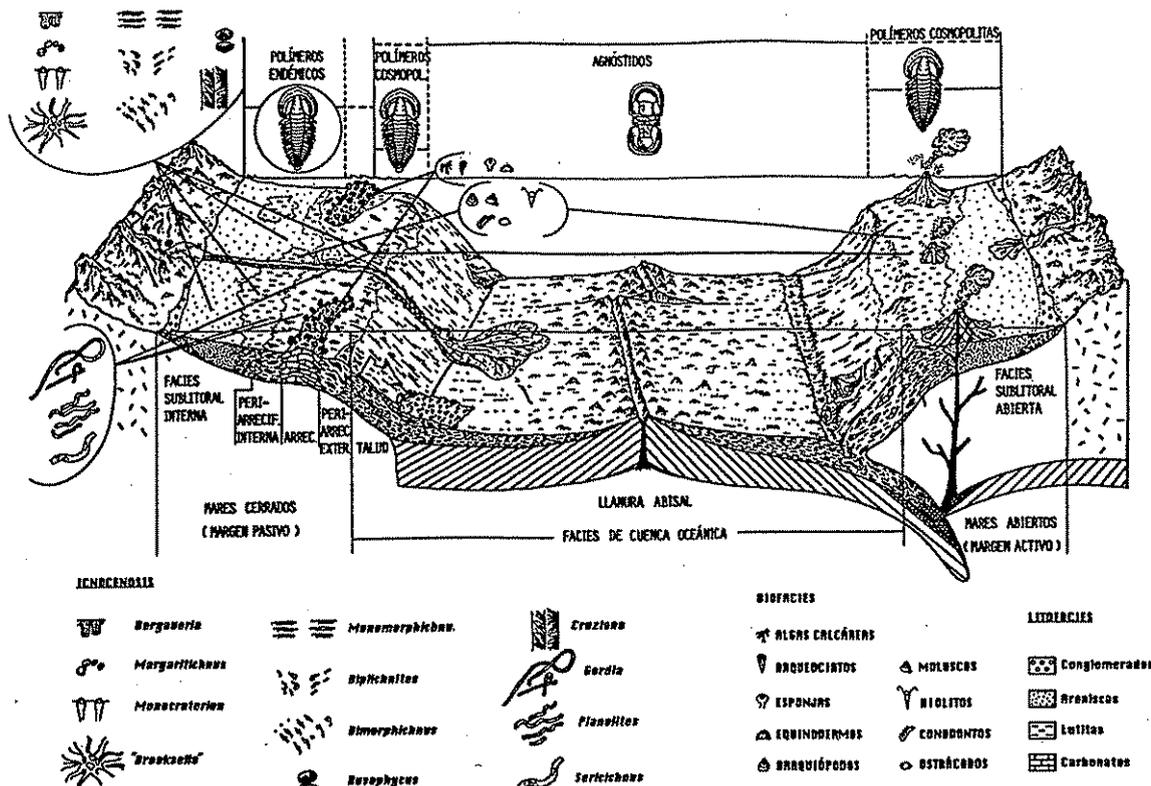


Figura 10: Distribución de los tres principales tipos de trilobites en los biomos marinos y de las facies en que se encuentran. Según Liñán (1995).

conocen, el tipo de apéndices y el desarrollo ontogénico. La actual falta de muchos datos paleobiológicos hace que no exista aún un consenso total en la clasificación.

Respecto a la configuración general y al número de segmentos, se puede decir que hay tres tipos básicos: los que no presentan tórax como *Naraoia* incluidos en el Orden Nektaspida; los que presentan 2-3 segmentos torácicos (**miómeros**) como *Agnostus*, incluidos en orden Agnostida y en tercer lugar los que presentan más de cuatro segmentos (**polímeros**) que son todos los grupos mayores (Ordenes, Subordenes o Superfamilias) restantes que están incluidos en el centro de la fig. 8). Los Nektaspida se diferencian también del resto en que no tienen el cefalón calcificado; y los Agnostida presentan apéndices muy diferentes (fig. 9) que los relacionan con los crustáceos y que para algunos autores serían más parecidos al grupo ancestral del que derivarían los trilobites.

En la figura 8 puede observarse que los trilobites aparecieron súbitamente en el Cámbrico inferior como un grupo más que participó del modelo de explosión evolutiva que supuso la radiación generalizada del Cámbrico. Procederían probablemente de artrópodos ancestrales sin esqueleto calcificado que adquirieron súbitamente la facultad de mineralizar su exoesqueleto quedando registrados con asiduidad desde ese momento en los estratos marinos.

### Paleoecología

Los trilobites fueron animales exclusivamente marinos (fig. 10). Los del Orden Agnostida, también llamados **miómeros**, debieron ser organismos pelágicos que, por las facies en que se encuentran, vivían en aguas oceánicas o en aguas neríticas distales con comunicación con el mar abierto. Por eso se encuentran en las rocas presumiblemente acumuladas en el bioma de cuenca oceánica o en el sublitoral más externo (circalitoral).

La mayoría de los **trilobites polímeros** del Cámbrico debieron de ser bentónicos vágiles que formaban parte del bioma sublitoral, aunque la mayoría tendrían la capacidad de nadar, al menos cerca del fondo (nectobentónicos) y serían consumidores primarios. Los trilobites polímeros presentan un acusado provincialismo con diferentes taxones en cada provincia. Dentro de cada provincia paleobiogeográfica se puede diferenciar entre formas endémicas, que tienen una distribución local, y faunas más cosmopolitas de gran distribución. Las cosmopolitas se encuentran frecuentemente asociadas a trilobites miómeros por lo que debieron caracterizar el menos restringido bioma sublitoral circalitoral, aunque también debieron de existir en el bioma sublitoral más somero (infralitoral).

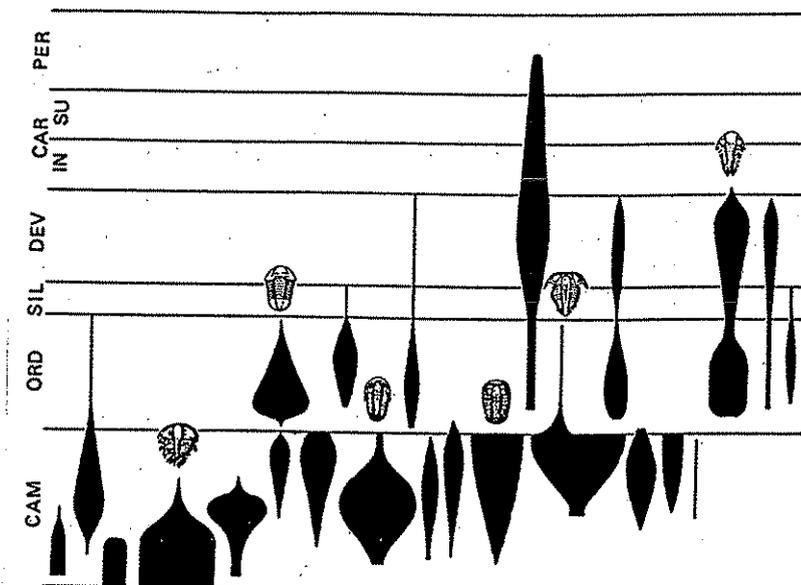


Figura 11: Distribución temporal de la diversidad de trilobites y extinciones mayores que sufrieron.

### Biocronología y evolución

Los trilobites aparecieron en el Cámbrico hace 550 millones de años y se extinguieron al final del Pérmico hace 250 millones de años. Durante 300 años, estos artrópodos primitivos poblaron los mares. En el Cámbrico fue el grupo animal dominante y es donde alcanzan su mayor diversificación (fig. 11). Al final del Cámbrico sufren la mayor extinción de todos los grupos, de la que logran recuperarse en el Ordovícico, al final del cual vuelven a tener una caída en su diversidad que recuperan ligeramente en el Devónico, al final del cual se extinguen la mayoría de los grupos para constituir en el Carbonífero y el Pérmico un grupo biológico residual que se extinguiría finalmente en este último Período de la Era Paleozoica.

La abundancia de los trilobites hasta el Devónico y su rápida evolución ha hecho que sus especies sean buenos marcadores biocronológicos y se empleen para ajustar cada vez mejor la escala de tiempo geológico de la Tierra y para correlacionar con su presencia estratos rocosos muy alejados entre sí.

### Los trilobites de Aragón.

Los primeros dibujos conocidos sobre trilobites se deben a Lhwyd, conservador del Museo de Oxford y el nombre Trilobitae sería acuñado por el alemán Walcht en 1771. Son fósiles bien conocidos desde 1850 en que Barrande los figura ampliamente y estudia en Bohemia. En España, habían sido ya figurados como cangrejos fósiles por Torrubia (1754) que los encuentra en el Ordovícico de Molina de Aragón (Prov. de Guadalajara), sin embargo no existen auténticas monografías sobre ellos hasta Mallada (1875).

En Aragón, los trilobites se han encontrado en las rocas del Cámbrico, Ordovícico, Silúrico y Devónico, pero aún no en las del Carbonífero y

Pérmico donde predominan los materiales continentales. Estos terrenos paleozoicos marinos aparecen en la Zona Axial Pirenaica y en el núcleo de las Cadenas Ibéricas y Hespéricas (Sistema Ibérico). En el Pirineo se conocen trilobites en el Silúrico y Devónico, en las Cadenas Ibéricas en las rocas del Cámbrico-Devónico, y en las Cadenas Hespéricas en el Ordovícico-Devónico.

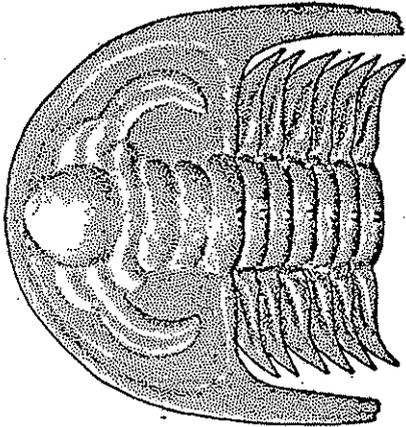
Los trilobites son más abundantes en el Sistema Ibérico donde recientemente se han publicado amplias monografías entre las que destacan las de Sdzuy (1961) o Liñán y Gozalo (1986) para el Cámbrico; la de Hammann (1992) para el Ordovícico; y la de Gandl (1972) para el Silúrico y Devónico.

Una representación de los géneros más comunes puede verse en las láminas 1-4.

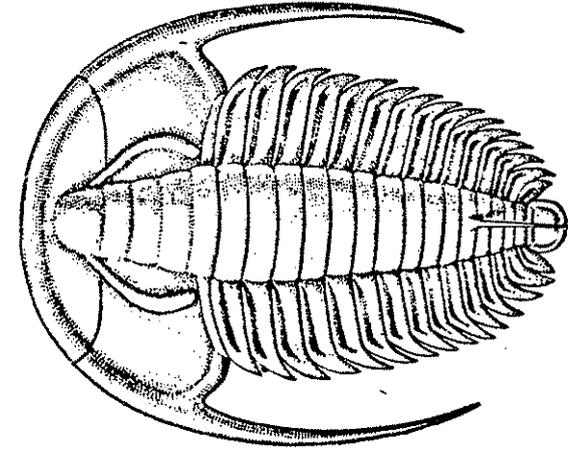
### Referencias

- GANDL, J. (1972). Die Acastavinae und Asteropyginae (Trilobita) Klüberiens (NE-Spanien). *Abh. Senck. Nat. Ges.*, 530, 1-183, 15 lám.
- HAMMANN, W. (1992). The Ordovician trilobites from the Iberian Chains in the province of Aragón, NE-Spain. I. The Trilobites of the Cystoid Limestone (Ashgill Series). *Beringeria*, 6, 1-219, 37 lám.
- LIÑÁN, E. y GOZALO, R. (1986). Trilobites del Cámbrico Inferior y Medio de Murero (Cordillera Ibérica). *Mem. Museo Pal. Univ. Zaragoza*, 2, 1-104, 37 lám.
- LIÑÁN, E. y SEQUEIROS, L. (1978). *Geología de Aragón. Rocas y Fósiles*. Guara Editorial, Zaragoza, 122 pp.
- MALLADA, L. (1875). Sinopsis de las especies fósiles que se han encontrado en España. Tomo I. Sistemas Siluriano, Devoniano y Carbonífero. *Bol. Com. Mapa Geol. España*, 7 (1), 1-160, 11 lám.
- SDZUY, K. (1961). Das Kambrium Spanien, Teil II, Trilobiten. *Ak. Wiss. Lit. Abh. math. naturwiss. Kl.*, 7 (8), 217-408, 34 lám.
- TORRUBIA, J. (1754). *Aparato para la Historia Natural española. Tomo I*. Imprenta de los herederos de Don Agustín de Gordejuela y Sierra, Madrid, 204 pp. Facsímil del Instituto de Geología Económica, C.S.I.C.-Universidad Complutense, Madrid, 1974.
- WHITTINGTON, H. B. (1992). *Trilobites. Fossils illustrated*, 2, Boidell Press, 145 pp., 120 lám.

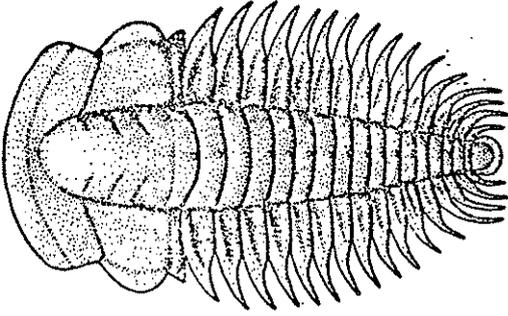
TRILOBITES DEL CAMBRICO INFERIOR Y MEDIO DE LA CORDILLERA IBÉRICA



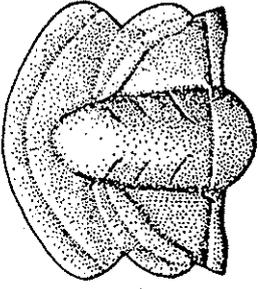
Andalusiana



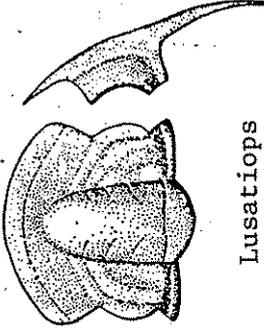
Redlichia



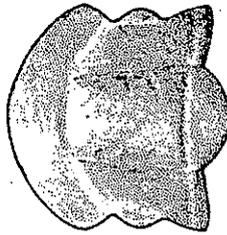
Hamatolenus



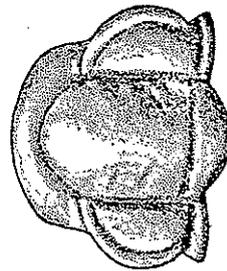
Termierella



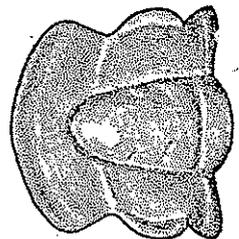
Lusatiops



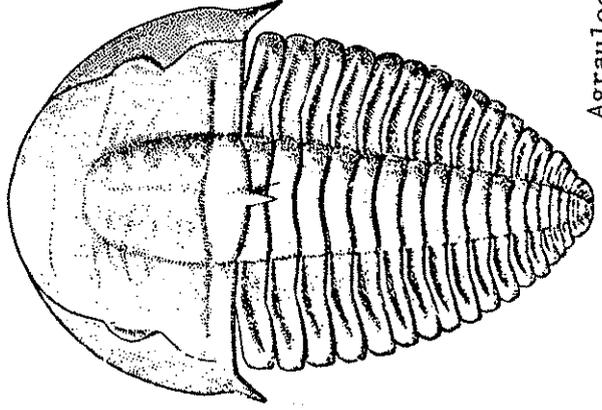
Kingaspis



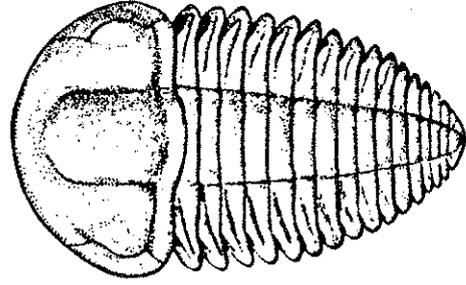
Mimacca



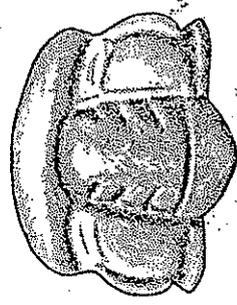
Alueva



Agraulos



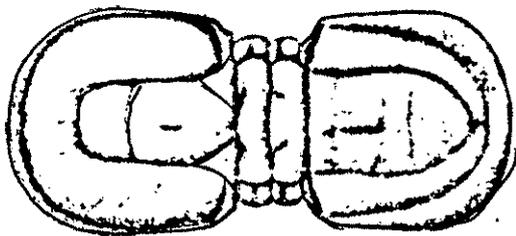
Ellipsocephalus



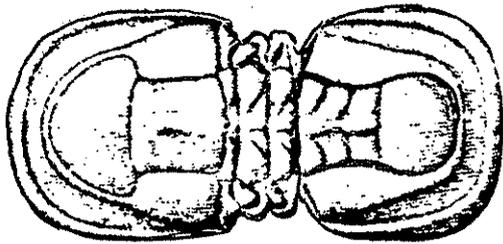
Strenuaeva

TRILOBITES DEL CAMBRICO MEDIO DE LA CORDILLERA IBÉRICA

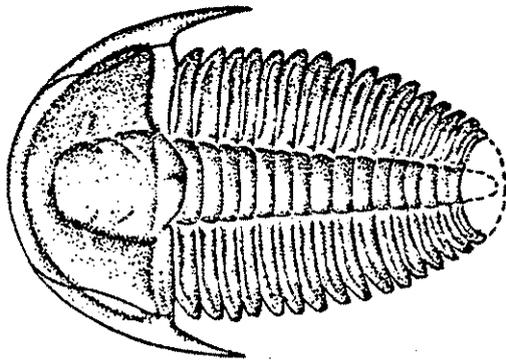
2



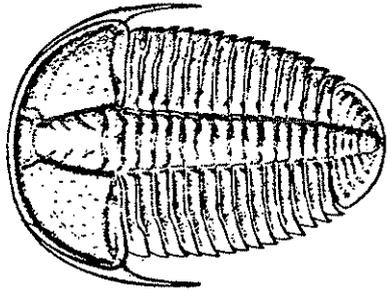
Peronopsis



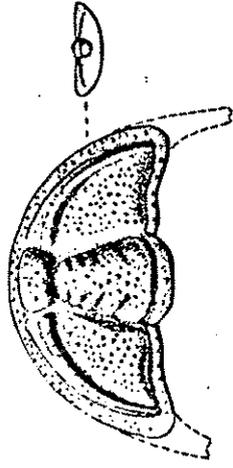
Condylopyge



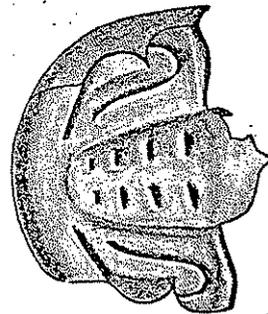
Bailiella



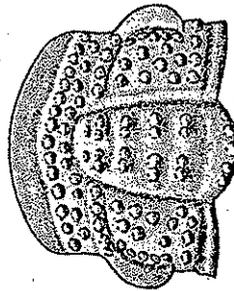
Conocoryphe



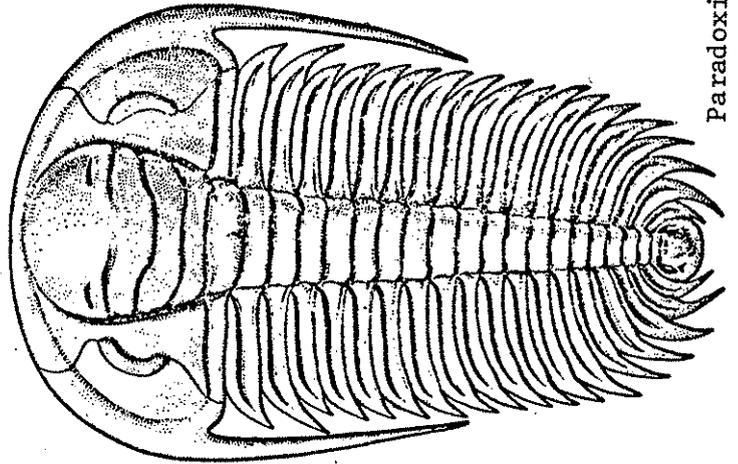
Ctenocephalus



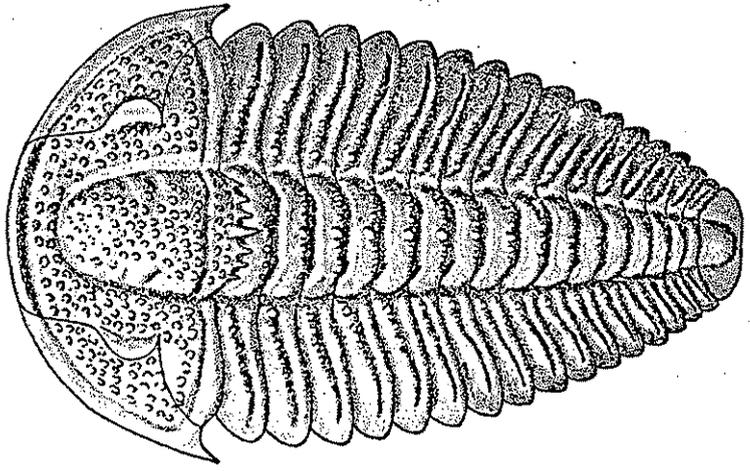
Badulesia



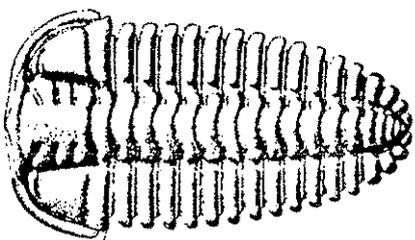
Pardailhanina



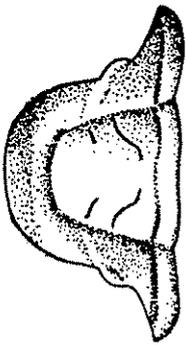
Paradoxides



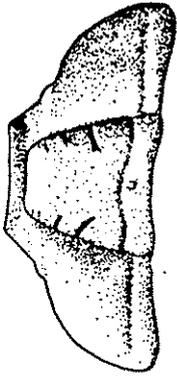
Solenopleuropsis



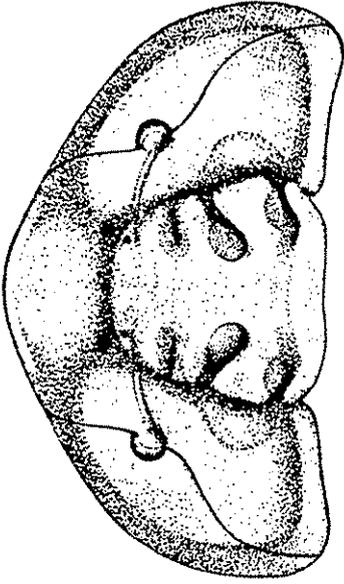
Placoparia



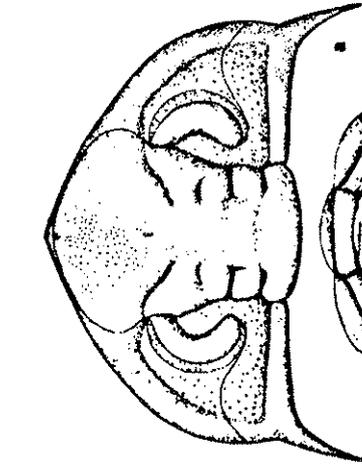
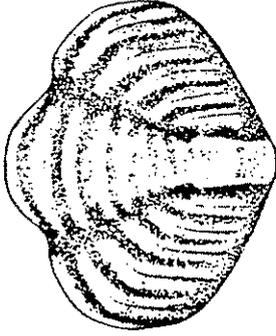
Eohomalonotus



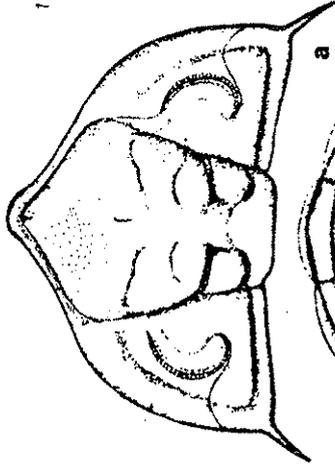
Colpocoryphe



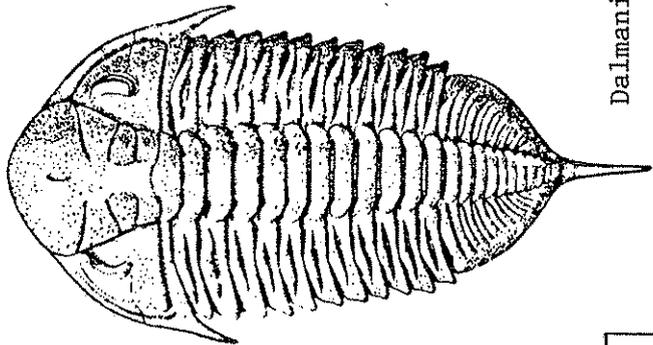
Neseuretus



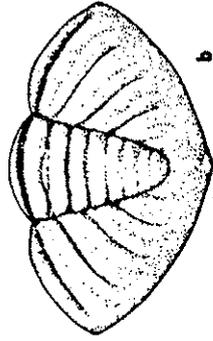
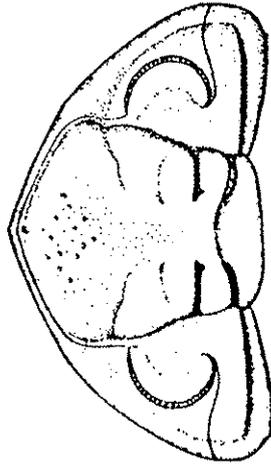
Mucronaspis



Crozonaspis



Dalmanitina



Klouckia

