

Trilobites

Habitantes acorazados de los mares paleozoicos presentaban una diversidad asombrosa

Richard A. Fortey

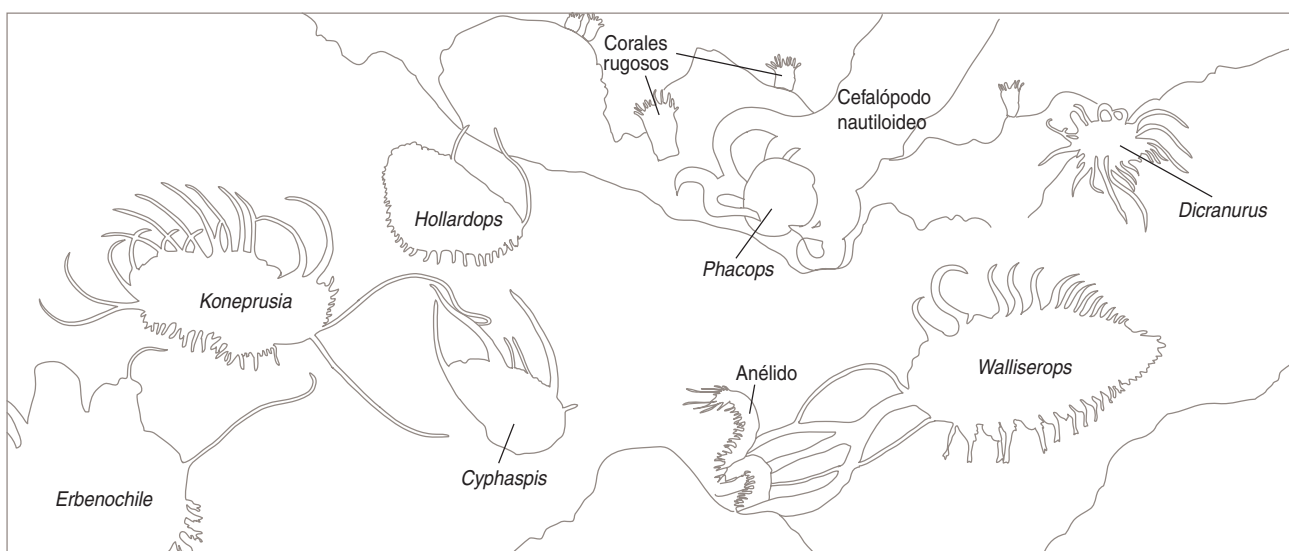
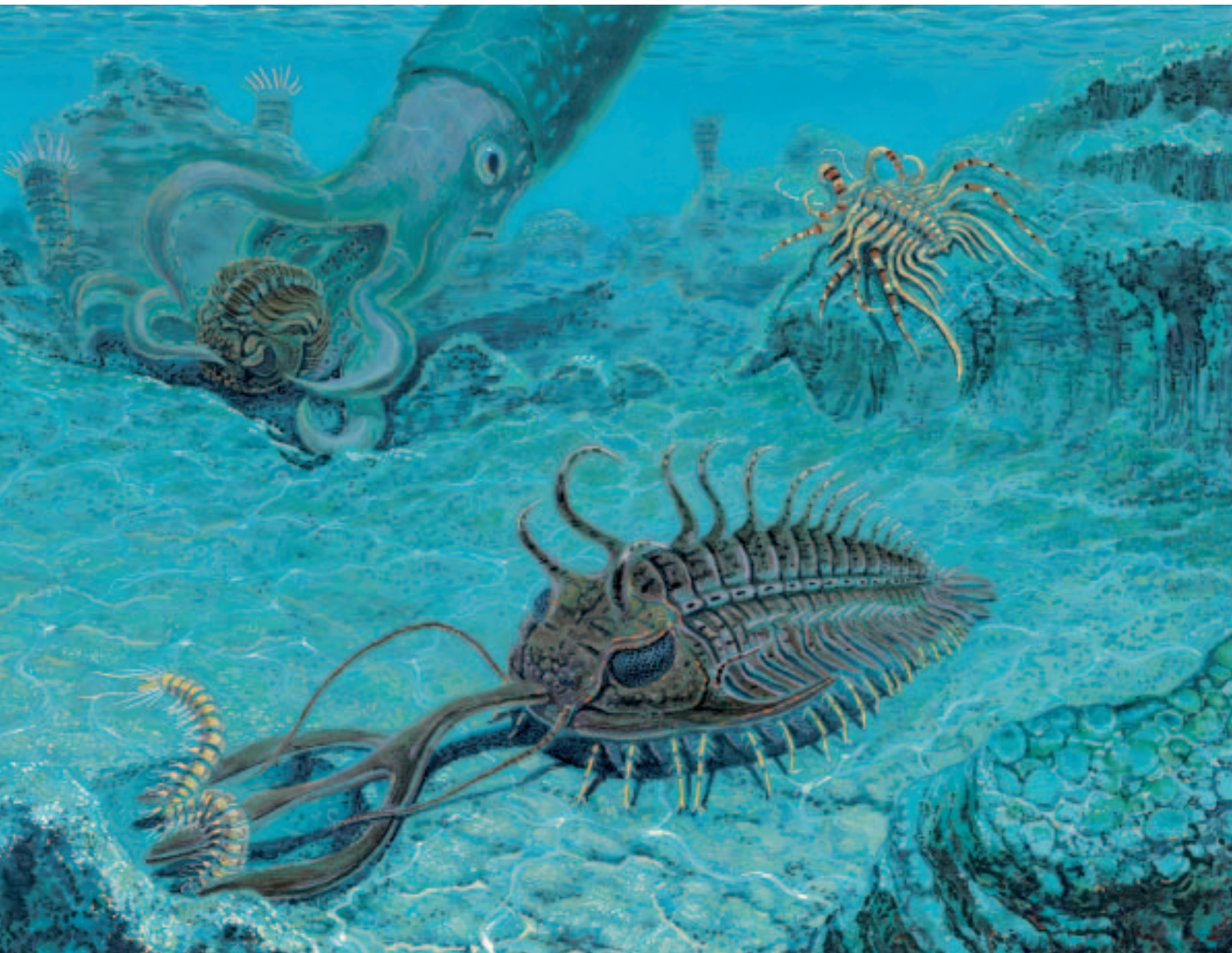


Si pudiéramos sumergirnos bajo los mares del Ordovícico, hace unos 450 millones de años, parecería ante nuestros ojos un asombroso paisaje plagado de trilobites. Algunos eran grandes como platos; otros, del tamaño de un camarón moderno; los había también menores que un guisante. Medraban en casi todos los ambientes, desde las aguas someras hasta las más profundas e incluso afólicas. Había trilobites cubiertos de espinas, como acericos; otros, totalmente lisos, parecían cochinillas gigantes. Algunos contaban con extrañas prolongaciones delanteras, sin parangón en los animales actuales. No sólo los había dotados de grandes ojos; tampoco faltaban los ciegos.

Tan asombrosa variedad de formas reclama diferentes nichos ecológicos. Contamos con un buen registro fósil, puesto que fueron los primeros artrópodos en secretar un exoesqueleto de calcita. Pero la mineralización no afectaba a todo el exoesqueleto: a diferencia de los cangrejos y langostas actuales, los apéndices de los trilobites nunca contaron con un recubrimiento calcáreo, por lo que fosilizaron sólo en raras ocasiones. El caparazón dorsal, en cambio, sí formaba un escudo protector; se plegaba ventralmente alrededor de todo el cuerpo del animal para

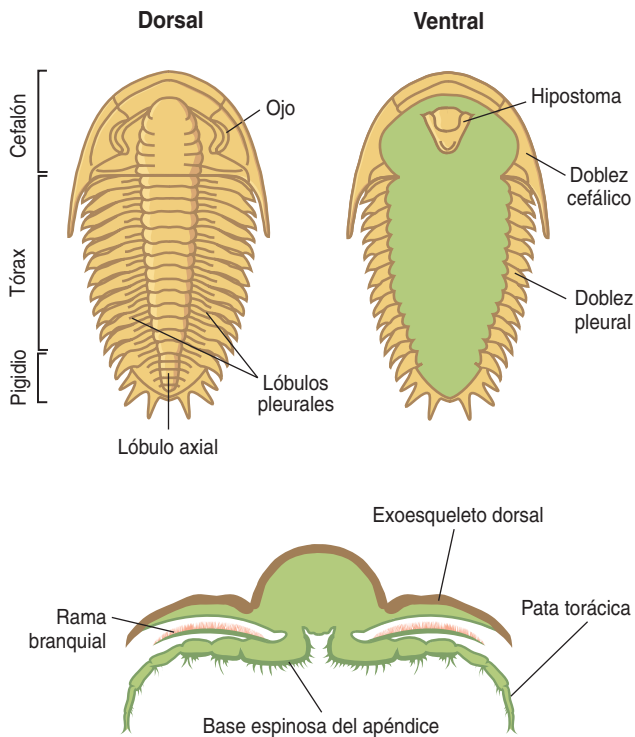
formar el *doblez*. Los tres lóbulos a los que alude el vocablo “trilobites” comprenden un raquis diferenciado (en general convexo), flanqueado por dos áreas pleurales, dobladas lateralmente. Transversalmente, estos animales se dividen también en tres partes: una cabeza (*cefalón*), en la que se encuentran los ojos, un tórax flexible, compuesto por un número variable de segmentos articulados, y una cola (*pigidio*), que consta de varios segmentos fusionados. A partir de este esquema básico, los trilobites presentaban un sinnúmero de variaciones.

Si algunos apéndices de trilobites se han conservado en estado fósil es porque, antes de pudrirse, se impregnaron de un mineral (pirita o apatito), que persistió después de que las bacterias descompusieran los tejidos blandos. Lo mismo que insectos y crustáceos, sus parientes artrópodos, los trilobites estaban dotados de antenas en la parte frontal de la cabeza. Por detrás de éstas, numerosos apéndices se disponían en pares —uno para cada segmento torácico— a lo largo de todo el cuerpo. Cada apéndice constaba de una rama interna locomotora y una rama externa respiratoria dotada de filamentos branquiales. A este patrón básico responden todos los apéndices de trilobites hallados fósiles; ello sugiere que gran parte de las variaciones en el diseño de los trilobites afectaban sólo al exoesqueleto



1. EL ANTIGUO FONDO MARINO de lo que hoy es Marruecos constituyó en el Devónico, hace más de 350 millones de años, un extraño parque zoológico de trilobites. Durante sus 270 millones de años de reinado en los mares, los trilobites habitaron una amplia variedad de nichos; los hubo predadores, carroñeros,

filtradores y sedimentívoros. Algunos corrían por el fondo del mar o nadaban mediante cortos impulsos, mientras que otros “navegaban” a diferentes profundidades en la columna de agua. Los últimos trilobites desaparecieron inmediatamente antes de la Gran Extinción Pérmica, ocurrida hace unos 250 millones de años.



2. LA ANATOMÍA de un trilobites atestigua su parentesco arthropodiano con las arañas, los escorpiones y los cangrejos bayoneta (o herradura). El caparazón dorsal protegía las partes blandas y también los delicados filamentos branquiales que se situaban por encima de cada rama locomotora de los apéndices (*abajo*). La figura muestra un trilobites típico.



3. VISTA VENTRAL del trilobites devónico *Phacops*. Se aprecian varios pares de apéndices, con las correspondientes ramas locomotoras y branquiales. Los apéndices de los trilobites se conservan muy raramente, puesto que no estaban protegidos por un exoesqueleto mineralizado. Este fósil procede de la cantera de pizarras de Hunsrück.

calcificado. Un amplio registro fósil muestra la diversidad de formas que adoptaron estos habitantes acorazados del Paleozoico.

Los trilobites aparecen en el registro fósil de forma brusca en estratos del Cámbrico inferior, hace alrededor de 522 millones de años. En un corto plazo de pocos millones de años presentan ya una asombrosa abundancia y diversidad. Hasta la fecha, se han descrito más de 5000 géneros; sin duda se descubrirán muchos más. El grupo entero desapareció unos 270 millones de años después, cerca del final del Pérmico, durante la “gran extinción” que exterminó el 95 por ciento de las especies acuáticas. De no haber estado cabalmente adaptados para la vida en los mares paleozoicos, los trilobites no hubieran sobrevivido y proliferado durante tan largo tiempo. ¿En qué consistían dichas adaptaciones?

Reconstruir la vida de unos organismos que se extinguieron hace cientos de millones de años entraña mayor dificultad; además, nunca podremos estar totalmente seguros de nuestras deducciones. Sin embargo,

no se trata de una misión imposible. La ciencia nos ofrece varias formas de proceder. Podríamos, por ejemplo, examinar la fauna actual en busca de artrópodos con estructuras similares a las de algún trilobites en particular; la semejanza indicaría que ambos compartían formas de vida. Podríamos también estudiar la estructura del trilobites como si de un producto de la ingeniería biológica se tratara, para deducir qué podía y qué no podía hacer el animal. Otra opción consistiría en estudiar los estratos geológicos que albergan los fósiles, pues suelen encerrar información de valor sobre el hábitat que ocuparon estos animales. ¿Vivían en aguas profundas? ¿Se habían adaptado a la vida de arrecifes? En afortunadas ocasiones, los diferentes hallazgos apuntan hacia una misma conclusión, que permite arrojar un adarme de luz sobre la vida de estos organismos.

Ojos multilenticulares

Los ojos entrañan numerosas pistas acerca de la forma de vida de un animal. Sin embargo, al estar for-

mados por tejido blando, raramente fosilizan. Salvo en los trilobites. Si bien compartían rasgos con los ojos compuestos (multilenticulares) de los artrópodos modernos, los ojos de los trilobites se distinguían por su lente de calcita. Este mineral ofrecía ventajas ópticas para el sistema visual del animal: la luz pasa por uno de sus ejes cristalográficos sin sufrir refracción. Dado que el eje óptico se encontraba perpendicular a la superficie de cada lente, puede deducirse la dirección en la que miraban las lentes del trilobites.

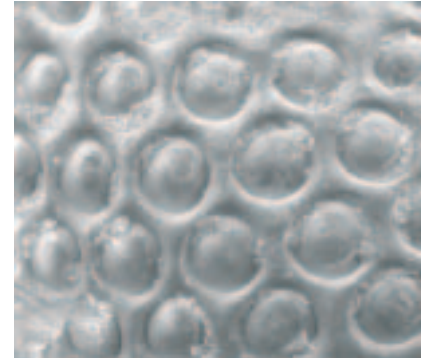
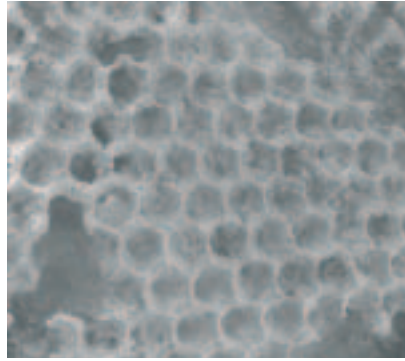
En su mayoría, los trilobites estaban dotados de ojos *holocroales*: ojos que constaban de un gran número —incluso millares— de pequeñas lentes hexagonales capaces de detectar pequeños movimientos a su alrededor. Estas solían mirar lateralmente, es decir, enfocando la superficie del sedimento sobre la que medraban los organismos bentónicos. Otros contaban con ojos *esquizocroales*, con menor número de lentes aunque de mayor tamaño, biconvexas y separadas entre sí por placas. Se trataba de

lentes muy refinadas; contaban con variaciones internas del índice de refracción para corregir la aberración esférica y otros problemas ópticos. El campo visual de los ojos *esquizocroales* solía ser también lateral. En algunas especies, los ojos adoptaban forma de torre; puesto que los ejes ópticos eran paralelos entre sí, alcanzaban a ver a largas distancias. Un trilobites descrito recientemente mostraba incluso una suerte de visera que lo protegía de los rayos luminosos que, por incidir desde arriba, interferían en su visión.

Pero hubo también trilobites que perdieron los ojos, fenómeno que se repitió varias veces en el curso de la historia del grupo. Los fósiles de trilobites ciegos se encuentran asociados a medios profundos, por debajo de la zona fótica (al alcance de la luz solar), en donde los ojos no serían necesarios. Estos habitantes de aguas profundas perdieron la visión de forma progresiva, mediante la reducción en el número de lentes hasta la total desaparición de la superficie visual. No se conocen casos de recuperación de los ojos una vez perdidos.

En el extremo opuesto se encontraban los trilobites dotados de ojos hipertrofiados. Algunos mostraban unos grandes ojos globulares, con lentes dispuestas por toda la superficie; el campo visual de estas especies era mayor que el del resto de los trilobites, pues las lentes estaban dirigidas hacia arriba, hacia abajo e incluso hacia atrás, proporcionando una visión de casi 360 grados.

En 1975 describí una versión extrema de estos animales, el *Opipeuter* ("el que mira fijamente"), descubierta en rocas ordovícicas de Spitsbergen. Estos trilobites mostraban otras peculiaridades: un cuerpo más bien pequeño y alargado, y unas pleuras laterales del tórax reducidas, a pesar de que parecen haber gozado de una potente musculatura. Algunas especies contaban con espinas dirigidas hacia abajo en los márgenes de la cabeza. Puesto que ello apenas suponía una adaptación a la vida bentónica, parece lógico pensar que se trataba de trilobites pelágicos que nadaban activamente en el mar abierto. Para economizar el peso del exoesqueleto, se truncaron las áreas laterales; en la cabeza, en cambio, el lateral solía estar ocupado por unos ojos enormes. Existen en la

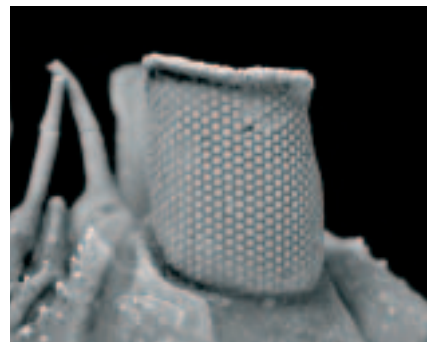
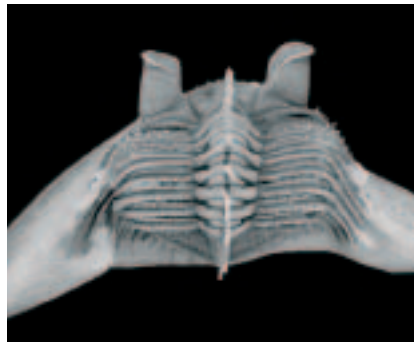


4. LOS OJOS COMPUESTOS de los trilobites solían ser holocroales (*izquierda*) o esquizocroales (*derecha*). Los holocroales estaban formados por lentes hexagonales densamente dispuestas (hasta 15.000 por ojo). Los esquizocroales contenían menor número de lentes pero de mayor tamaño y separadas por placas exoesqueléticas.

actualidad crustáceos anfípodos con hábitos similares, dotados también de ojos hipertrofiados.

Los trilobites pelágicos abundaron sobre todo durante el período Ordovícico, cuando quizás ocuparon los mismos nichos en que hoy habita el krill. Algunos de ellos presentaban una amplia distribución geográfica, harto mayor que la de sus contemporáneos bentónicos. En fecha reciente,

Tim McCormick y yo analizamos la morfología de una de estas especies ordovícicas, *Carolinites genacinaca*, en muestras procedentes de distintas partes del planeta. Hallamos que la misma especie habitaba en los actuales EE.UU., Artico, Siberia, Australia y China —es decir, toda el área ecuatorial de entonces—, distribución que guarda semejanza con la de algunos animales planctónicos modernos.



5. *ERBENOCHILE ERBENI*, un trilobites del Devónico de Marruecos, estaba dotado de unos ojos esquizocroales espectaculares, que se elevaban por encima de su cabeza en poderosas columnas. Su campo visual abarcaba cerca de 360 grados; así lo muestran estas imágenes vistas desde la parte posterior (*arriba a la izquierda*), lateral (*arriba a la derecha*) y desde arriba (*abajo a la izquierda*). El detalle del ojo compuesto (*abajo a la derecha*) muestra la visera que les protegía de la luz directa.



6. *CORNUPROETUS* estaba dotado de ojos holocroales, que le permitían escudriñar el fondo del mar lateralmente. Esta debió ser la visión típica de los trilobites bentónicos.

penumbra que existe justo debajo de la zona fótica del océano, y sus restos se acumularon después de muertos junto con los de trilobites bentónicos ciegos. Curiosamente, las lentes de algunos de estos moradores de aguas profundas no eran hexagonales sino cuadradas; desconocemos aún las razones de esta variación.

Bentónicos y pelágicos

En su mayoría, los trilobites pelágicos mostraban una morfología poco hidrodinámica; no debieron nadar muy deprisa. *Parabarrandia* y otros de mayor tamaño, en cambio, mostraban un perfil aplanado y la parte anterior de la cabeza prolongada en una “nariz” alargada, a la manera de algunos tiburones pequeños actuales. Estos trilobites se modificaron hasta adquirir forma de hidroala; ello les permitió nadar a mayor velocidad que sus contemporáneos de menor tamaño. Aunque parece probable que los

trilobites nadadores más pequeños se alimentaran del fitoplancton y del zooplancton, es posible que los de mayor tamaño fueran predadores de crustáceos. Parece, pues, que los trilobites ocuparon diferentes nichos ecológicos, incluso en ambientes pelágicos.

La mayoría de los trilobites medraban sobre el fondo del mar o en niveles próximos al mismo. No parecen haber ocupado ambientes dulceacuícolas; de haberlo hecho, podría haber hoy formas vivas. Estos habitantes de los fondos marinos variaban desde formas diminutas, cuyos adultos apenas superaban un milímetro, hasta gigantes de casi un metro de longitud. Tamaña divergencia responde a la diversidad de funciones que debieron asumir en la ecología del Paleozoico. Antaño se pensaba que todos los trilobites eran detritívoros, pero ahora se piensa que abarcaron casi toda la gama de formas de alimentación que muestran los artrópodos marinos modernos, a excepción del parasitismo, aunque incluso éste se ha postulado para un grupo concreto de trilobites.

Depredadores

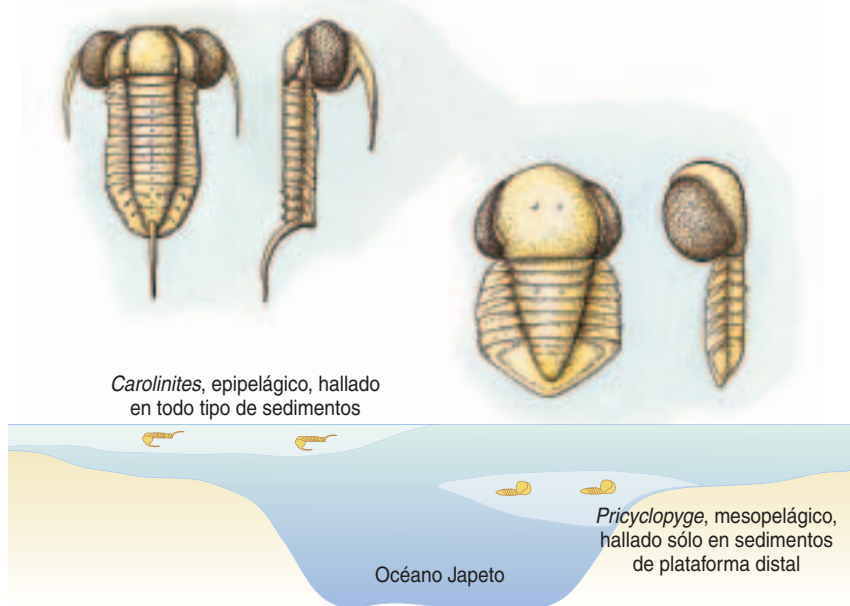
Algunos trilobites, sobre todo los de mayor tamaño, fueron notables depredadores y carroñeros; se considera ésta la condición más primitiva del grupo. Numerosos estudios acerca de sus relaciones filogenéticas los sitúan en un clado mayor que incluye al grupo basal de los arácnidos actuales —entre los cuales el cangrejo bayoneta (o herradura), *Limulus*, los escorpiones y las arañas constituyen ejemplos bien conocidos.

En su mayoría, los organismos de este grupo son carroñeros o depredadores de otros animales. Los apéndices de especies del Cámbrico inferior muestran unas bases fuertes y espinosas que podrían haber sido utilizadas para triturar gusanos de cuerpo blando y otras presas. Existen ejemplos fósiles en los que se observa cómo el rastro de un trilobites se aproxima al rastro de un gusano, para luego alejarse solo.

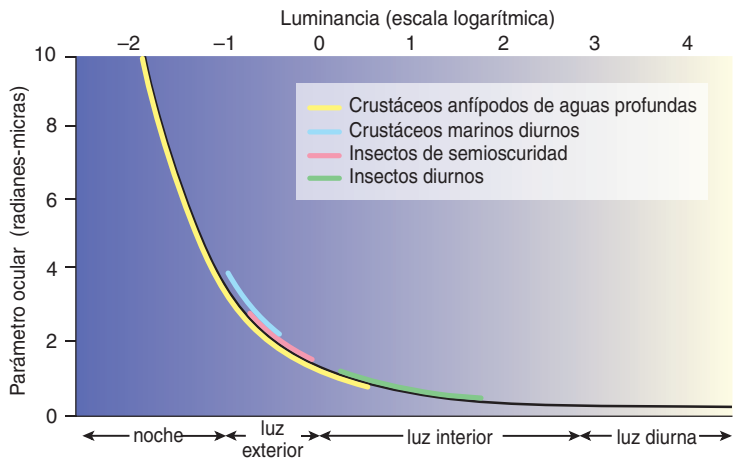
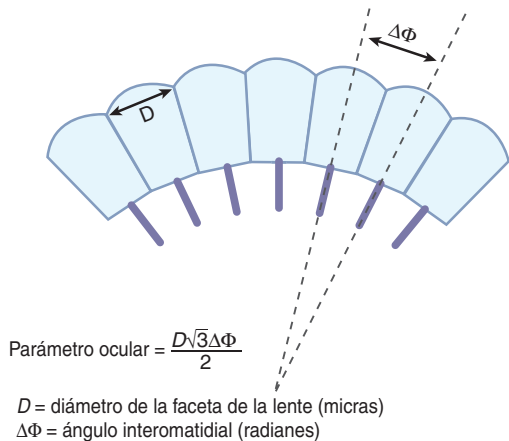
En la parte ventral de la cabeza de los trilobites se encontraba el *hipostoma*, una placa calcificada. La boca se situaba cerca de la porción posterior del hipostoma, que en trilobites depredadores era rígido. Numerosas especies desarrollaron, en el hipostoma alrededor de la boca,

En *Carolinites genacinaca*, pues, la morfología funcional, la distribución geológica y la comparación con la fauna actual apuntan hacia una forma de vida pelágica.

Algunos trilobites de ojos hipertrofiados debieron vivir, sin embargo, a mayores profundidades. Los ciclopígididos, de ojos saltones, medraban en aguas profundas, probablemente por debajo de los 200 metros. A menudo se les encuentra junto a trilobites ciegos que habitaban el fondo marino, en sedimentos que se acumularon en los márgenes de antiguos continentes o en zonas de plataforma profunda. Los ojos de estos trilobites son análogos a los de los insectos y crustáceos actuales que viven en zonas poco iluminadas. Ello indica que quizá los ciclopígididos medraron en regiones mesopelágicas, la zona de



7. LOS TRILOBITES PELAGICOS ORDOVICICOS *Carolinites killaryensis* (arriba a la izquierda) y *Pricyclopyge binodosa* (arriba a la derecha) mostraban unos ojos grandes y abultados, con los que abarcaban un amplio campo visual. A tenor del tipo de sedimento en que se han hallado estos fósiles, *Carolinites* debió tratarse de una especie epipelágica que medraba cerca de la superficie del mar; *Pricyclopyge* un trilobites mesopelágico que habitaba profundidades por debajo de los 200 metros (abajo). Así lo sugiere también el tamaño de sus ojos, según el cual estas dos especies debieron medrar en profundidades oceánicas distintas, cada una con diferente luminancia (véase la figura 8).



8. EL "PARAMETRO OCULAR" mide algunas de las propiedades básicas de un ojo compuesto (*izquierda*); también proporciona información sobre la luminancia relativa del hábitat de un animal (*derecha*). A tenor del parámetro ocular, *Carolinites* y *Pricyclopyge* (véase la figura 7) debieron vivir en profundidades

distintas: el de *Carolinites* no alcanza los 4 radianes-micras, comparable con el de los crustáceos marinos diurnos actuales; el de *Pricyclopyge* suele superar los 3 radianes-micras, lo mismo que los crustáceos anfípodos de aguas profundas modernos.

horquillas, engrosamientos u otras estructuras especiales, que probablemente ayudaban a despachar las presas voluminosas. Algunas especies mostraban incluso un raspador en la parte interna de la horquilla.

Un trilobites de gran tamaño debía constituir un enemigo temible para un gusano: para localizar las presas contaba con una amplia visión y el apoyo de los sensores químicos de las antenas. De las excavaciones de estos trilobites predadores nos han llegado huellas fósiles (*Rusophycus*), improntas de sus jornadas de caza.

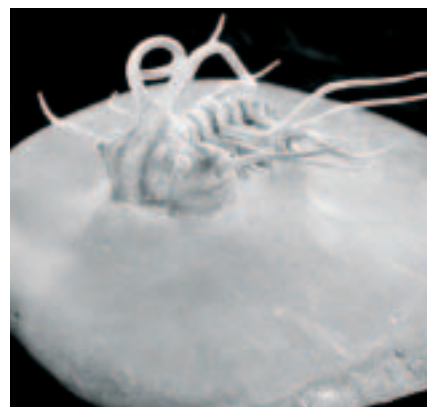
Presas

Numerosas pruebas respaldan la hipótesis de que los propios trilobites fueron también presas de otros animales. En los caparazones fósiles de trilobites a menudo se aprecian marcas de mordeduras; el hecho de que hayan cicatrizado indica, sin embargo, que los ataques no solían resultar mortales. Loren Babcock y Richard Robison comprobaron que en algunas poblaciones de trilobites cámbricos las mordeduras aparecían con mayor frecuencia en el lado derecho del animal; ello sugiere que el predador seguía siempre el mismo plan de ataque. Por lo que se refiere a la identidad del atacante, es muy probable que se tratara de otro artrópodo. De hecho, el estómago de un enigmático artrópodo del Cámbrico apareció lleno de restos de pequeños trilobites agnóstidos.

Un artrópodo de gran tamaño y dotado de mandíbulas impresionantes, *Anomalocaris*, descrito por vez primera en la cantera de pizarra Burgess (Canadá), debió haber sido el "tigre" de los mares cámbricos. Aunque sus ojos no estaban calcificados, gozaba de una buena visión.

En el Ordovícico, la lista de predadores potenciales aumentó con la aparición de los nautiloideos; en el Devónico, con los peces mandibulados. Quizá la proliferación de trilobites espinosos surgió en respuesta a la precariedad de la vida en el Paleozoico superior. Al enrollarse, estos trilobites dirigían sus espinas en todas direcciones, convirtiéndose en un bocado peligroso.

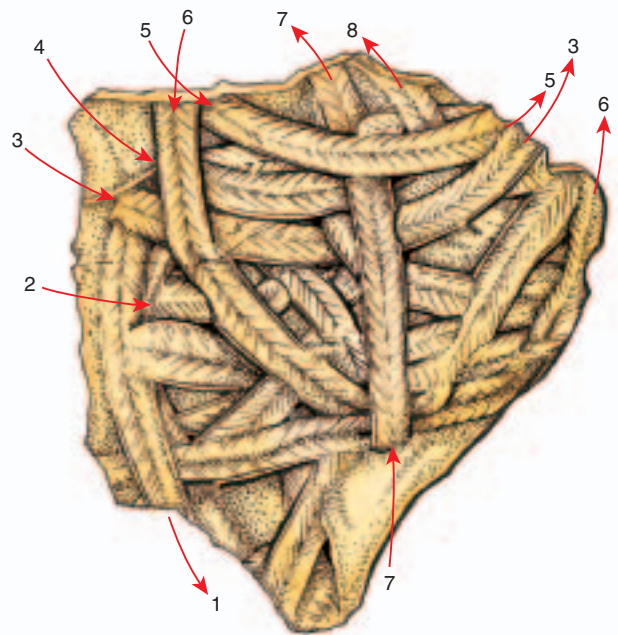
En general, sin embargo, los trilobites no mostraban un aspecto tan llamativo. De pequeño tamaño, a lo sumo de dos centímetros de longitud, un gran número de ellos pululaban sobre sedimentos fangosos en grupos de miles de individuos. Una cantera de Utah con estratos del Cámbrico medio ha proporcionado miles de ejemplares fósiles de *Elrathia kingi*, uno de estos trilobites; hoy se pueden adquirir en forma de pequeños "medallones" en tiendas de museos de todo el mundo. Con un cuerpo aplanado y un gran número de segmentos torácicos, estos animales medraron sobre el fondo marino y mantuvieron su morfología a lo largo de más de 200 millones de años.



9. *DICRANURUS MONSTRUOSUS*, del Devónico de Marruecos, estaba dotado de una armadura cubierta de espinas, que le protegía de los "recién" evolucionados peces mandibulados y otros depredadores. El tipo de hipostoma de *Dicranurus* sugiere hábitos predadores; se alimentaba de gusanos, a buen seguro.



10. *CYPHASPIS*, un trilobites detritívoro del Devónico, rastrea el fondo del mar en busca de partículas orgánicas, su alimento. De su raquis torácico emergían unas espinas de gran longitud y de la parte frontal del cefalón unos “cuernos”, cuya función se desconoce.



11. ESTA “TRAZA ALIMENTARIA” (el icnofósil *Cruziana semiplicata*) fue producida por un trilobites del Cámbrico superior cuando removía el sedimento en busca de comida. Los números identifican surcos individuales antihorarios.

Un diseño morfológico conservador, aunque eficaz, sin la menor duda.

El hipostoma de estos pequeños trilobites no estaba adosado de forma rígida, sino soportado por una membrana ventral flexible; operaba quizá como una pala, facilitando la ingestión de sedimento blando, del cual el animal extraía su alimento (partículas orgánicas). Los surcos que estos mismos trilobites han dejado en la superficie del sedimento (icnofósil *Cruziana semiplicata*) parecen diminutas roderas entrecruzadas. Algunas especies incluso habrían desarrollado estrategias alimentarias particulares: por ejemplo,

dar vueltas en círculo una y otra vez para incrementar la eficacia de la captación del alimento.

Algunos grupos de trilobites, parientes próximos de los detritívoros, adoptaron una forma de vida propia de ambientes pobres en oxígeno. Las rocas que se formaron a partir de estos hábitats anaeróbicos son pizarras negras y calizas ricas en sulfuros —estas últimas se denominan también “rocas fétidas” debido al desagradable olor a sulfuro que desprenden al fragmentarse. Tales trilobites, sobre todo la familia Olenidae, tenían un exoesqueleto muy fino en relación con su tamaño. Además, estarían do-

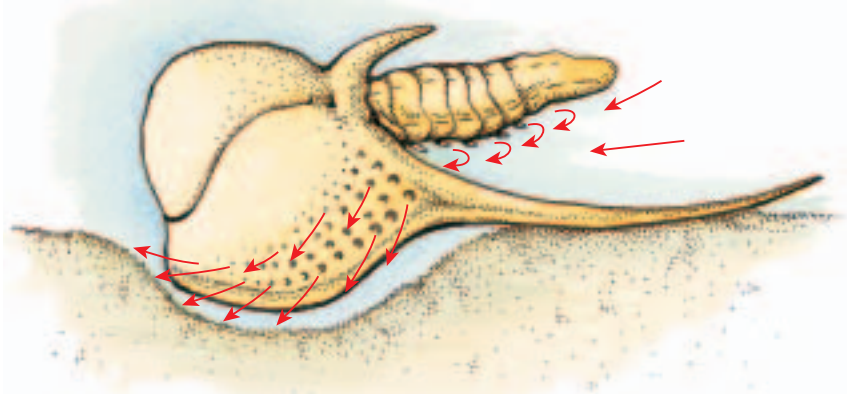
tados de una musculatura débil que les obligaba a moverse con lentitud. Sin embargo, a diferencia de los pelágicos, los trilobites olenidos contaban con áreas laterales (pleurales) anchas y aplanadas; presentaban un elevado número de segmentos torácicos. Ello les permitió incrementar el número de ramas branquiales (respiratorias) y sobrevivir así en ambientes de bajo contenido en oxígeno.

Relación simbiótica con las bacterias

Existen numerosos ejemplos actuales de animales especializados en habitar medios pobres en oxígeno que pros-



12. *CRYPTOLITHUS TESSELATEDUS* formaba una cámara de alimentación y filtración bajo su cuerpo. Capturaba las partículas orgánicas en las corrientes de agua (las flechas rojas indican trayec-



torias hipotéticas) generadas por el movimiento de sus apéndices. El agua salía entonces de la cámara a través de las aberturas del cefalón. *Cryptolithus* vivió en Norteamérica durante el Ordovícico.

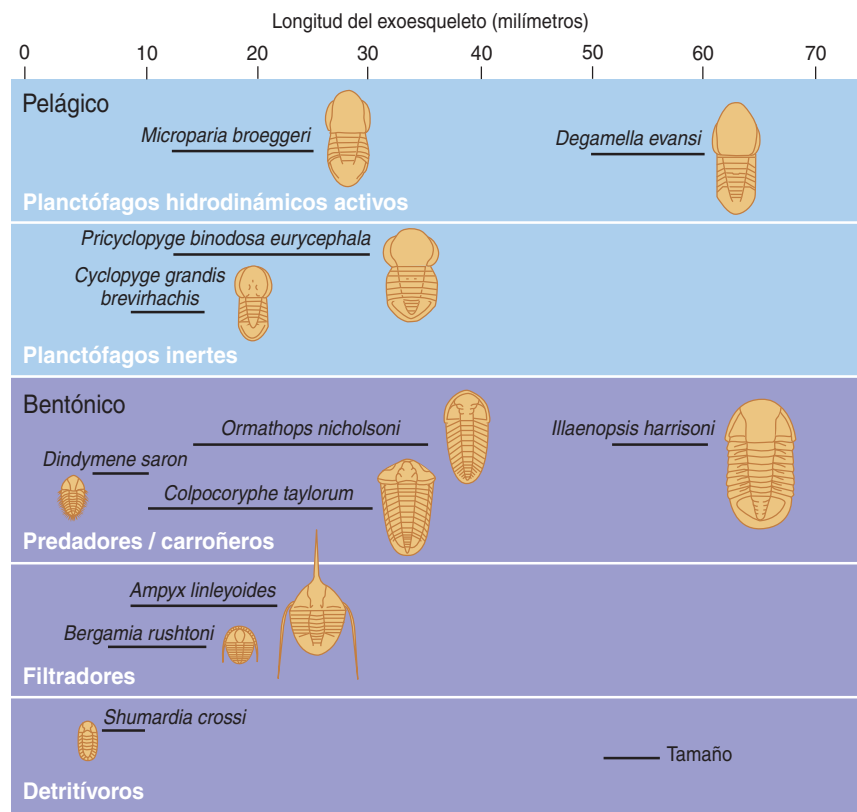
13. ESTA ASOCIACION DE 11 ESPECIES contemporáneas de trilobites hallada en una cantera de Whitland, Gales del Sur, pone de manifiesto la diversidad que podía existir en un solo enclave. Estos trilobites del Ordovícico inferior lograban coexistir porque seguían diferentes hábitos alimentarios (según su morfología y tamaño corporal) y medraban a distintas profundidades.

peran merced a una relación simbiótica con bacterias sulfurosas. Estos animales “crían” a las bacterias de las que luego se alimentan. Algunos bivalvos, por ejemplo, alojan bacterias sobre sus branquias modificadas y absorben directamente sus nutrientes. Resulta plausible que los trilobites que medraban en medios pobres en oxígeno adoptaran estrategias parecidas; por tanto, la relación simbiótica con bacterias se vendría produciendo ya desde el Cámbrico.

Los restos fósiles de estos trilobites forman verdaderos cementerios en los que no suelen encontrarse más de dos especies asociadas. Algunas de estas especies muestran degeneración del hipostoma; ello abona la hipótesis de que pudiesen absorber a través de las branquias los nutrientes generados por las bacterias. Los trilobites más especializados de este grupo desarrollaron unas espectaculares protuberancias bulbosas en la parte frontal de la cabeza; quizá servían para albergar a las larvas en los estadios iniciales de su crecimiento, hasta que alcanzasen el tamaño adecuado para establecerse en su propio simbiote.

Otro grupo de trilobites bentónicos generó alrededor de la cabeza una orla muy peculiar, que no se corresponde con nada conocido entre los artrópodos actuales. En numerosas especies, este borde aparece perforado por unos canales que se abren en el exoesqueleto dorsal y en el doblez ventral. Los bordes se prolongan a menudo hacia atrás en unas largas espinas a lo largo del tórax, de forma que el animal podría sostenerse sobre el fondo apoyado en ellas. Esta extraña adaptación debió tener un gran éxito evolutivo, ya que los trinucleidos, una de estas familias de trilobites ordovícicos, suelen hallarse en abundancia.

La observación lateral de este diseño proporciona indicios sobre su función: el tórax se mantenía sobre



el sedimento, sin tocarlo, de forma que dejaba una cámara por debajo de él, flanqueada por las espinas; el hipostoma (y, por tanto, la boca) se mantenía muy por encima del fondo. Es probable que estos trilobites removieran el sedimento, “saltando” de un lado a otro, para filtrar las partículas en suspensión. Abona esta idea el descubrimiento de huellas que se corresponderían con este tipo de comportamiento, es decir, las marcas dejadas cuando el animal estaba en reposo sobre el fondo y las del salto en busca de mejor sedimento.

Los mares paleozoicos estaban plagados de trilobites de todo tipo. Especies de gran tamaño se arrastraban sobre el fondo, aprovechando su agudeza visual para detectar las presas; algunos removían el sedimento para filtrar las partículas en suspensión; otros araban las capas más superficiales en busca de alimento. Empezamos a ahondar en la complejidad y la diversidad de un grupo de animales “primitivos”. De no haber sido por la extinción pérmica, quizás estarían aún entre nosotros.

El autor

Richard A. Fortey, investigador del Museo de Historia Natural de Londres, enseña paleobiología en la Universidad de Oxford. Sus estudios actuales se centran en la “explosión” del Cámbrico, la evolución de la visión de los artrópodos y la paleogeografía de continentes antiguos.
©American Scientist Magazine.

Bibliografía complementaria

- TRILOBITE: EYEWITNESS TO EVOLUTION. R. A. Fortey. Knopf; Nueva York, 2000.
AVAILABLE GENERIC NAMES FOR TRILOBITES. P. A. Jell y J. M. Adrain en *Memoirs of the Queensland Museum*, vol. 48, págs. 331-553; 2003.
TRILOBITES AND THEIR RELATIVES. Dirigido por P. D. Lane, R. A. Fortey y D. J. Siveter en *Special Papers in Paleontology*, vol. 70; 2003.