

## HISTORIA EVOLUTIVA DE LOS TRILOBITES

Isabel Rábano

Museo Geominero, Instituto Tecnológico Geominero de España,  
Ríos Rosas 23, 28003 Madrid. — i.rabano@itge.mma.es

### Resumen

Se realiza una síntesis del estado actual del conocimiento acerca de la macro- y microevolución de los trilobites, artrópodos marinos exclusivos del Paleozoico. Las heterocronías del desarrollo, junto con otras tendencias evolutivas, fueron un factor importante en la aparición de nuevos taxones. Desde el punto de vista cladogenético, su aparición en el Cámbrico basal fue seguida de una rápida diversificación, que alcanzó su máximo apogeo durante el Ordovícico. El grupo comienza a declinar en el Silúrico, sufrió los eventos globales que tuvieron lugar en el Devónico Medio y Superior, y llega a ser un grupo residual en el Carbonífero hasta su extinción en el Pérmico Superior.

**Palabras clave:** Trilobites, Macroevolución, Microevolución, Paleozoico.

### Evolutionary History of the Trilobites

#### Abstract

The state of the art of the evolutionary history of the trilobites has been summarized. Heterochronic changes, as well as other evolutionary trends, played an important role in the emergence of new taxa. The basal Cambrian radiation was followed by an accelerated cladogenesis. The early Ordovician marked the appearance of the major clades that dominate subsequent trilobite history. During the Middle and Upper Devonian, trilobites were affected negatively by the global events that took place, and during the Carboniferous they were restricted to only one order until their extinction in the Upper Permian.

**Key words:** Trilobites, Macroevolution, Microevolution, Paleozoic.

## INTRODUCCIÓN

Los trilobites constituyen un grupo avanzado de artrópodos, cuya aparición en el Cámbrico Inferior dio lugar a una rápida cladogénesis, sobreviviendo durante 300 millones de años hasta su extinción en el Pérmico Superior. Hay que considerarlos pues como uno de los grupos de invertebrados más longevos y diversificados de todos los tiempos, que llegó a ocupar prácticamente todos los nichos ecológicos en los mares paleozoicos.

Su relación filogenética con el clado Arachnomorpha parece más que probable, como revelaron los análisis cladísticos efectuados, entre otros, por Briggs y Fortey (1989), Briggs et al. (1992) y Wills et al. (1998). Éste agrupa, además de a los trilobites, a los quelicerados y a un grupo de artrópodos problemáticos del Cámbrico de Burgess Shale en la Columbia Británica canadiense (ver Fig. 1). Los trilobites ocupan la posición más basal dentro de Arachnomorpha, aunque desde sus orígenes fueron ya un grupo muy evolucionado. Su historia cladogenética tuvo que haberse iniciado mucho antes del Atdabaniense/Ovetiense (Cámbrico Inferior), cuando se registran los primeros trilobites con exoesqueleto mineralizado, y ha quedado descartado que fueran los antecesores de muchos grupos de artrópodos primitivos.

El clado Trilobita posee como caracteres diagnósticos generales la presencia de puntas genales en el cefalón, unas suturas ecdisiales en posición dorsal, un hipostoma libre en

posición ventral y el tipo de exopodito en los apéndices torácicos. Los géneros del Cámbrico Inferior *Olenellus* (suborden Olenellina) y *Eoredlichia* (suborden Redlichina) tipifican la morfología más primitiva (Fortey y Owens, 1997): poseen una convexidad dorsoventral moderada, un caparazón de contorno oval, con puntas genales; el tórax está compuesto por un elevado número de segmentos espinosos, de los cuales el tercero es macropleural; no hay fulcros en las articulaciones, de forma que el cuerpo podía arquearse considerablemente; el pigidio es pequeño, pero posee más de un segmento; los ojos son grandes, y su extremo anterior se acerca a la parte anterior de la glabella; la cresta y lóbulo del ojo forman una estructura continua (el lóbulo ocular), que puede estar subdividido por uno o más surcos. La superficie visual de estos trilobites se encuentra rodeada por una sutura, de forma que ésta se pierde durante la muda. Por lo que se refiere a la posición del hipostoma, en estos trilobites primitivos está conectado al margen interno de la doblez ventral. Poco se sabe acerca de los primeros estados ontogenéticos de los trilobites *Olenellina* y *Redlichina*, pero aparentemente no poseían una larva protaspis calcificada.

A partir de este plan corporal primitivo, los trilobites desarrollaron una amplia variedad de morfologías (Fig. 2), algunas de ellas muy complejas, lo que unido a la rápida variación temporal que sufrieron, les hace ser unos sujetos muy apropiados para la investigación de tendencias evolutivas.

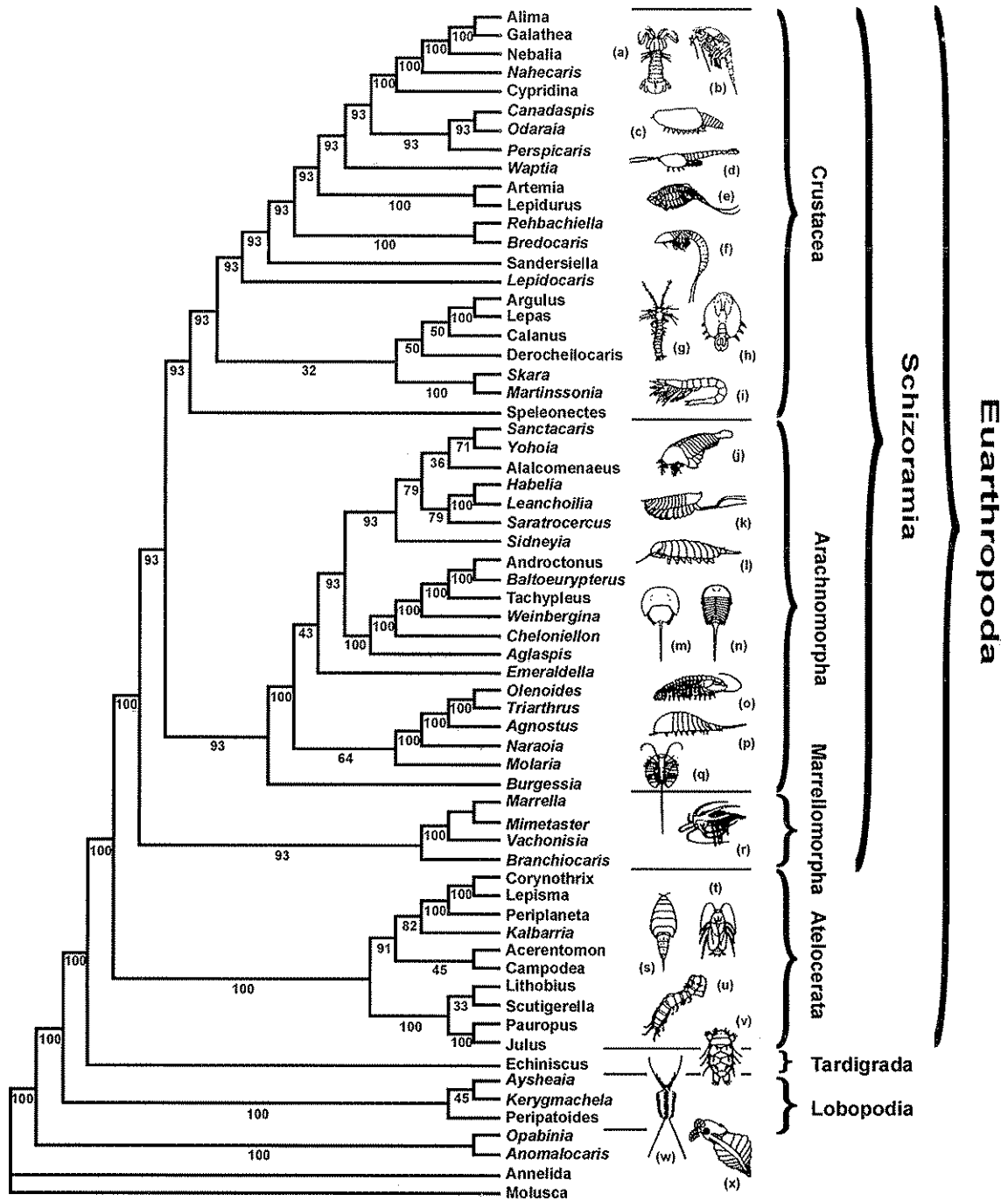


Fig. 1.- Cladograma según el método "50% majority rule consensus" de diferentes géneros de artrópodos fósiles y actuales. Géneros figurados: (a) *Alima*, (b) *Nebalia*, (c) *Canadaspis*, (d) *Waptia*, (e) *Lepidurus*, (f) *Sandersiella*, (g) *Derocheilocaris*, (h) *Argulus*, (i) *Martinssonina*, (j) *Sanctacaris*, (k) *Leancoilia*, (l) *Sidneyia*, (m) *Tachypleus*, (n) *Aglaspis*, (o) *Triarthrus*, (p) *Molaria*, (q) *Burgessia*, (r) *Marrella*, (s) *Kalbarria*, (t) *Periplaneta*, (u) *Lithobius*, (v) *Echiniscus*, (w) *Kerygmachela*, (x) *Anomalocaris*. Según Wills et al., 1998, fig. 2.1.

## TENDENCIAS EVOLUTIVAS EN SUCESIONES DE ESPECIES

Como ya dijimos anteriormente, la gran diversidad y complejidad morfológica, así como la notable variación que sufrieron a lo largo de los 300 millones de años que duró la historia del grupo, ha hecho posible el reconocimiento de diferentes tendencias evolutivas. Como ejemplo de las mismas, citaremos la reducción o pérdida de los ojos, la hipertrofia ocular y su migración en sentido anterior, la modificación progresiva de las estructuras relacionadas con el enrollamiento, el incremento del número de costillas pigidiales, o las heterocronías del desarrollo, que merecen ser consideradas todas ellas con cierto detalle.

*Reducción o pérdida ocular.* Parece ser un carácter derivado, ya que los trilobites primitivos presentan unos ojos bien desarrollados. La aparición de formas ciegas se produce de una forma independiente en muchos grupos, como en Agnostida, Proetida, Trinucleacea, Conocoryphidae, Dalmanitidae o Phacopidae (Fig. 3), y resulta difícil de interpretar. Podría ser el resultado de una pedomorfosis progresiva (la condición larvaria se mantiene en el adulto del descendiente). A una escala global, la reducción de los ojos podría estar ligada a periodos de eustatismo. Los trilobites se adaptaron a vivir en zonas profundas (incluso enterrados), donde no penetraba la luz.

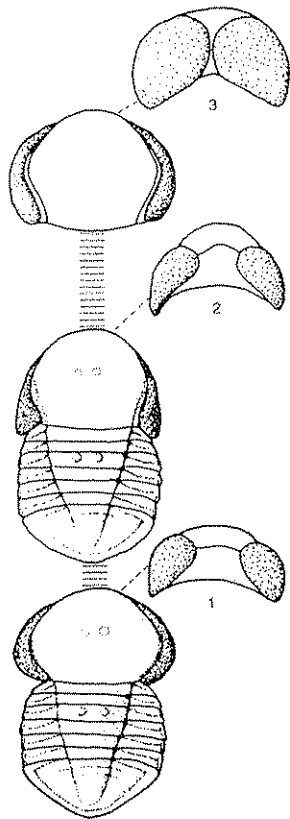


Fig. 4.- Convergencia anterior de los ojos en el género ordovícico *Pricyclopyge*. 1, *P. binodosa eurycephala*; 2, *P. binodosa binodosa*; 3, *P. synophthalma* (nótese la fusión de los ojos). Según Fortey & Owens, 1990, fig. 5.1b.

**Hipertrofia ocular.** Un caso totalmente opuesto de desarrollo ocular tuvo lugar en trilobites con ojos hipertrofiados, que documentan una tendencia hacia la migración progresiva, en sentido anterior, de las superficies visuales. Este desarrollo alcanzó su máxima expresión cuando ambos ojos se fusionaron y formaron un único ojo gigante. Dicho proceso se registra únicamente entre trilobites pelágicos ordovícicos, como en los cyclopygidos ordovícicos *Cyclopyge*, *Pricyclopyge* y *Microparia*. Sin embargo, sólo se conoce la línea evolutiva completa en *Pricyclopyge* (Fig. 4). Este trilobites era mesopelágico y capaz de detectar luces de baja intensidad por el incremento desmesurado del número de lentes en la superficie visual. El aumento de agudeza visual proporcionaría grandes ventajas a este animal durante su natación activa en zonas profundas de la plataforma.

**Estructuras relacionadas con el enrollamiento.** Por lo que respecta al enrollamiento del caparazón, una actitud defensiva que se inicia selectivamente en el Cámbrico Inferior y que ha sido reconocida en todos los trilobites post-cámbricos, el proceso involucra diferentes partes del exoesqueleto, por lo que los cambios operados en el mismo afectaron normalmente de una forma conjunta al cefalón y al pigidio. Así, por

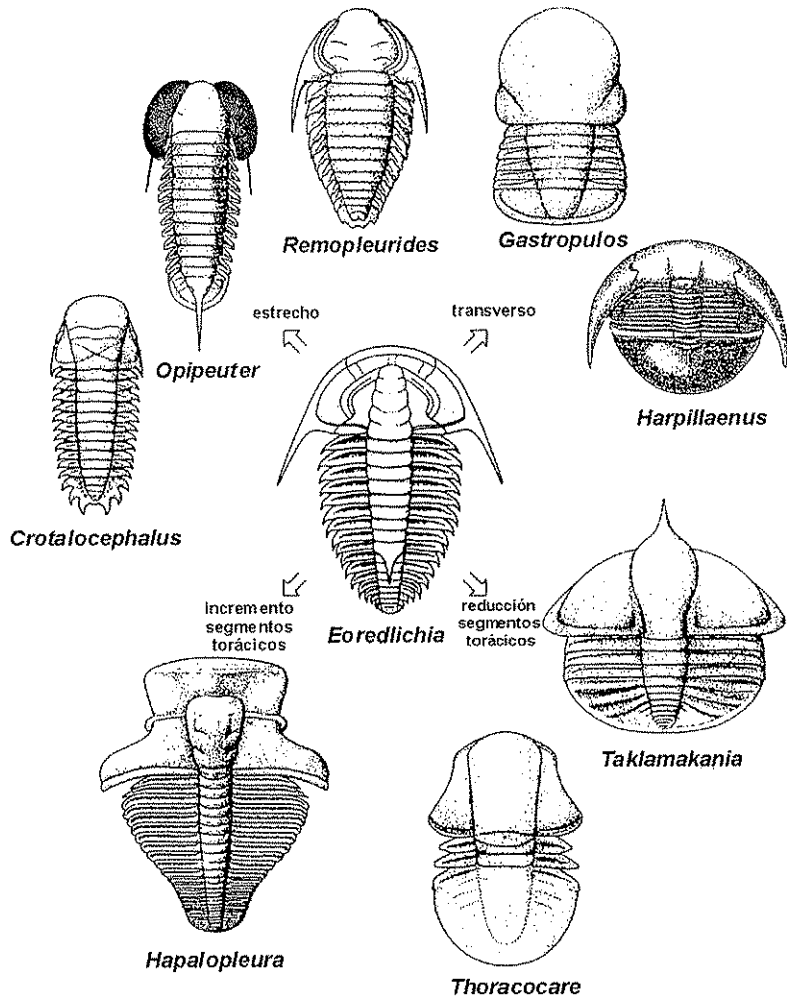


Fig. 2.- Variaciones producidas a lo largo del tiempo en el exoesqueleto de los trilobites, por comparación con la morfología primitiva (tipificada por *Eoredlichia*). Según Fortey y Owens, 1997, fig. 189.

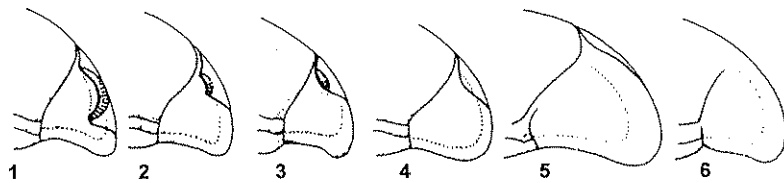


Fig. 3.- Migración lateral de la sutura, acompañada por una migración, reducción y desaparición de los ojos en phacópodos del Devónico Superior de Alemania. 1, *Phacops circumspectans*; 2, *Phacops wedekindi*; 3, *Cryphops? ensae*; 4, *Trimeroccephalus mastophthalmus*; 5, *Dianops limbatus*; 6, *Ductina ductifrons*. Según Moore, 1959, fig. 47.

ejemplo, un desarrollo de crestas en el margen pigidial se vio acompañado por un aumento del número de fosetas en la doblez o en el margen cefálico, y viceversa. El primer caso se encuentra muy bien documentado en el cheirúrido ordovícico *Placoparia*, cuyas especies sucesivas, a lo largo de 10-12 millones de años, fueron incrementando las estructuras coadaptativas en el cefalón y pigidio, favoreciendo una oclusión más eficaz del caparazón frente a condiciones adversas (Fig. 5).

**Incremento del tamaño del pigidio.** Otro ejemplo de tendencia evolutiva bien diferenciada lo constituye el aumento en el número y desarrollo de las costillas pigidiales. En muchas formas tales modificaciones ocurren paralelamente al incre-

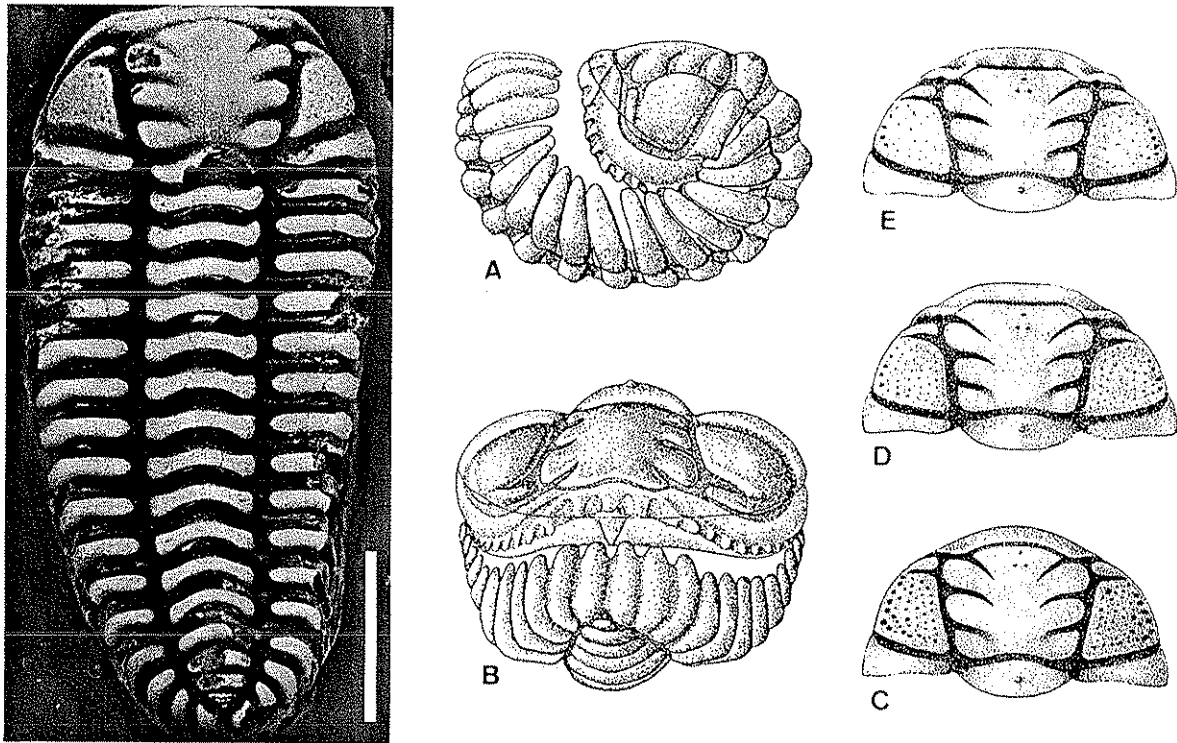


Fig. 5.- Evolución de las estructuras coadaptativas en el cheirúrido *Placoparia*. Foto de la izquierda, ejemplar completo de *Placoparia (Placoparia) cambriensis*, del Ordovícico de Ventas con Peña Aguilera (Toledo). Escala gráfica: 1 cm (Museo Geominero, Madrid). A-B, ejemplar en vías de enrollamiento de *P. (Coplacoparia) borni*, en vista lateral (A) y frontal (B). C-E, sucesión de especies del género *Placoparia* en el Ordovícico del SO de Europa. Cranidios de *P. (Placoparia) cambriensis* (C), *P. (Coplacoparia) tournemini* (D) y *P. (Coplacoparia) borni* (E). A-B, según Hammann, 1971; C-E, según Henry y Clarkson, 1975.

mento de talla de los individuos adultos, siendo dicho proceso más complejo de interpretar ya que, por contraste con las tendencias anteriores, involucra más de un carácter. Se ha sugerido que ello podría estar relacionado con el aumento del número de apéndices en la porción ventral del caparazón, lo que resultaría en una mejoría de la función respiratoria en animales que vivían en medios pobremente oxigenados, como los olénidos.

**Heterocronías del desarrollo.** Otro grupo de tendencias evolutivas en los trilobites se encuentran relacionadas con fenómenos heterocrónicos, que resultaron ser un mecanismo de especiación importante entre estos artrópodos fósiles, sobre todo durante el Cámbrico. En muchas especies se conocen ya sus series ontogenéticas completas a partir de las larvas protaspis, lo que ha permitido realizar estudios detallados de los cambios heterocrónicos ocurridos en diversos grupos (Whittington, 1981; McNamara, 1978, 1981, 1982, 1983; Edgecombe y Chatterton, 1986; Feist, 1995). Así, un fenómeno pedomórfico como la progénesis (adquisición precoz de la madurez sexual) se encuentra asociado frecuentemente a trilobites cuya talla adulta es especialmente pequeña. Como ejemplo citaremos el género del Cámbrico australiano *Galahetes*, originado por progénesis a partir de *Xystridura*. McNamara (1981) demostró que los caracteres de los adultos de *Galahetes* eran paralelos a aquellos reconocidos en los estados juveniles de *Xystridura templetonensis* (Fig. 6). Un caso extremo del fenómeno progenético se encuentra representado por *Acanthopleurella*, del Ordovícico británico, que constituye a su vez el trilobite más pequeño conocido (los adultos de *A. stipulae* miden como máximo 1.07-1.50 mm de longitud sagital). Esta forma se interpreta que derivó progenéticamente a partir del género *Conophrys* (Fig. 7), del que se diferencia básicamente por el menor número de segmentos torácicos (Fortey y Rushton, 1987).

Por otra parte, también se han documentado fenómenos peramórficos entre los trilobites, cuando la forma adulta del supuesto antepasado se mantiene presente en los estados juveniles de los descendientes. De este modo se han explicado las relaciones filogenéticas observadas entre las especies ordovícicas de los encrinúridos *Encrinuroides uncatus* y *E. neuter*. Los individuos adultos de *E. uncatus* son muy parecidos a los estados holaspis juveniles de *E. neuter* al haberse prolongado el desarrollo ontogenético de la primera especie mencionada (Evitt y Tripp, 1977). Otro caso de peramorfosis (hipermorfosis) lo constituye el género *Illaenopsis*, del Ordovícico inferior de Gales. La mayoría de los nileidos miden de 5 a 10 cm de longitud sagital, mientras que el tamaño final en los *Illaenopsis* adultos puede ser de más del doble de dicho valor. Este hecho se explicaría porque durante la ontogenia tuvo lugar un desplazamiento del tamaño. El pigidio inmaduro de *Illaenopsis*, constituido por un pigidio transitorio que incluye un segmento torácico, es el de mayor tamaño conocido entre todos los trilobites (Fortey y Owens, 1987).

#### RECURRENCIA EN EL TIEMPO DE DETERMINADOS MORFOTIPOS

En la figura 8 se resumen los morfotipos reconocidos por Fortey y Owens (1990), algunos de ellos ligados a determinados modos de vida.

El denominado **pelágico**, descrito originalmente por Fortey (1985), se refiere a los trilobites epi- y mesopelágicos de ojos hipertrofiados y pleuras torácicas reducidas.

El morfotipo **phacomorfo** se caracteriza por formas isopigias, con ojos prominentes, una glábelo expandida anteriormente y un pigidio fuertemente segmentado. Son trilobites típicos de plataformas someras y con hábitos desde predadores hasta detritívoros.

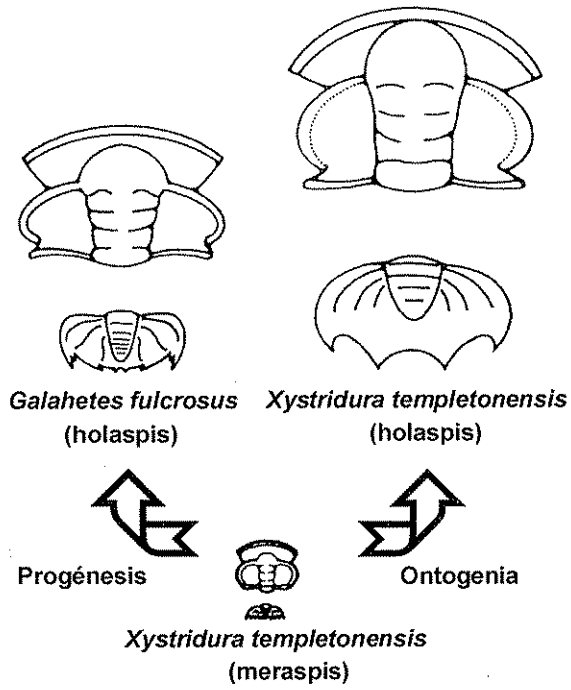
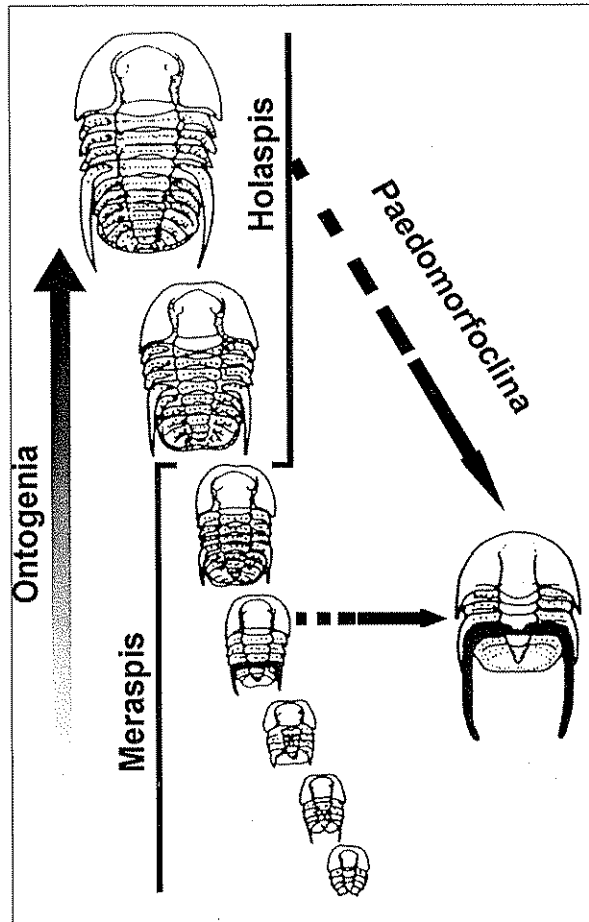


Fig. 6.- Evolución progenética de *Galahetes* a partir de *Xystridura*. Para explicación, ver texto. Según McNamara, 1986, fig. 11.

Fig. 7.- Posible origen pedomórfico de *Acanthopleurella* a partir de *Conophrys*. Según Fortey y Owens, 1990, fig. 5.3.



Caracteres morfológicos

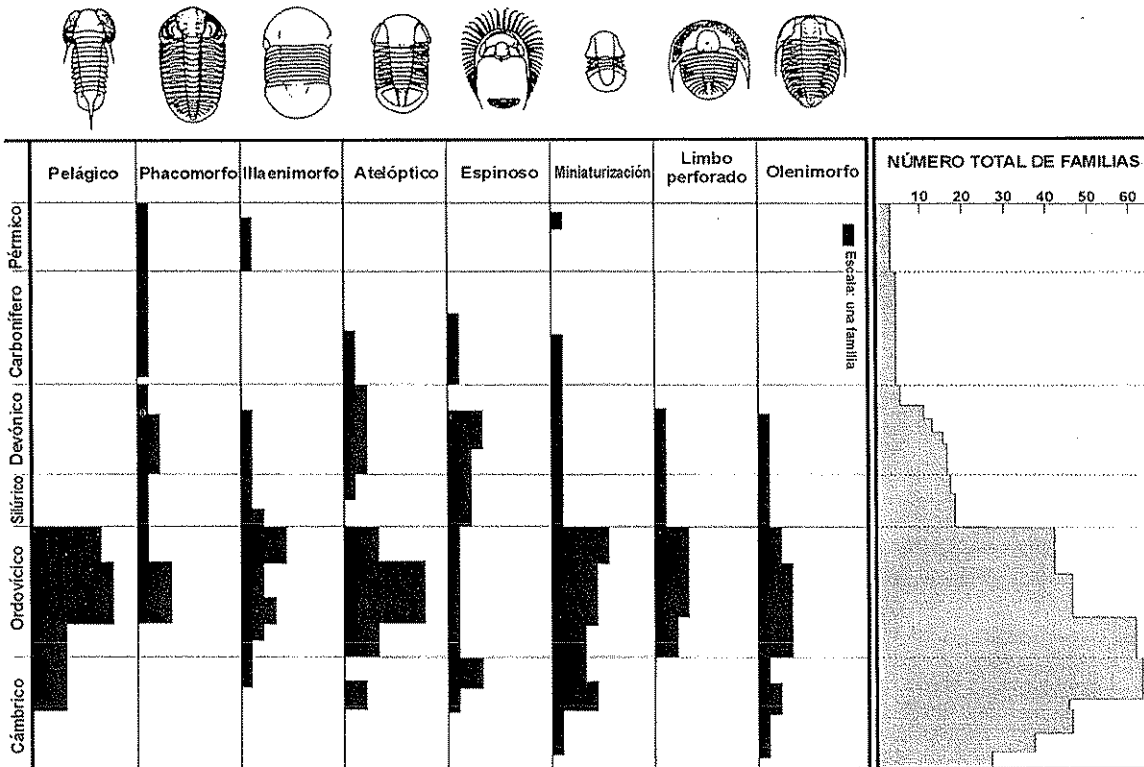


Fig. 8.- Diferentes morfotipos de trilobites aparecidos a lo largo de su historia. Ver texto para explicación. Según Fortey y Owens, 1997, fig. 200.

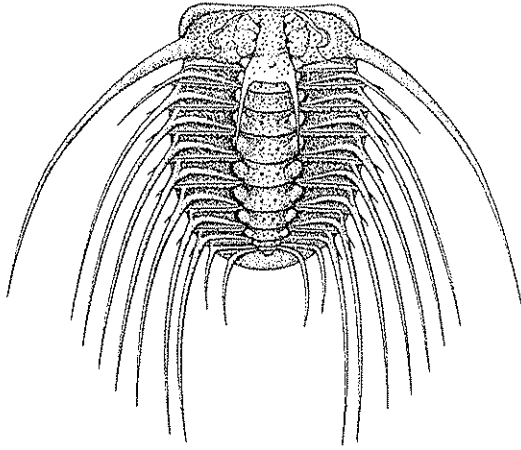


Fig. 9.- Reconstrucción de *Selenopeltis gallica*, trilobites odontopleurido del Ordovícico Medio de Calzada de Calatrava (Ciudad Real). Según Hammann y Rábano, 1987, fig. 11.

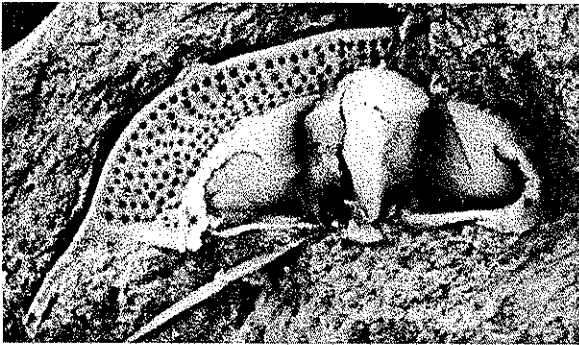


Fig. 10.- *Myttonia* sp., un raro trinucleído del Ordovícico Medio de Pozuelos de Calatrava (Ciudad Real). Colección Museo Geominero, Madrid. Figurado en Rábano, 1989.

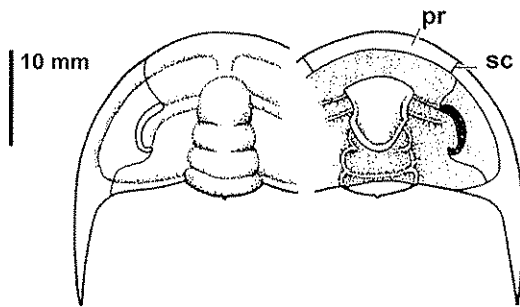


Fig. 11. -Ejemplo de hipostoma flotante en el género cámbrico *Dolerolenus*. Abreviaturas: pr: placa rostral; sc: sutura conectiva. Según Whittington, 1997, fig. 27.3.

Por su parte, en el morfotipo **atelóptico** se agrupan los trilobites de ojos reducidos, habitantes de aguas pericontinentales profundas.

Los trilobites del morfotipo **espinoso** presentan múltiples espinas marginales, como ocurre en los odontopleuridos (Fig. 9).

Los morfotipos **miniaturizados** reúnen formas cuyo tamaño adulto se reduce drásticamente hasta alcanzar sólo algunos milímetros como resultado de procesos heterocrónicos.

Otro morfotipo reconocido en estos artrópodos fósiles es aquel común a trinucleídos, harpétidos y dionídidos, que poseen en el cefalón un **limbo perforado** por numerosos canales (Fig. 10). El carácter primitivo es la presencia de una única hilera de canales, que en formas posteriores fueron multiplicándose.

El morfotipo **olenimorfo** se caracteriza por unos caparzones muy delgados y múltiples segmentos torácicos. Los trilobites que presentan esta morfología estaban adaptados probablemente a medios muy pobremente oxigenados; los múltiples segmentos proporcionaban mayores superficies respiratorias al multiplicarse los exopoditos.

Por último, el morfotipo **illaenimorfo** se refiere a trilobites con caparzones lisos. Es un carácter claramente polifilético, pues se da en grupos muy diferentes desde el Cámbrico Inferior hasta el Pérmico. Fue probablemente el resultado de más de una presión selectiva, pues se ha descrito en trilobites que ocuparon hábitats muy diferentes.

#### POSICIÓN DEL HIPOSTOMA: IMPORTANCIA FILOGENÉTICA

Fortey y Chatterton (1988) describieron la posición del hipostoma en relación con la doblez cefálica en la parte ventral del cefalón, y con la glabela en la parte dorsal. Este carácter se ha revelado muy importante para establecer relaciones filogenéticas entre los diferentes clados de trilobites.

La posición del hipostoma recibe el nombre de **flotante** (*natant condition*) cuando se encuentra inmerso en el tejido ventral del cefalón, por debajo de la porción anterior de la glabela y aparentemente desconectado del margen interno de la doblez (Fig. 11). Es muy frecuente en trilobites cámbricos y más rara en los post-cámbricos.

El hipostoma tiene una posición **conectada** (*conterminant condition*) cuando se encuentra adherido al margen interno de la doblez cefálica. Se encuentra muy extendida entre los trilobites post-cámbricos, aunque se han descrito algunos casos probables en los géneros cámbricos *Holmia*, *Redlichia* y *Xystridura*. En *Paradoxides* se da un caso extremo de este tipo de posición, en el que el hipostoma llega a fusionarse con la placa rostral (Fig. 12).

Por último, recibe el nombre de posición **desplazada** (*impendent condition*) cuando el hipostoma no se encuentra situado exactamente debajo de la glabela, si no desplazado hacia delante o hacia atrás con respecto a ésta, como ocurre en el género *Phacops* (Fig. 13).

En la figura 14 se resume la variación en el tiempo de la posición del hipostoma, uno de los caracteres utilizados por Fortey (1990) para construir el árbol filogenético de los trilobites.

En los trilobites más primitivos, olenélidos y redlichíidos, el hipostoma se encuentra conectado a la doblez ventral, por lo que la posesión de un hipostoma desplazado es un carácter derivado en estos artrópodos. Hay grupos en los que la posición del hipostoma es invariable a lo largo del tiempo: por ejemplo, en *Odontopleurida* y *Lichida* el hipostoma es siempre del tipo conectado, en *Ptychopariina* es flotante y en *Phacopidae* está siempre desplazado. En otros grupos se han documentado secuencias evolutivas en las que la posición del hipostoma ha variado (Fortey y Owens, 1997). Este es el caso del orden *Proetida*, que en estados primitivos presenta hipostoma flotantes y en estados más evolucionados estas

Fig. 12.- Ejemplos de hipostomas conectados. A, *Dysplanus* (Ordovícico); B, *Paradoxides* (Cámbrico). En este último, el hipostoma y el rostro forman una única placa. Abreviaturas: h: hipostoma; m: mácula; pr: placa rostral; sh: sutura del hipostoma; sr: sutura del rostro. Adaptado de Whittington, 1997, figs. 31.1 y 37.1.

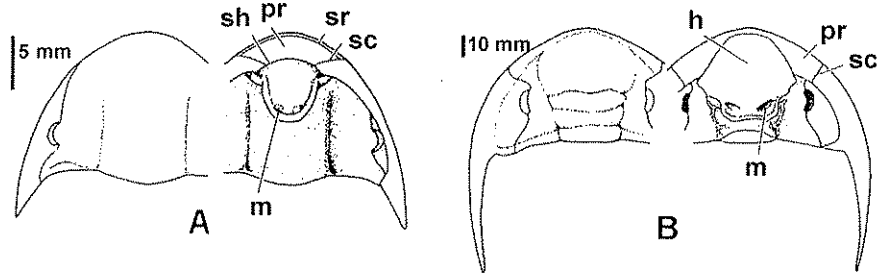


Fig. 13.- Cefalón del género devónico *Phacops* con hipostoma desplazado. Abreviaturas: aa: ala anterior del hipostoma; ap: ala posterior del hipostoma; pa: proceso alar; s: surco de enrollamiento; sf: sutura facial; sh: sutura del hipostoma. Según Whittington, 1997, fig. 36.2.

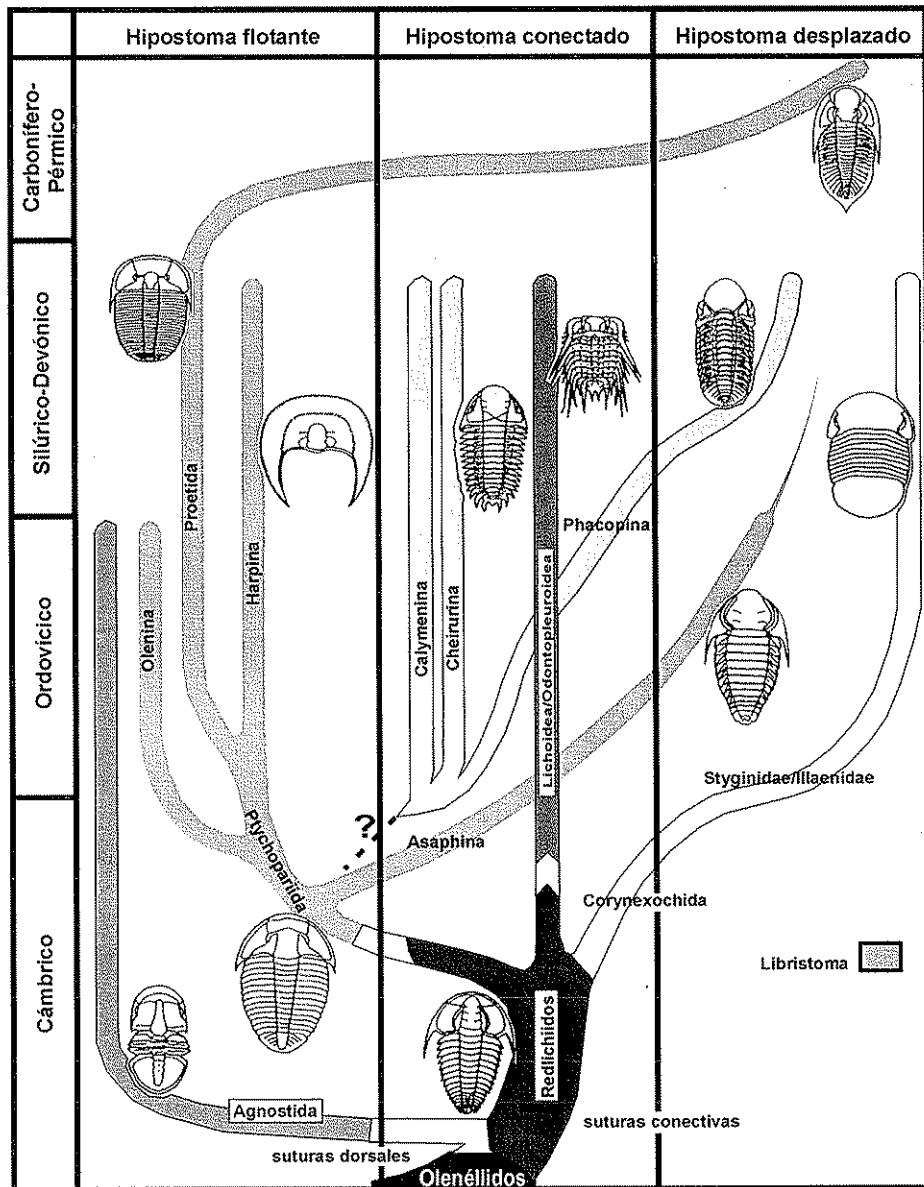
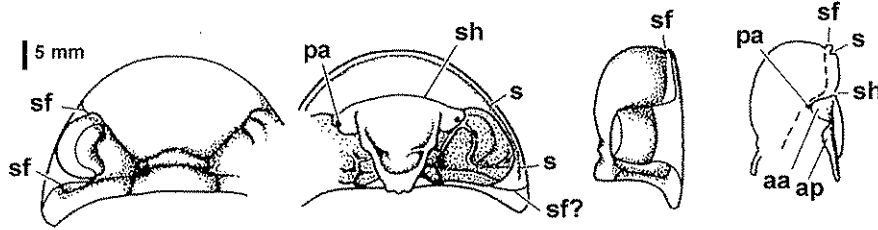


Fig. 14.- Árbol filogenético de Trilobita y posición del hipostoma en los diferentes clados del grupo a lo largo de su historia evolutiva. En su nueva clasificación, Fortey (1997) propone una subclase informal, Libristoma, que agruparía tanto a los trilobites con hipostomas flotantes como a los que derivaron de éstos por la unión secundaria del hipostoma a la doblez ventral (Proetida, Asaphida y Ptychopariida). Según Fortey y Owens, 1997, fig. 196.

placas se encuentran en conexión con la doblez ventral y desplazadas en relación con la glabella. La situación del hipostoma en el caparazón ventral se encuentra ligada al hábito alimenticio de los trilobites. Los últimos proétidos colonizaron probablemente los nichos ocupados previamente por trilobites styginidos (hipostomas conectados) o phacopidos (hipostomas desplazados).

### MACROEVOLUCIÓN DE LOS TRILOBITES

Los primeros trilobites que aparecen en el registro fósil pertenecen al orden Redlichiida (*Olenellina* y *Redlichiina*), identificados en depósitos de aguas someras del Cámbrico Inferior de China, Siberia, Australia, SO de Europa, Marruecos y parte occidental de EEUU. Las evidencias estratigráficas indican que la primera familia en registrarse pertenece a *Redlichiina* (Sdzuy, 1978), pero cladísticamente se ha apuntado que los olenélidos son los trilobites más primitivos. El importante evento cladogenético que tuvo lugar durante el Cámbrico Inferior culmina con los primeros registros de otros grupos, como eodiscinos y ciertos ptychopariidos. A partir de ese momento se produjo una diferenciación biogeográfica muy neta, con géneros endémicos en cada una de las regiones.

Aunque durante el Cámbrico Inferior y Medio tuvieron lugar diversos periodos de extinciones globales, es a finales del Cámbrico cuando se registra el primer gran evento de extinción masiva en la historia de los trilobites, superado únicamente por ciertos taxones pelágicos o típicos de aguas profundas, como *Agnostida* y algunos *Asaphida* (*Ceratopygidae*). Las causas de esta extinción masiva se desconocen, aunque pudo estar relacionada tanto con la regresión que tuvo lugar a finales del Cámbrico, como con la radiación de los nautilodeos carnívoros, principales predadores de los trilobites.

A lo largo del Ordovícico Inferior (*Tremadoc-Arenig*) aparecen los primeros representantes de muchos taxones que dominaron la historia posterior de los trilobites, como *Phacopida*, *Proetida*, ciertos *Corynexochida* (*Styginidae*, *Iliaenidae*) y la mayoría de *Asaphida* y *Lichida* (*Odontopleuroidea*, *Lichoidea*).

Los odontopléuridos ya se encuentran bien diferenciados en el *Arenig* con dos morfotipos principales en paleocontinentes y paleolatitudes diferentes, tipificados por *Selenopeltis* y *Ceratocephala*. Este hecho indica que los orígenes filogenéticos del grupo deben remontarse al Cámbrico Superior. Por su parte, los lichidos aparecen en el Cámbrico Medio, pero su

representación es escasa hasta mediados del Ordovícico, a partir del cual su registro es continuo hasta el Devónico.

Algunas de las familias que surgen a lo largo del Ordovícico Inferior sobrevivieron entre 50 y 100 millones de años; la supervivencia de los grupos post-cámbricos fue pues muy superior a la alcanzada por unidades comparables taxonómicamente de trilobites cámbricos, cuya duración no rebasó los 40 millones de años.

El Ordovícico constituye por tanto el periodo de mayor apogeo de los trilobites, durante el cual estos artrópodos colonizaron todo tipo de ambientes marinos, al tiempo que alcanzaron la máxima diversidad morfológica (ver Fig. 8). Algunos de los morfotipos surgidos en este periodo se repitieron en periodos posteriores, hasta el extremo de que los últimos trilobites (proetáceos) replican morfologías de géneros ordovícico-devónicos.

La rápida cladogénesis que tuvo lugar durante el Ordovícico declina cerca del límite Ordovícico-Silúrico, probablemente como consecuencia del evento regresivo glacial fini-Ordovícico y la crisis climática consiguiente. En el Ordovícico Superior tiene lugar la desaparición de *Agnostida*, la mayoría de *Asaphida* (*Asaphacea*, *Remopleuracea*, *Cyclopygacea*) y ciertos *Ptychopariida* (*Ptychopariina*, *Olenina*).

A partir del Silúrico, los trilobites muestran pocos cambios en sus morfologías, continuando su representación muchas de las familias originadas en el periodo anterior: *Phacopidae*, *Dalmanitidae*, *Cheiruridae*, *Calymenidae*, *Harpedidae*, *Styginidae*, *Lichidae*, etc. Las faunas del Silúrico y Devónico son muy parecidas en su composición, dominando en las asociaciones los phacópidos y dalmanítidos. Los importantes eventos bióticos globales que se produjeron durante el Devónico Medio y Superior tuvieron como resultado la extinción de todos los grupos de trilobites, a excepción del orden *Proetida*. Éste sobrevive durante el Carbonífero, principalmente en ambientes recifales, y su registro prosigue hasta el Pérmico Superior. Los últimos representantes del grupo son proetáceos de aguas someras, caracterizados por una glabella grande, ojos holocroales, suturas faciales opistoparias, nueve segmentos torácicos, pigidio grande y bien segmentado, y una gran capacidad de enrollamiento. La extinción de estos proetáceos residuales antes de finales del Pérmico parece estar relacionada con el descenso eustático del nivel del mar que provocó la reducción de los ambientes recifales en los que vivían estos últimos trilobites.



## BIBLIOGRAFÍA

- BRIGGS, D.E.G. & FORTEY, R.A., 1989. The early radiation and relationships of the major arthropod groups. *Science*, **246**: 241-243.
- BRIGGS, D.E.G., FORTEY, R.A. & WILLS, M.A., 1992. Morphological disparity in the Cambrian. *Science*, **256**: 1670-1673.
- EDGEcombe, G.D. & CHATTERTON, B.D.E., 1986. Heterochrony in the Silurian radiation of encrinurine trilobites. *Lethaia*, **20**: 337-351.
- EVITT, W.R. & TRIPP, R.P., 1977. Silicified Middle Ordovician trilobites from the families Encrinuridae and Staurocephalidae. *Palaeontographica* (Abt. A), **157**: 109-174.
- FEIST, R., 1995. Effect of paedomorphosis in eye reduction on patterns of evolution and extinction in trilobites. En: K.J. MCNAMARA (ed.) *Evolutionary Change and Heterochrony*. J. Wiley & Sons, New York: 225-244.
- FORTEY, R.A., 1985. Pelagic trilobites as an example of deducing the life habits of extinct arthropods. *Transactions of the Royal Society of Edinburgh, Earth Sciences*, **76**: 219-230.
- FORTEY, R.A., 1990. Ontogeny, hypostome attachment and trilobite classification. *Palaeontology*, **33**: 529-576.
- FORTEY, R.A. 1997. Classification. En: H.B. WHITTINGTON et al. (eds.) *Treatise on Invertebrate Paleontology. Part 0, Arthropoda 1, Trilobita*. The Geological Society of America & The University of Kansas, Boulder, Colorado & Lawrence, Kansas: 289-302.
- FORTEY, R.A. & OWENS, R.M., 1987. The Arenig Series in South Wales: Stratigraphy and Palaeontology. I. The Arenig Series in South Wales. *Bulletin of the British Museum (Natural History), Geology*, **41**: 67-307.
- FORTEY, R.A. & OWENS, R.M., 1990. Trilobites. En: K.J. MCNAMARA (ed.) *Evolutionary Trends*. Belhaven Press, London: 121-142.
- FORTEY, R.A. & OWENS, R.M., 1997. Evolutionary history. En: H.B. WHITTINGTON et al. (eds.) *Treatise on Invertebrate Paleontology. Part 0, Arthropoda 1, Trilobita*. The Geological Society of America & The University of Kansas, Boulder, Colorado & Lawrence, Kansas: 250-287.
- HAMMANN, W., 1971. Die Placopariinae (Trilobita, Cheirurina; Ordovizium). *Senckenbergiana lethaea*, **52**: 53-75.
- HAMMANN, W. & RÁBANO, I., 1987. Morphologie und Lebensweise der Gattung *Selenopeltis* (Hawle & Corda, 1847) und ihre Vorkommen im Ordovizium von Spanien. *Senckenbergiana lethaea*, **68**: 91-137.
- HENRY, J.L. & CLARKSON, E.N.K., 1975. Enrollment and coaptations in some species of the Ordovician trilobite genus *Placoparia*. *Fossils and Strata*, **4**: 87-96.
- MCNAMARA, K.J., 1978. Paedomorphosis in Scottish olenellid trilobites (early Cambrian). *Palaeontology*, **21**: 635-655.
- MCNAMARA, K.J., 1981. Paedomorphosis in Middle Cambrian xystridurinae trilobites from northern Australia. *Alcheringa*, **5**: 209-224.
- MCNAMARA, K.J., 1982. Heterochrony and phylogenetic trends. *Paleobiology*, **8**: 130-142.
- MCNAMARA, K.J., 1983. Progenesis in trilobites. En: D.E.G. BRIGGS & P.D. LANE (eds.), *Trilobites and other Arthropods: Papers in Honour of H.B. Whittington, F.R.S. Special Papers in Palaeontology*, **31**: 59-68.
- MOORE, R.C. (ed.), 1959. *Treatise on Invertebrate Paleontology, Part 0, Arthropoda 1*. Geological Society of America & University of Kansas Press, Boulder, Colorado & Lawrence, Kansas, 560 pp.
- RÁBANO, I., 1989. Trilobites del Ordovícico Medio del sector meridional de la zona Centroibérica española. Parte II. Agnostina y Asaphina. *Boletín Geológico y Minero*, **100** (4): 541-609.
- SDZUY, K., 1978. The Precambrian-Cambrian boundary beds in Morocco. (Preliminary report). *Geological Magazine*, **115**: 83-94.
- WHITTINGTON, H.B., 1981. Paedomorphosis and cryptogenesis in trilobites. *Geological Magazine*, **118**: 591-602.
- WHITTINGTON, H.B., 1997. Morphology of the exoskeleton. En: H.B. WHITTINGTON et al. (eds.) *Treatise on Invertebrate Paleontology. Part 0, Arthropoda 1, Trilobita*. The Geological Society of America & The University of Kansas, Boulder, Colorado & Lawrence, Kansas: 1-85.
- WILLS, M.A., BRIGGS, D.E.G., FORTEY, R.A., WILKINSON, M. & SNEATH, P.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: 33-105.