

Rossaspis sp., trilobite que vivió durante el Ordovícico temprano (ca. 480Ma atrás) en el noroeste argentino, en lo que es hoy la región de Purmamarca, en la quebrada de Humahuaca. Mide aproximadamente 2,5cm.

M Franco Tortello

Museo de La Plata, UNLP-Conicet

Daniela S MontiInstituto de Ecología, Genética y Evolución
de Buenos Aires (IEGEB), UBA-Conicet

Los trilobites y el Paleozoico temprano

Después de unos 4200 millones de años (Ma) de existencia de la Tierra, durante el Cámbrico (541-485Ma), ocurrió en los mares del planeta un marcado incremento en la diversidad de especies o *radiación*, considerado un acontecimiento crucial en la historia de la vida. Durante la época inicial de dicho período (541-520Ma), surgieron en el medio marino de manera repentina (en la escala de tiempo geológico) numerosos organismos multicelulares en muchos casos provistos de algún tipo de exoesqueleto o conchilla.

Durante dicho acontecimiento —llamado *radiación* o *explosión cámbrica*, también tratado en el artículo ‘Radiaciones y extinciones del Paleozoico temprano’, en la página 25 de este número—, aparecieron casi todos los grandes grupos de animales marinos modernos, junto con otros exclusivos de ese intervalo. Asimismo, aumentó la complejidad de las comunidades y de los ecosistemas, en sin-

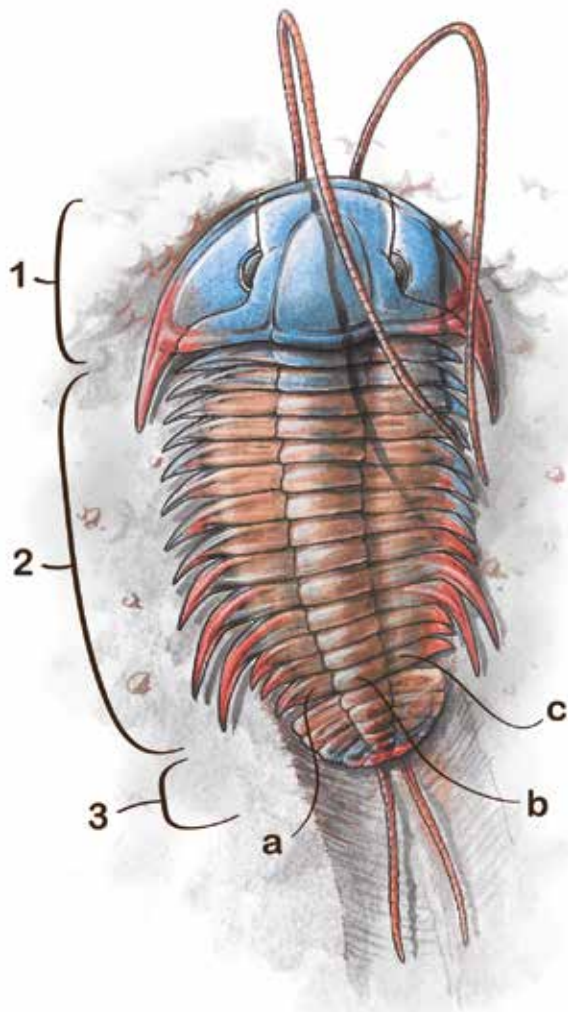
tonía con una ocupación más efectiva del fondo del mar, con la adquisición de nuevos modos de vida y con el desarrollo de cadenas alimentarias más variadas, que incluyeron la aparición de organismos con hábitos cazadores y carnívoros. La biósfera marina y los sedimentos asociados a ella cambiaron para siempre, y la riqueza de fósiles de esta época marca el fin del Precámbrico y el comienzo del Paleozoico.

Reyes de los mares paleozoicos

Entre los animales surgidos en el transcurso de la explosión cámbrica se destaca un grupo de artrópodos que podemos tomar como emblema del Paleozoico: los trilobites. Después de su aparición hace unos 521Ma, se diversificaron rápidamente y colonizaron todos los océanos

¿DE QUÉ SE TRATA?

Una visita a la historia de los trilobites, extinguidos pobladores de los mares paleozoicos cuyo estudio arroja luz sobre una amplia gama de cuestiones investigadas por geólogos y paleontólogos.



Interpretación del aspecto de un ejemplar adulto de *Modocia* sp., del Cámbrico medio (ca. 500Ma atrás) que vivió en el oeste argentino. Se distinguen tres regiones en el cuerpo: el céfalo (1), el tórax (2) y el pigidio (3). Además, dos surcos longitudinales dividían al caparazón en tres lóbulos: el pleural izquierdo (a), el axial (b) y el pleural derecho (c). Dibujo Gabriel Lío

del planeta. Durante unos 29Ma (501-472Ma) dominaron ampliamente las faunas marinas, pero después su diversidad fue disminuyendo hasta que, finalmente, desaparecieron a fines del Pérmico, hace unos 252Ma, junto con el 90% de la vida, en la más grande extinción que afectó a la Tierra (a la que también se refiere el artículo 'Vicisitudes de la vida marina del Paleozoico tardío', en la página 31 de este número).

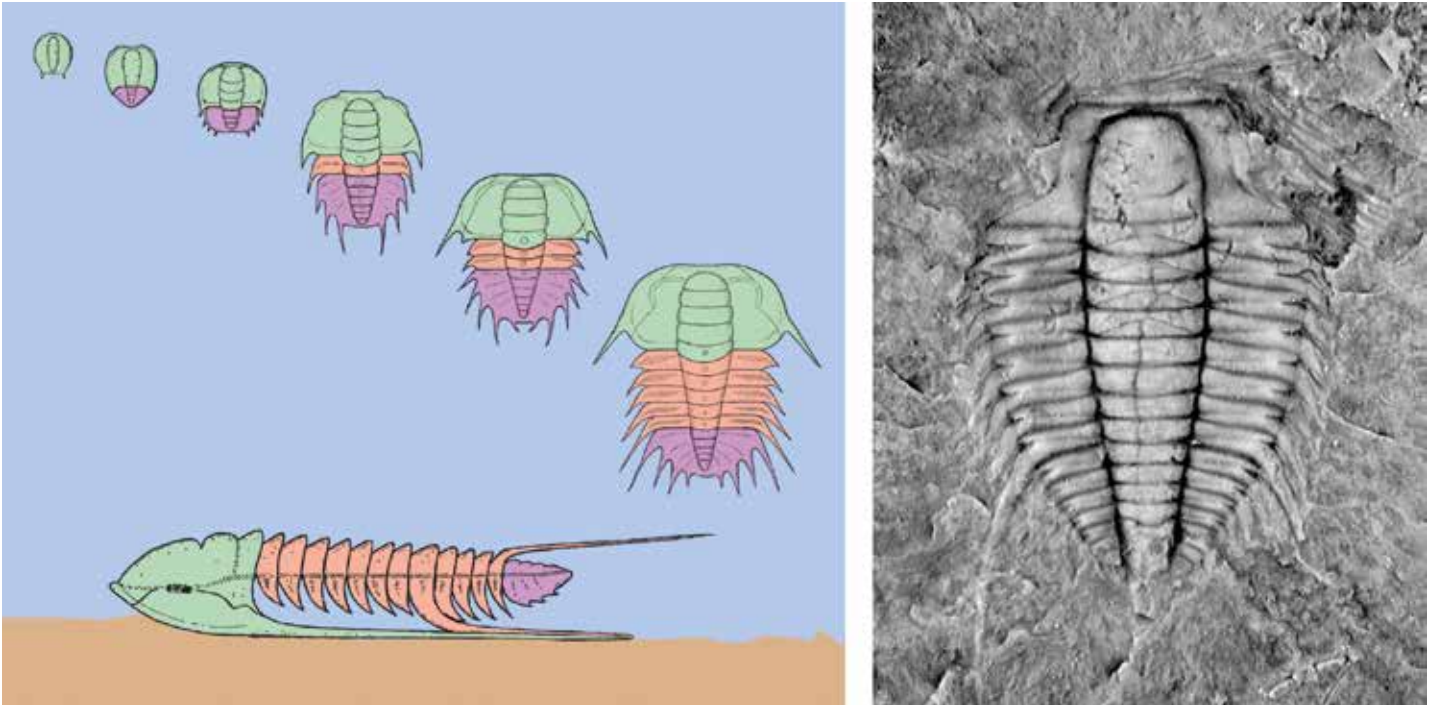
Durante sus casi 270Ma de historia evolutiva y con alrededor de veinte mil especies, los trilobites se adaptaron a vivir en todos los ambientes marinos, desde plataformas someras hasta aguas profundas. La mayoría se alimentaba de materia orgánica presente en los sedimentos del fondo; otros eran predadores y carroñeros, y unos pocos, filtradores. Estos últimos tenían la capacidad de separar las partículas alimenticias en suspensión mediante un sistema especializado análogo a un colador.

Con tamaños que variaban desde unos pocos milímetros hasta más de 70cm, podemos imaginarlos con antenas y ojos prominentes y, con la ayuda de sus patas articuladas, caminando sobre el lecho marino o nadando en la columna de agua a diferentes profundidades. Una armadura los protegía, su cutícula dorsal, rica en carbonato de calcio. Era un caparazón recorrido por dos surcos longitudinales que lo dividían en un lóbulo central y dos laterales, lo cual dio el nombre en latín al grupo: trilobita o con tres lóbulos.

Transversalmente, el cuerpo de los trilobites también se dividía en tres partes. En la región anterior, el escudo cefálico presentaba ojos que, con sus múltiples lentes, constituyeron el primer aparato visual complejo del reino animal. Ventralmente el céfalo exhibía un par de antenas y la boca, la última asociada con una placa dura cuya morfología y sostén se relacionaba con el tipo de dieta del animal. En la parte media, el tórax, compuesto por segmentos articulados entre sí, otorgaba flexibilidad a la armadura rígida y permitía a los trilobites moverse sobre obstáculos, girar e incluso enrollarse. Cada segmento se correspondía en la zona ventral con un par de patas asociadas con laminillas branquiales. El escudo posterior, llamado pigidio, estaba formado por unos pocos segmentos fusionados.

Lo que generalmente se conserva como fósil es el muy resistente exoesqueleto dorsal calcificado y sus mudas, también calcificadas. Gracias a esta particularidad, sabemos que cada trilobite sufría una profunda metamorfosis a lo largo de su vida. Primero, la cutícula dorsal de la larva era un escudo muy pequeño, casi invisible a simple vista: solo se distinguía el céfalo, ya que el tórax y el pigidio aún no se habían diferenciado. En la fase siguiente se formaba el pigidio y se iban sumando, uno tras otro, los segmentos torácicos, hasta alcanzar el número definitivo de cada especie: en este momento el animal se convertía en adulto. La profundidad de los cambios morfológicos sufridos durante este proceso hace difícil imaginar que la larva y el adulto hayan correspondido a un mismo organismo. En varias especies, esas transformaciones iban acompañadas de cambios en el modo de vida: las pequeñas larvas vivían flotando en la columna de agua, mientras que los adultos lo hacían sobre el fondo marino. Tal situación evitaba la competencia entre miembros de la misma especie cuando estaban en distintos momentos de su desarrollo.

La mayoría de los trilobites tenía ojos compuestos con cientos e incluso miles de pequeñas lentes que funcionaban como cristalinicos individuales y colaboraban para formar imágenes muy nítidas. La peculiaridad de su aparato visual es que cada lente era un prisma alargado de calcita diáfana, mineral con la particular propiedad de que permite a la luz pasar sin refractarse a lo largo de uno de sus



Izquierda. Ciclo de vida del pequeño trilobite *Parabolina frequens argentina*. El adulto vivía apoyado en el fondo marino, mientras que las larvas más pequeñas, mostradas en el dibujo en varios estadios de su desarrollo, lo hacían flotando en la columna de agua. **Derecha.** Fósil de la misma especie fotografiado en blanco y negro y antes blanqueado con vapores de óxido de magnesio para mejorar el contraste de la imagen. Mide escasamente 1cm de largo. Dibujo Euan Clarkson, Franco Tortello y Daniela Monti.

ejes cristalográficos. Los trilobites vieron el mundo en mil fragmentos de luz con una paleta de prismas de cristal.

Por su abundancia y su utilidad para resolver diversos problemas geológicos, los trilobites fueron intensamente estudiados durante los últimos dos siglos. Sus restos son también piezas clave para reconstruir la evolución temprana de los demás invertebrados paleozoicos.

¿Quién es quién? El desafío de reconocer especies

Evidencias encontradas en la década de 1880 en las cuevas borgoñonas de Arcy-sur-Cure, en el noroeste de Francia, una de las cuales se llamó precisamente la Grotte du Trilobite, indican que desde hace por lo menos 15.000 años los seres humanos conocemos los restos fósiles de trilobites y los utilizamos como adornos o amuletos. En 1698, el naturalista galés Edward Lhuyd (1660-1709) describió científicamente e ilustró el primer trilobite, al que consideró el esqueleto de un 'pez plano'. Este hecho marca el comienzo de una nueva relación con estos fósiles, que pasaron a ser algo más que adornos, pues se convirtieron en objetos de estudio.

Para develar la biología de estos animales y como sucede con otros grupos extinguidos, la única fuente de información es la morfología, muchas veces conocida solo en forma parcial. La historia de tales organismos se esconde detrás de sus formas, a la espera de ser reconstruida. Por ello, el trabajo científico comienza con la observación minuciosa y la descripción detallada, que llevan a determinar grupos y definir especies. Este paso es necesario para realizar estimaciones de diversidad, correlaciones bioestratigráficas, reconstrucciones paleogeográficas y análisis evolutivos, entre otros estudios.

Cada resto fósil es único y diferente de los demás. Sin embargo, también reconocemos en ellos características que nos permiten agruparlos. Pero ¿cómo podemos saber cuáles diferencias entre dos o más individuos son parte de la variación interna de una misma especie o *variación intraespecífica*, y cuáles permiten distinguir entre especies?

Para responder esta pregunta, primero debemos determinar a qué se deben las diferencias entre individuos. En todos los fósiles existen variaciones morfológicas generadas por los procesos que afectan a los restos luego de la muerte del organismo y otras que se generaron en vida por factores como la diferenciación sexual, la geografía o la biología de su desarrollo u *ontogenia*. Esta últi-

ma constituye una fuente importante de variación intraespecífica, por la mencionada transformación que sufren los trilobites a lo largo de su vida.

Determinar los límites entre las especies de estos animales es un verdadero desafío, entre otras razones porque no siempre resulta sencillo distinguir la *variación interespecífica* de la mencionada *intraespecífica*, y a menudo la observación minuciosa no alcanza para hacerlo. En la actualidad, sin embargo, podemos valernos de herramientas matemáticas que combinan la descripción cuantitativa de la forma con el análisis estadístico. Con ellas estamos en condiciones de analizar cambios en la forma independientemente del tamaño, detectar patrones que pueden escaparse al ojo humano y poner a prueba hipótesis. Con los trilobites, estas herramientas se utilizan principalmente para cuantificar cambios en las dimensiones de las partes del cuerpo con relación al tamaño total y para detectar patrones evolutivos.

Los trilobites en la Argentina

Para cualquier investigación geológica resulta primordial reconocer las rocas y, además, determinar su antigüedad. Esto permite hacer correlaciones con lo sucedido en otras áreas del planeta. Los grupos fósiles que existieron por lapsos relativamente breves, como sucedió con muchas especies de trilobites, son ideales para estimar la edad de las rocas y establecer dichas correlaciones.

En la Argentina los trilobites son abundantes en las provincias de Salta y Jujuy, en la sierra de Famatina en La Rioja y en la precordillera de La Rioja, San Juan y Mendoza, aunque también se conocen algunos registros en el noreste de Río Negro, el oeste del Chubut y las Malvinas. Comentaremos dos casos con historias geológicas muy diferentes: el noroeste y la precordillera.

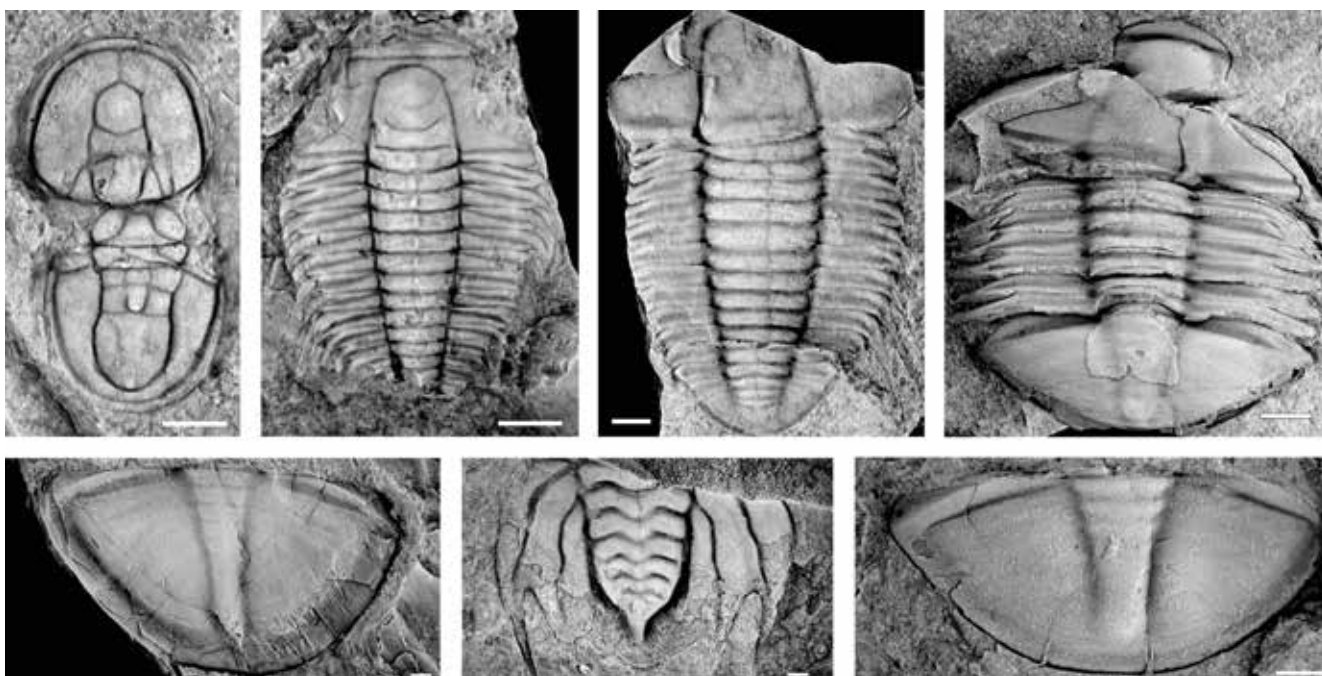
El noroeste argentino que habitaron los trilobites durante el Cámbrico tardío y el Ordovícico temprano (ha-



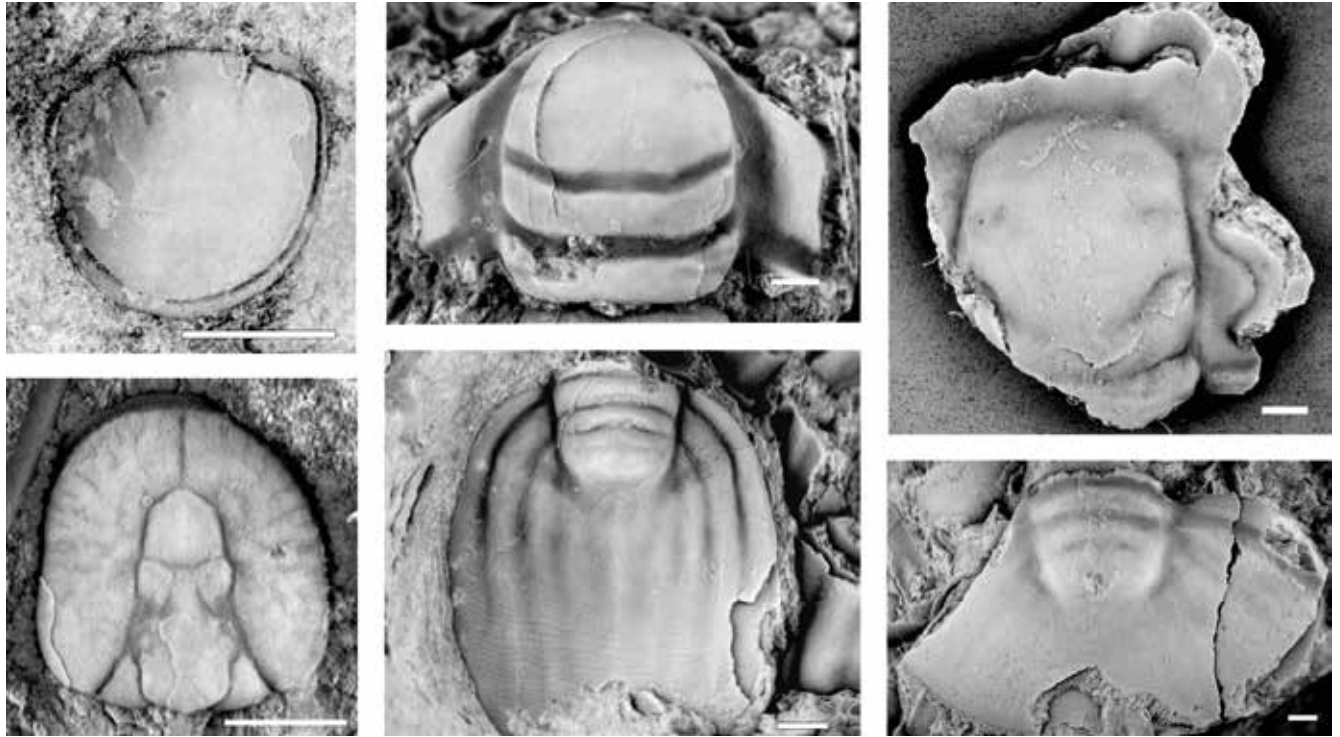
Paisaje de las cercanías de Nazareno, en la cordillera oriental salteña cerca de la frontera con Bolivia. Se advierten a la derecha afloramientos rocosos del Ordovícico Inferior (aproximadamente 480Ma atrás) del tipo en que se hallan trilobites fósiles. En la imagen, Eric Hasselrot, coordinador de trabajos de campo, Instituto Superior de Correlación Geológica, Universidad Nacional de Tucumán.



Interpretación del aspecto de una comunidad del trilobite *Jujuyaspis keideli*, del Ordovícico temprano (ca. 480Ma atrás), noroeste argentino. Los ejemplares de esta especie solían vivir en grupos. Dibujo Gabriel Lío



Algunos trilobites típicos del Cámbrico tardío-Ordovícico temprano del noroeste argentino. **Arriba.** *Lotagnostus hedini*, *Parabolina frequens*, *Jujuyaspis keideli* y *Notopeltis orthometopa*. **Abajo.** Pigidios de *Asaphellus jujuanus*, *Kainella teiichii* y *Asaphellus nazarenensis*. Las escalas indican 2mm.



Trilobites desarticulados (céfalos y pigidios) del Cámbrico medio y tardío de la precordillera mendocina. **Arriba.** *Lejopyge laevigata*, *Irvingella jorusconii*, *Hungaia puelchana*. **Abajo.** *Lotagnostus atenuatus*, *Hungaia puelchana* y *Rasettia crucensis*. Las escalas indican 2mm.

ce 488-478Ma) era muy diferente del que conocemos hoy. La porción de la Tierra que en el presente constituye esa región era entonces una extensa plataforma marina que se extendía hasta lo que ahora es Colombia. Ese antiguo mar albergó sucesivas faunas de invertebrados, cuyos restos se conservaron de manera muy completa en las rocas. Después de una compleja historia geológica que incluyó la formación de montañas, en la actualidad los estratos que contienen dichos restos se encuentran a grandes alturas sobre el nivel del mar, en la cordillera oriental de Salta y Jujuy.

Horacio J Harrington (1910-1973) y Armando F Leanza (1919-1975) fueron los primeros geólogos en definir biozonas sobre la base de las faunas de trilobites del noroeste argentino. Después de estudiar miles de ejemplares coleccionados por ellos mismos y por colegas de varias instituciones del país, en 1957 propusieron un primer ordenamiento cronológico de las rocas sobre la base de su contenido fósil, que aún está vigente, si bien con algunos ajustes. Lo difundieron publicándolo en los Estados Unidos (*Ordovician trilobites of Argentina*, University of Kansas Press, Lawrence). En su esquema bioestratigráfico, cada biozona contiene un conjunto particular de especies que refleja un momento único de la evolución biológica y geológica del noroeste.

Aunque cada biozona contiene varias especies de trilobites, recibió el nombre de aquella que mejor la represen-

ta, como explica el artículo ‘Los invertebrados fósiles y la escala geológica’, publicado en la página 9 de este número. Por ejemplo, *Parabolina frequens argentina*, con su inconfundible aspecto espinoso, hallado en muchas localidades de la quebrada de Humahuaca o cercanas a ella, como Iruya, Huacalera y Tilcara, o en el altiplano, dio nombre a la biozona más antigua de la cordillera oriental.

En los mismos estratos, *Lotagnostus hedini* aporta evidencia irrefutable a favor de una edad cámbrica tardía. Debido a su vasta distribución geográfica, este fósil permite hacer correlaciones con regiones muy lejanas como China, Kazajistán o Canadá; lo último es inusual, pues las especies de trilobites del Salta y Jujuy son mayormente endémicas. El esquema bioestratigráfico del noroeste argentino se completa con rocas de edades progresivamente más jóvenes del Ordovícico temprano, en las que se destacan los géneros *Jujuyaspis*, *Kainella*, *Asaphellus*, *Notopeltis* y *Thysanopyge*.


Otra región del país con importantes registros de trilobites del Paleozoico temprano es la precordillera mendocina. Su tesoro paleontológico fue descubierto por un naturalista autodidacta, Carlos Rusconi (1898-1969), en las décadas de 1940 y 1950, cuando se desempeñaba como director del Museo de Historia Natural de Mendoza. Halló antiguas rocas de origen marino en muchos cerros y quebradas de la provincia y reunió un sinnúmero de fósiles cámbricos, cuyo estudio emprendió él mismo y dio

a conocer (*Animales extinguidos de Mendoza y de la Argentina*, Gobierno de Mendoza, 1967). En la década siguiente, Ángel V Borrello (1919-1971), del Museo de La Plata, reunió más colecciones de alto valor geológico.

Los trilobites mendocinos del Cámbrico habitaron una plataforma marina estable, hace unos 505-485Ma. Al morir, sus restos quedaron preservados en calizas que luego sufrieron erosión y los bloques resultantes fueron transportados hacia ambientes marinos más profundos. Esto resultó en depósitos de aspecto peculiar, en los cuales bloques de rocas carbonáticas de centímetros a cientos de metros se encuentran inmersos en total desorden en sedimentos de edad más joven.

Aislada y dispersa, la información que ofrecen estos bloques forma un rompecabezas en el cual cada pieza encastra perfectamente con otras. Cuando la imagen se completa, revela la historia geológica. Determinar qué biozonas están representadas en las rocas cámbricas mendocinas requirió estudiar con enorme paciencia el contenido fósil de cada bloque y así armar, paso a paso, el esquema bioestratigráfico de la región, tarea que aún continúa.

Los trilobites cámbricos de Mendoza tienen enorme similitud con los de los Estados Unidos, Canadá y Groenlandia. Efectivamente, buena parte de los géneros identificados en la precordillera argentina (por ejemplo, *Irvingella*, *Hungaia*, *Rasettia*) son compartidos con América del Norte, por lo que habría habido un libre intercambio faunístico entre ambos territorios durante el Cámbrico. ¿Indica esto proximidad geográfica?

Durante el Cámbrico y el Ordovícico, América del Sur se encontraba unida con África, Australia, la Antártida y otros bloques continentales menores. La región que hoy corresponde al noroeste argentino estaba sobre el margen suroeste de ese bloque de continentes. En cambio, a comienzos del Paleozoico la región de Cuyo tenía una posición muy distinta de la actual, como lo sugieren sus trilobites. Ella habría sido un fragmento desprendido de una antigua placa continental llamada *Laurentia* (no confundir con *Laurasia*), que muchas veces fue un continente separado y hoy es América del Norte. Cuyo tuvo un largo viaje a la deriva durante el Cámbrico y el Ordovícico, y recién en el Ordovícico tardío se adosó a América del Sur. 

LECTURAS SUGERIDAS

BORDONARO OL, 2003, 'Evolución paleoambiental y paleogeográfica de la cuenca cámbrica de la precordillera argentina', *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, 58: 329-346.

FORTEY RA, 2000, *Trilobites! Eyewitness to Evolution*, Harper Collins, Londres. Accesible en archive.org/details/trilobiteeyewitn00fortrich/mode/2up. Traducción castellana: *¡Trilobites! Testigos de la evolución*, Laetoli, Pamplona, 2006.

GOULD SJ, 1989, *Wonderful Life: The Burgess shale and the nature of history*, Norton & Co., Nueva York. Traducción castellana: *La vida maravillosa*, Crítica, Barcelona, 2018.

LEVI-SETTI R, 2014, *The Trilobites Book: A visual journey*, University of Chicago Press.

RAMOS VA, 1995, 'Sudamérica: un mosaico de continentes y océanos', *CIENCIA HOY*, 6: 24-29.



M Franco Tortello

Doctor en ciencias naturales, UNLP.
Profesor titular, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, UNLP.
Investigador independiente del Conicet en el Museo de La Plata.
tortello@fcnym.unlp.edu.ar



Daniela S Monti

Doctora en ciencias biológicas, UBA.
Investigadora asistente del Conicet en el IEGEBA.
danielamonti@gmail.com