Nuevos avances sobre la evolución de los trilobites: desde España a China pasando por la República Checa

Jorge Esteve

Departamento de Paleontología, Facultad de CC Geológicas, Universidad Complutense de Madrid, José Antonio Novais 12, 28040, Madrid, Spain.
C/electrónico: jorgeves@outlook.es

Introducción

Sin duda los trilobites han sido uno de los fósiles que más han cautivado a los investigadores y apasionados por la paleontología. Se trata de unos artrópodos extintos de ambientes marinos y que vivieron en el Paleozoico durante más de 240 millones de años. Su cuerpo está dividido en dos partes, una cabeza, llamada cefalón, seguida por un tronco (fig. 1A). Esta distinción entre cefalón y tronco hace referencia al tipo de segmentación que podemos encontrar, mientras que en el cefalón la segmentación sólo se encuentra en la parte axial, en el tronco se presenta tanto en la parte axial como ex-axial también denominada pleural (fig. 1A). A su vez el tronco se divide en dos partes, tórax y pigidio, términos de uso más común (fig. 1B). La diferencia entre estas dos partes reside en la presencia de articulaciones entre los segmentos del tórax, que permite flexionar un segmento respecto a sus adyacentes, mientras que en el pigidio la segmentación esta fusionada, formando una única placa rígida en la parte caudal del cuerpo. Aquí nos surge a una pregunta sencilla, pero importante, ¿Por qué ciertos trilobites, sobre todo los más antiguos (de edad cámbrica), tienen un pigidio muy pequeño, mientras que los más modernos tienen por lo general pigidios mayores?

El proceso evolutivo que llevó a los trilobites a desarrollar su parte caudal se conoce como caudalización (fig. 2). La caudalización es el mecanismo evolutivo por el que se fusionan los segmentos posteriores articulados del tórax pasando así al pigidio. Durante mucho tiempo se pensó que este proceso comenzó para reducir las zonas de rotura que podrían sufrir por el ataque de depredadores, pero investigaciones recientes apuntan también a una mejora para cerrar el cuerpo y enrollarse más eficientemente, protegiendo así todas las partes vulnerables del trilobites.

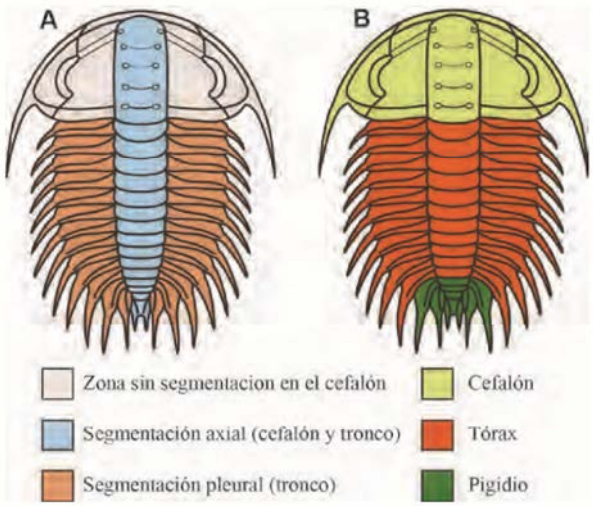

Figura 1. Partes de un trilobites según la distribución de la segmentación (A) y de unión entre segmentos (B). Reconstrucción de Oryctocephalus indicus, *trilobites propuesto para marcar la base de la serie 3 del Cámbrico (antiguo Cámbrico medio).*

Distintos yacimientos en España, China o República Checa están arrojando luz sobre el proceso de la caudalización en los trilobites, así como en otros aspectos acerca del desarrollo ontogenético de estos animales extintos. Además,

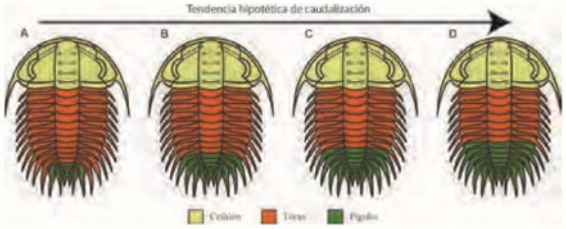

Figura 2. Tendencia hipotética de caudalización en la evolución de los trilobites usando la reconstrucción de Oryctocephalus indicus. *A correspondería a formas con bajo grado de caudalización (pigidio pequeño) mientras que D corresponde a una forma con un alto grado de caudalización (pigidio grande).*

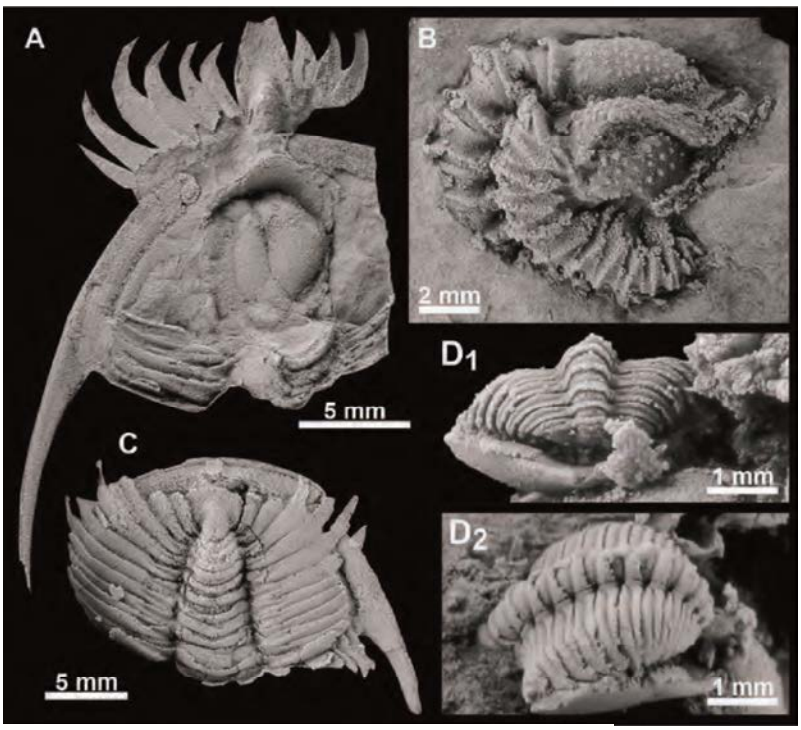

Figura 3. Asociaciones de trilobites de Purujosa, Zaragoza. A-C Trilobites de la Formación Murero. A. Eccaparadoxides pradoanus enrollado (MPZ 2012/751). B. Solenopleuropsis thorali *enrollado en vista lateral (MPZ2008/121). C.* Eccaparadoxides pradoanus *enrollado (MPZ 2012/749). D.* Bailiaspis? glabrata *de la Formación Valtorres (MPZ 2012/57); D1 vista anterior, D2 vista lateral. MPZ=Museo de Ciencias Naturales de la Universidad de Zaragoza.*

los nuevos hallazgos aportan datos sobre aspectos ecológicos de gran interés que ayudan a comprender mejor su evolución y desarrollo. A lo largo de este artículo repasaremos los nuevos avances, comenzando en España para dar paso a los yacimientos del norte de China y finalizar con los últimos estudios llevados a cabo en la República Checa.

Asociaciones de trilobites de Purujosa, Zaragoza.

Los trilobites del Cámbrico de Zaragoza son conocidos desde 1862, dando lugar desde entonces a más un centenar de trabajos científicos, y desde principios del siglo XX han sido objeto de una docena de Tesis Doctorales de distintas Universidades europeas (Lille, Göttingen, Münster, Würzburg, Complutense y Zaragoza).

Los trilobites del piso Drumiense (504,5-500,5 m.a.) en el Cámbrico medio, encontrados en las rocas de la parte alta de la Formación Murero, en la localidad zaragozana de Purujosa representan un punto de inflexión en la investigación de este grupo de artrópodos. El Dr. Samuel Zamora y el autor de este artículo estuvieron trabajando en este yacimiento excepcional publicado parte de sus resultados en 2011, donde mostraron que el 42% de los trilobites pertenecientes a todos los grupos registrados se encontraron en posición enrollada (fig. 3A-C). Lo extraordinario de este hallazgo fue que hasta entonces parecía que la mayoría de los trilobites cámbricos no podían enrollarse, bien por falta de estructuras de enrollamiento o bien por falta de articulaciones que les permitieran flexionar el cuerpo (véase tipos de estructuras y articulaciones en la fig. 4). Este yacimiento demostró que no era necesario todo el despliegue de medios que muestran los trilobites más recientes (ordovícicos o devónicos) y que la gran mayoría de los trilobites cámbricos o al menos los encontrados en Purujosa (*Eccaparadoxides pradoanus*, *Solenopleuropsis thorali*, *Schopfaspis? graciai*, *Conocoryphe heberti* y *Peronopsis ferox*) podían enrollarse. [Más detalles de esta asociación se pueden leer en Esteve *et al*. (2011) y Esteve (2013)].

Otra asociación de gran importancia en Purujosa es la encontrada en el piso Guzhangiense (500,5-497 m. a.) en la Formación Valtorres donde se han encontrado distintos tipos de agnóstidos (trilobites o no) enrollados así como un trilobites perteneciente al género *Bailiaspis?* (figs. 3D, 5). Los agnóstidos de esta formación, junto con algunos de los agnóstidos encontrados en la Formación Murero, sugieren que estos artrópodos podrían tener también un modo de vida bentónico, ya que debían de encontrarse en el fondo marino cuando fueron enterrados rápidamente por el sedimento.

Por su parte *Bailiaspis?* con un patrón corporal idéntico a *Conocoryphe heberti* de la Formación Murero, muestra un tipo de enrollamiento donde el pigidio queda oculto bajo el cefalón mientras que en *Conocoryphe heberti* el pigidio queda visible cuando se enrolla. La única diferencia entre los tórax estos dos trilobites es la presencia de un segmento más en *Bailiaspis?* por lo que necesitaba mayor flexión de la parte posterior del cuerpo para cerrarlo herméticamente.

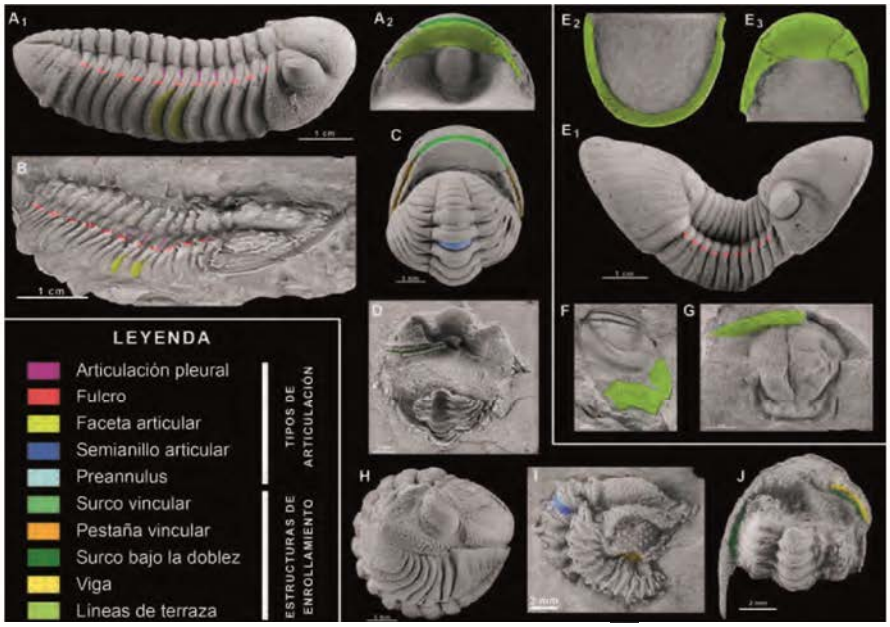

Figura 4. Tipos de articulación y de estructuras de enrollamiento típicas en trilobites. A. Ejemplar estirado de Phacops (Chotecops) zizensis. *B. Ejemplar estirado de* Pardailhania multispinosa *(MPZ 2008/170). C. Ejemplar semi-enrollado de* Phacops (Chotecops) zizensis. *D. Ejemplar flexionado de* Solenopleuropsis sp. *(MPZ 2008/119). E. Ejemplar flexionado de* Paralejurus spatuliformis. *F. Pigidio de* Eccaparadoxides pradoanus *(MPZ 2012/757). G. Placa rostral e hipostoma de* Eccaparadoxides pradoanus *(MPZ 2012/756). H. Ejemplar enrollado de* Phacops (Chotecops) zizensis. *I. Ejemplar enrollado de* Solenopleuropsis thorali. *(MPZ 2008/121) J. Ejemplar enrollado de* Schopfaspis? graciai *(MPZ 2009/349). MPZ=Museo de Ciencias Naturales de la Universidad de Zaragoza. Figuras tomadas de Esteve 2013.*

Asociación de trilobites de la Formación Kushan en Shandong, Norte de China

El yacimiento de la Formación Kushan (también en el piso Guzhangiense), en la provincia de Shandong, a unos 500 km al sur de Pekín, ha proporcionado datos muy útiles a la hora de descifrar la evolución del enrollamiento de los trilobites. En la parte baja de la Formación Kushan se encontró un nivel con numerosas concreciones en una matriz lutítica. Esas concreciones encerraban en la mayoría de los casos sólo dos especies de trilobites *Monkaspis daulis* y *Damesella paronai* (fig. 6). Los fósiles de estos trilobites se encuentran articulados y en muchos casos enrollados o semi-enrollados, lo que sugiere un enterramiento rápido que los enterró por sorpresa. Ambas especies muestran un tipo de enrollamiento muy similar, donde el pigidio queda visible (véase la fig. 4). Sin embargo, ambas especies presentan ciertas peculiaridades. En el caso del asáfido primitivo *Monkaspis daulis* encontramos que entre los distintos ejemplares no siempre tienen el mismo número de segmentos en el tronco y la distribución de los segmentos en el tórax y el pigidio varía. Existen formas con 18 segmentos en el tronco, 12 en el tórax y 6 en el pigidio y formas con 16 segmentos en el tronco con 9 o 10 segmentos en el tórax o con 6 o 7 segmentos en el pigidio. ¿A qué se debe esta diferencia? La respuesta no está clara, y las causas podrían ser ambientales o genéticas. Sin embargo, el hecho de presentar un mayor pigidio que sus congéneres del Cámbrico medio, aunque con un número inestable de segmentos podría señalar un cambio hacia un número (estable) mayor de segmentos en el pigidio, tal y como presentan los individuos de su mismo linaje ya en el Ordovícico. Además, *Monkaspis daulis* posee unas importantes modificaciones evolutivas, puesto que han desarrollado un arqueamiento tanto en el cefalón como en el pigidio. Este arqueamiento funciona de tal manera que ayuda a la estabilidad del animal cuando éste está enrollado, lo que dificulta a los depredadores abrir su cuerpo. Asimismo, la forma lanceolada de este trilobites sugiere que tendría un modo de vida infaunal o semi-infaunal, y el hueco dejado en la parte anterior le permitiría sacar las antenas una vez enrollado y enterrado bajo una pequeña capa de sedimento. Este modo de vida

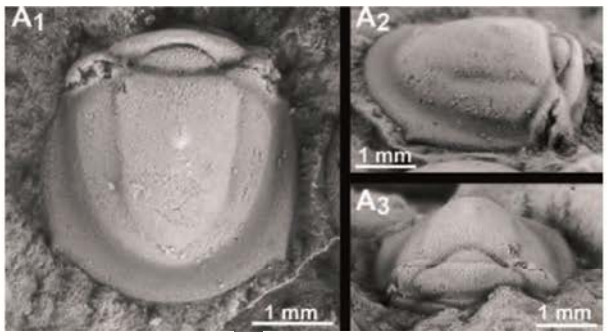

Figura 5. Asociaciones de trilobites de Purujosa, Zaragoza. A. Peronopsis cf. insignis enrollado de la Formación Valtorres (MPZ 2012/34).

infaunal sería bastante exitoso, especialmente en sus descendientes los asáfidos ordovícicos.

Por otro lado, *Damesella paronai* muestra un cuerpo con un mismo número de segmentos (estable) tanto en el tórax como en el pigidio. Un hecho curioso es que al contrario que *Monkaspis daulis* los ejemplares enrollados de *Damesella paronai* no presentan una buena conservación. Se trata de un odontopleurido primitivo sin ningún tipo de estructura que le hiciera mejorar el enrollamiento. Además su cuerpo no le permitía enrollarse cerrando los huecos laterales.

Los restos fósiles encontrados en el yacimiento de Purujosa en la Formación Murero, del que ya hemos hablado, demostró que un número bajo de estructuras de enrollamiento no era importante para enrollar el cuerpo, pero sí para mejorar la conservación de los trilobites una vez eran enterrados y se transformaban en fósiles, de ahí que sea más común encontrar trilobites postcámbricos enrollados. Aquí tenemos un ilustrativo caso donde en la misma capa un trilobites con estructuras eficaces de enrollamiento y un cuerpo bien adaptado, posee una buena conservación, mientras que el otro, sin estructuras, está peor conservado. ¿Esto significa que la falta de adaptación al enrollamiento frenaría la evolución de los odontopleuridos? Nada que ver, de hecho se trata de un grupo bastante exitoso que se especializó en otras estrategias y ocupó otros nichos ecológicos. Podrían enrollarse, pero no pasarían mucho tiempo en esa postura. Al contrario de los asáfidos, sus caparazones se engrosaron y desarrollaron espinas bastante intimidatorias como en el caso de *Leonaspis* o incluso dobles como por ejemplo en *Ceratocephala*. Estas espinas dobles serían una modificación muy útil a la hora de enrollarse ya que ayudaría a cerrar el hueco lateral que quedaba formando una especia de rejilla.

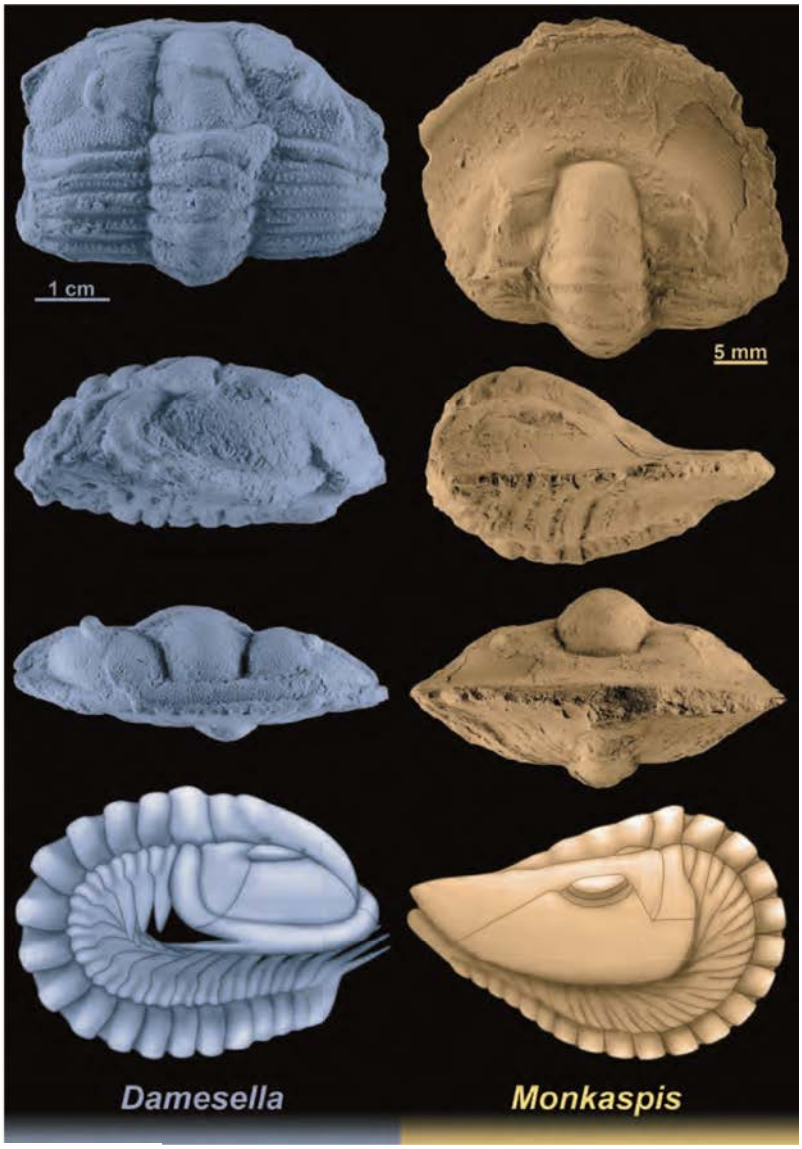

Figura 6. Asociación de trilobites de la Formación Kushan en Shandong, Norte de China. Damesella paronai *y* Monkaspis daulis. *Obsérvese las reconstrucciones, mientras* Damesella paronai *no cierra lateralmente al enrollarse, en* Monkaspis daulis *el cierre es totalmente encapsulado.*

Asociaciones cámbricas y silúricas de la República Checa

La República Checa es cuna de grandes estudiosos en trilobites, desde el francés Joachim Barrande, que en el siglo XIX estudió los trilobites y otros fósiles alrededor de Praga, hasta el checo Milan Snajdr que durante el siglo XX dedicó la mayor parte de su carrera al estudio de los trilobites. Pero muchos otros nombres, algunos de ellos anónimos, han sido importantes en el estudio de estos fósiles paleozoicos, a los cuales quiero homenajear en estas líneas y que sin su trabajo las presentes investigaciones serian imposibles. Esta gran afición ha hecho que los museos checos (Museo Nacional, Museo del Servicio Geológico o el Museo de Rokycany)

tengan unas de las mejores colecciones de trilobites en todo el mundo.

De gran interés están siendo los estudios llevados a cabo en los paradoxididos cámbricos (fig. 7). Cuatro géneros están siendo estudiados, *Paradoxides*, *Hydrocephalus*, *Acadoparadoxides* y *Eccaparadoxides*. Con la excepción del género Paradoxides cuyo registro es escaso y dudoso los otros tres géneros son también muy comunes en España, especialmente *Acadoparadoxides* y *Eccaparadoxides*. Los estudios se han centrado en conocer los diferentes cambios producidos a lo largo de las fases larvarias y el desarrollo durante la fase adulta de estos artrópodos, lo que se conoce como «ontogenia», así como en el estudio de la forma y sus características en relación con la función, que se conoce como «morfología funcional», complementando los trabajos llevados a cabo en *Eccaparadoxides* pradoanus del yacimiento de Purujosa.

Durante la ontogenia de un trilobites se distinguen tres fases larvales: protaspis, meraspis y holaspis. En la fase protaspis la larva es de muy pequeño tamaño. La cabeza y tronco se encuentran fusionados, a lo largo de esta primera fase se van sucediendo distintos estadios en los que se añaden nuevos segmentos en el tronco, un segmento (normalmente) por cada muda o estadio. Durante la fase meraspis la cabeza y el tronco se separan mediante una articulación. De igual manera durante esta fase se añaden segmentos en el tronco, unos segmentos estarán articulados y formarán el tórax, y otros estarán fusionados y formarán el pigidio. Por último, la fase holaspis se alcanza la forma adulta del trilobites y por lo general en esta fase ya no se añaden segmentos, pero siempre existen excepciones a esta regla.

La ontogenia de las fases protaspis de *Hydrocephalus carens* y *Ecccaparadoxides pusillus*, revelan varios hechos curiosos. Primero, que el tamaño es extraordinariamente grande, en especial las larvas de *Hydrocephalus carens*, que supera en 10 veces el tamaño medio de la larva más grande conocida. En el caso de *Eccaparadoxides pusillus* es 3 veces el tamaño de la larva más grande conocida. Por otro lado, estas especies también poseen una glabela extraordinariamente globosa comparada con las glabelas de otros *protaspis*, incluidos *Paradoxides* o *Acadoparadoxides*. Además, la forma de añadir segmentos en el tronco de un estadio al siguiente es muy peculiar, ya que añaden 4 segmentos entre el primer estadio y el segundo en *Eccaparadoxides pusillus*, y hasta siete segmentos entre el primer y segundo estadio de *Hydrocephalus carens*. El estudio de la ontogenia y su comparación con más de un centenar de artrópodos cámbricos y crustáceos actuales sugiere un tipo de desarrollo denominado lecitotrófico, donde la larva pasa una breve fase planctónica, es decir flotando en la columna de agua, para fijarse al fondo marino rápidamente. En la actualidad las larvas de crustáceos con este tipo de desarrollo poseen un gran tamaño y un crecimiento muy rápido, igual que estos paradoxididos. Además algunas larvas lecitotróficas de cangrejos poseen un cefalotórax abombado, similar a la glabela de estos paradoxididos, donde albergan lípidos (yema) de los que se alimentan a lo largo de su crecimiento larvario. Actualmente las larvas que utilizan esta estrategia ecológica viven en medios donde no hay un gran aporte de nutrientes o en zonas muy frías, por lo que este tipo de desarrollo ayuda a un mayor éxito de supervivencia.

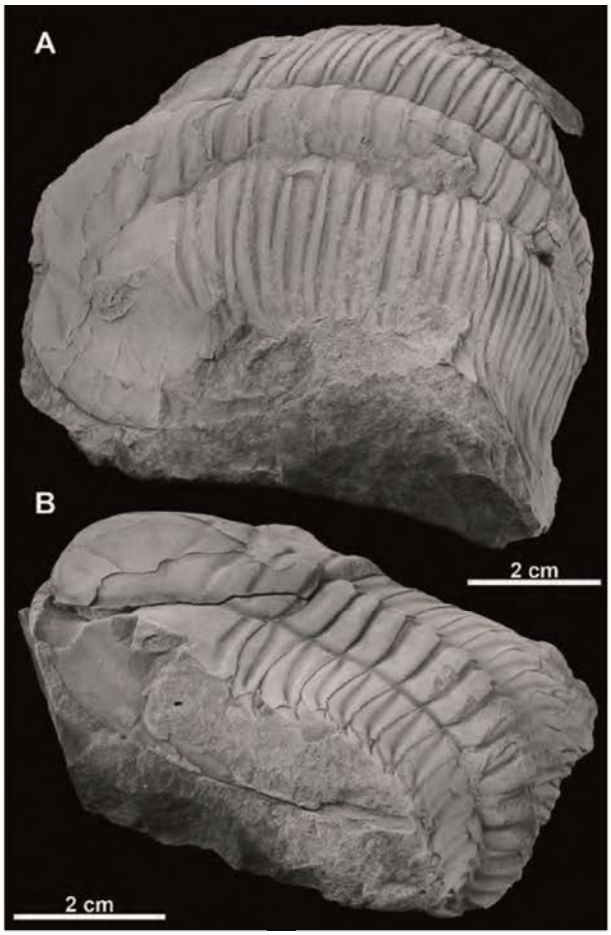

Figura 7. Asociación cámbrica de la República Checa, ejemplares de las colecciones del Museo Nacional de Praga. A. Hydrocephalus carens. *B.* Paradoxides gracilis.

El estudio de la morfología funcional resulta de gran inte-

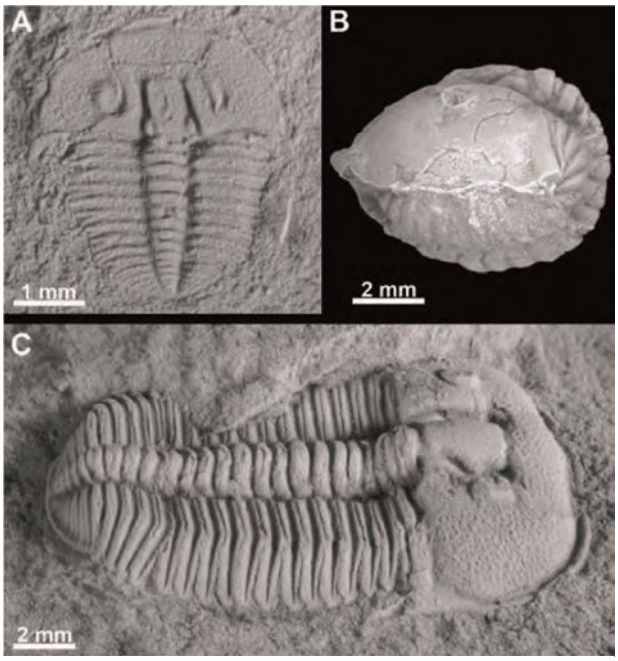

Figura 8. Asociación silúrica de la República Checa. A-C. Aulacopleura koninckii *A. Meraspid grado 9. B. Ejemplar juvenil enrollado con el pigidio escondido bajo el cefalón. C. Ejemplar adulto mostrando el pigidio flexionado respecto al tórax.*

rés para conocer mejor la evolución temprana de los trilobites. Se han encontrado ejemplares enrollados o semi-enrollados de *Paradoxides*, *Hydrocephalus*, *Acadoparadoxides* y *Eccaparadoxides* (fig. 7). Sin embargo, existen diferencias significativas entre los de Purujosa y los de la República Checa. Las últimas investigaciones han mostrado que las articulaciones de estos trilobites son más complejas que lo que se pensaba, y que en todos los casos su morfología funcional les permitiría llevar a cabo el enrollamiento, aunque con distintos grados de destreza. Posiblemente entre los paradoxididos checos *Eccaparadoxides* pusillus fuera el más diestro a la hora de enrollarse, al igual que el descrito en Purujosa (*Eccaparadoxides pradoanus*, fig. 3A, C). Estas especies tienen bien desarrolladas las articulaciones entre los segmentos, así como un fulcro que permite girar a los segmentos uno respecto al otro. Además, sus largas espinas pleurales con facetas articulares (donde se apoya la espina para rotar) taparían los huecos laterales. En el caso de *Acadoparadoxides sacheri*, la morfología es muy similar a *Eccaparadoxides*, pero los anillos axiales son muy cortos, lo que dificultaría el enrollamiento. Además, las espinas pleurales son relativamente más cortas por lo que el hueco lateral no quedaría cerrado, aunque la presencia de facetas articulares indica una adaptación al enrollamiento. Por su lado, *Hydrocephalus minor* también podría enrollarse pero como su fulcro está en una posición hacia la parte externa de la pleural su rotación sería necesariamente menos eficaz que en *Eccaparadoxides*. Sin embargo, sí que se han observado facetas articulares en las espinas pleurales, las cuales permitían que unas espinas se superpusieran sobre las siguientes. Finalmente, en *Paradoxides gracilis* no encontramos facetas articulares en las espinas pleurales, y sus articulares axiales eran ciertamente cortas, por tanto, aunque *Paradoxides gracilis* pudiera enrollar su cuerpo no sería de manera hermética.

Estos hallazgos, donde individuos de un mismo linaje presentan tan distintas articulaciones y estructuras de enrollamiento, sugieren distintos modos de vida. *Eccaparadoxides* y *Acadoparadoxides* podrían necesitar enrollarse más a menudo y de manera más eficaz por encontrarse en un medio donde el aporte de sedimentos fuera mayor, o bien por una mayor presencia de depredadores. Poseer facetas pelatoidales no sólo ayuda a flexionar un segmento respecto al adyacente, sino que también permite el paso del agua entre el exterior y el interior del trilobites enrollado, por lo que podría seguir respirando incluso en una posición enrollada hermética. Pero, la falta de adaptaciones en *Hydrocephalus* y sobre todo en *Paradoxides*, sugiere que no usaban el enrollamiento tan a menudo y si se enrollaban, sería por un tiempo breve.

Por último, una de las especies que más han ayudado a comprender los mecanismos evolutivos que envuelven a los trilobites, y de los artrópodos en general, ha sido el trilobites silúrico *Aulacopleura koninckii* (fig. 8). Se trata de un pequeño trilobites encontrados en la República Checa, muy abundante en algunos estratos. La ontogenia de estos trilobites ha sido ampliamente estudiada y aporta muchos datos acerca del control genético, especialmente del tronco. Esta especie de trilobites añade hasta 18 segmentos en la fase meraspis y los holaspids presentan cierta variabilidad puesto que hay ejemplares entre 19 y 23 segmentos en el tórax.

Esta gran variabilidad en el número de segmentos en el tórax de *Aulacopleura koninckii* le permite cierta flexibilidad a la hora de enrollarse. Mientras que los ejemplares más inmaduros se enrollan enfrentando el cefalón con el pigidio, quedando éste a la vista una vez enrollado, los

ejemplares adultos el pigidio y los últimos segmentos deben de flexionar más para poderse meter bajo el cefalón, por lo que quedan escondidos. En este caso, *Aulacopleura koninckii* pasa de una forma con mayor grado de caudalización a una forma con menor grado de caudalización. Aún no queda claro a partir de qué número de segmentos se pasa de un tipo de enrollamiento al otro, pero comparaciones con trilobites cámbricos (con cuerpo parecido) muestra que por debajo de 15 segmentos el enrollamiento es esferoidal, es decir, el pigidio queda a la vista; mientras que con más de 15 segmentos ya es necesario esconder los últimos segmentos y el pigidio bajo el cefalón.

Conclusiones

Los estudios llevados a cabo en los trilobites del Cámbrico muestran una gran variabilidad de formas, e incluso una mayor variabilidad ha sido observada entre sus larvas.

Los últimos hallazgos apuntan a que ciertas formas larvarias estaban íntimamente ligadas a las condiciones del medio. Momentos con pocos nutrientes en el medio marino como el vivido en la base del Drumiense (Cámbrico medio) pudo ser la razón para aumentar el tamaño de las larvas de *Hydrocephalus* y *Eccparadoxides*. Además, aunque todos los trilobites presentan las modificaciones necesarias para enrollar su cuerpo, no todos debían de usar tan a menudo este comportamiento. Sin embargo, el enrollamiento fue un comportamiento que acompañó a los trilobites durante toda su historia evolutiva. Quedan aún muchas repuestas por resolver, cuál fue el papel de la caudalización en la evolución de los trilobites, si sirvió para mejorar el enrollamiento desde un punto biomecánico o simplemente refleja una foto fija de una fase ontogénica temprana de algunos linajes concretos.

Estos hallazgos muestran la gran complejidad genética que tenían estos animales y el gran control que tenían de la forma y su función a lo largo de su ontogenia.

Referencias bibliográficas complementarias

Esteve, J. 2013. Revisión del enrollamiento en los trilobites del Cámbrico español y su implicación en la evolución de los trilobites. *Estudios Geológicos*. **69**, 165-181.

Esteve, J., Hughes, N.C. & Zamora, S. 2011. Purujosa trilobite assemblage and the evolution of trilobite enrollment. *Geology*. **39**, 575-578.

Fortey, R. 2001. *¡Trilobites! Testigos de la Evolución*. Ed. Laetoli. 312 pp.

Hughes, N.C. 2007. The evolution of trilobite body patterning. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, 35, 401-434. doi: 1146/annurev.earth.35.031306. 140258

Whittington, H. B. 1992. *Trilobites*. 1 ed. Vol. 2, The Boydell Press, Woodbridge. 145 pp.