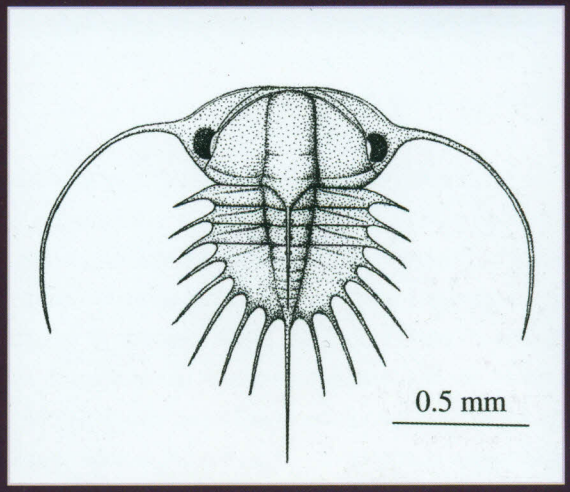
Un minúsculo trilobites planctónico

La mayoría de los trilobites adultos tiene un rango de tamaño de entre 2 y 15 centímetros de longitud. Hay algunos, como los gigantes del Ordovícico de Portugal, que son enormes (más de 80 cm) y existe un ejemplo en Canadá que alcanza incluso un metro. Pero también existen pequeños trilobites en miniatura, como el que aquí se ilustra: *Ctenopyge ceciliae*. Hay que fijarse bien en la escala para ver realmente lo pequeño que era este minúsculo y espinoso trilobites. Se encontraron por primera vez en 1993, en un bloque de calizas negras del Cámbrico Superior que estaba en el lecho de un arroyo al sur de Suecia, y después se descubrieron más bloques. Fue descrito formalmente como una nueva especie en el año 2002. Todos esos bloques estaban llenos de estos diminutos trilobites y, aunque se encontraban siempre como fragmentos desarticulados (cabezas, colas, segmentos torácicos, etc.), fue posible proponer la que parece ser una reconstrucción razonable, como se muestra aquí, basada en la descripción científica original.

Ctenopyge ceciliae es uno de los trilobites más pequeños conocidos y cuenta con un par de minúsculos ojos compuestos. Una científica alemana, Brigitte Schoenemann, estudió el mencionado material en la Universidad de Lund, en Suecia, en el año 2005. Encontró ejemplares larvarios con ojos que no poseían más de 8 lentes, mientras que el adulto cuenta con alrededor de 150, e hizo una serie de fotografías con el microscopio electrónico de barrido. Pero estas lentes de las fases iniciales del desarrollo resultaron tener el mismo tamaño que las del adulto: 20 μm. De acuerdo con los cálculos físicos de la Dra. Schoenemann, el ojo larvario no podría funcionar como un "formador" de imágenes, dado que tenía demasiadas pocas lentes. Y, aunque el ojo del adulto tenía una resolución mejor, ya que tenía muchas más lentes, aun así sólo podría haber



Un diminuto y espinoso trilobites planctónico, Ctenopyge ceciliae, del Furongiense (Cámbrico Superior) del sur de Suecia.

formado una imagen borrosa. Estos ojos, tanto los de los estadios más iniciales del desarrollo como los del adulto, funcionaron sólo como detectores de la dirección y de la intensidad de la luz. Así, sólo pudieron haber trabajado en un ambiente inundado con luz, en otras palabras, en las capas más superficiales del agua marina. Las marcadas espinas de este pequeño trilobites podrían haber evitado que se hundiera, ya que para un animal de tan pequeño tamaño la viscosidad del agua podría haber resultado alta.

Ambas evidencias sugieren que *Ctenopyge ceciliae* era un trilobites planctónico, que vivía como un torpe nadador o se dejaba llevar pasivamente a la deriva por las aguas más superficiales del mar. Mientras que la gran mayoría de los trilobites cámbricos eran bentónicos –en otras palabras, vivían sobre el fondo marino–, *Ctenopyge ceciliae* había "escapado" hacia el plancton y fue, probablemente, una de las primeras especies de trilobites en colonizar este nicho ecológico.

(durante la diagénesis) se veía una estructura en forma de cuenco, acoplada a la parte superior curvada de la lente a través de una superficie ondulada.

Realmente, Lindström se planteó si esta estructura interna bipartita no sería un artefacto, es decir, un producto de la diagénesis tras la muerte del trilobites, pero investigaciones posteriores mostraron que también se encontraban estructuras muy similares en otros facópidos, todas ellas con el mismo tipo de lentes adyacentes, demostrando así que éstas no eran tales artefactos. Cuando continuaron las investigaciones sobre estas lentes quedó claro que su estructura interna era marcadamente compleja pero no siempre la misma entre los diferentes facópidos. En *Dalmanitina* del Ordovícico basal, por ejemplo, la superficie superior del cuenco se encuentra indentada en un orificio minúsculo, mientras que en su contemporáneo *Crozonaspis* el cuenco es mucho más grueso y posee una superficie superior ondulada (figuras 13B a 13E).

En 1975 Riccardo Levi–Setti, trabajando en Chicago, reconoció que estas dos formas correspondían casi perfectamente a los diseños independientes, para lentes gruesas pero aplanéticas que podrían trasladar la luz a un foco puntual, realizados por René Descartes en 1637 y Christian Huygens en 1690, respectivamente. ¡Los principios ópticos que ellos descubrieron ya habían sido utilizados por los trilobites 490 millones de años antes! (Clarkson & Levi–Setti, 1975).

En Chicago se realizó un modelo de la lente de *Crozonaspis* y si una unidad de lente superior de calcita pura se acoplaba a un cuenco de plástico con un índice de refracción ligeramente menor, la luz era guiada hasta un foco perfecto. El funcionamiento era ideal pero, como se demostró más tarde, al menos algunas lentes de los facópidos presentan una estructura interna aún más compleja. Por ejemplo, en *Dalmanitina socialis* la superficie inferior de la unidad superior de la lente tiene un pequeño abultamiento (figura 13B) y se

Figura 11. *Eldredgeops milleri* del Devónico Medio de Ohio, EEUU. Ejemplar enrollado mostrando la posición del ojo esquizocroal. La longitud del ejemplar enrollado es de unos 15 mm. Fotografía de R. Levi-Setti.

ha demostrado que este bulto hizo bifocal al conjunto del doblete de lentes (con dos puntos focales muy definidos bajo las lentes; Gál *et al*., 2000a). De este modo, el trilobites podría ver simultáneamente de lejos y de cerca, a pesar del hecho de que su rígida lente no era capaz de acomodarse.

Otro ejemplo es *Eldredgeops* (figuras 8E y 13D), cuyo cuenco se adelgaza y desaparece hacia el centro mientras que una estructura adicional, el núcleo, de apariencia similar al cuenco, se sitúa en el centro de la lente (Miller & Clarkson, 1980). Algunos otros facópidos parecen haber tenido también un núcleo, pero menos claramente diferenciado. Las lentes de *Eldredgeops*, como las de los ojos holocroales, están construidas con lamelas radiales, conformando todas ellas una empalizada de trabéculas. En un estudio reciente, utilizando nuevas metodologías y con un detalle sin precedentes, se ha confirmado plenamente la existencia de trabéculas, del cuenco y del núcleo (Lee *et al*., 2007). El núcleo y el cuenco se ha demostrado que son más ricos en magnesio que la unidad superior y las trabéculas, en algunas especies, parecen extenderse en abanico hacia abajo más bien que hacia arriba. Mientras que todavía hay muchos problemas por resolver con respecto a la estructura y a la óptica de las lentes de los ojos esquizocroales, existen evidencias más claras acerca de cómo tales ojos se originaron y proceden del estudio de trilobites juveniles.

Los trilobites, al igual que otros artrópodos, crecían por medio de mudas ("ecdisis"). Este proceso involucra a un nuevo caparazón blando que ha sido secretado debajo del antiguo exoesqueleto duro, mientras la parte inferior de este último se disuelve por medio de un fluido corrosivo generado por unas glándulas especiales. Después, el viejo exoesqueleto se desprende y el nuevo esqueleto blando, ligeramente más grande, se engrosa y endurece. En sedimentos finos se pueden preservar los moldes de los caparazones de todos los estadios de crecimiento y sólo es necesario estudiarlos como una serie gradual de tamaños para descubrir cómo creció el trilobites y cómo se desarrollaron sus órganos.

Con la ayuda del microscopio electrónico de barrido se pueden revelar hasta los más pequeños detalles y así se descubrió que las formas juveniles de ojos holocroales resultaron tener los ojos esquizocroales, con relativamente pocas lentes, grandes y separadas (Clarkson & Zhang, 1991) (figuras 2A a 2E y figura 14). Este hecho se ha confirmado también en otros trilobites. Los ojos esquizocroales deberían de haber derivado de otros precursores holocroales y los

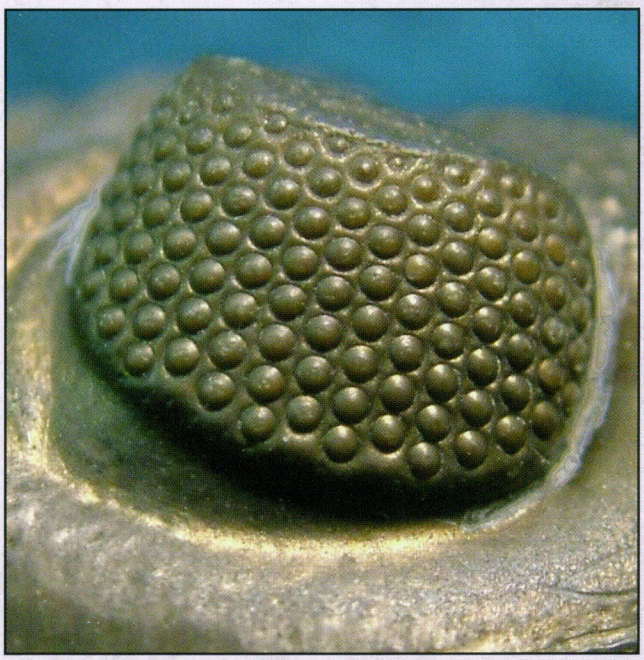


Figura 12. *Eldredgeops milleri* del Devónico Medio de Ohio, EEUU. Ojo esquizocroal del mismo ejemplar de la figura 11. La longitud del ojo es de unos 2,8 mm. Fotografía de R. Levi-Setti.

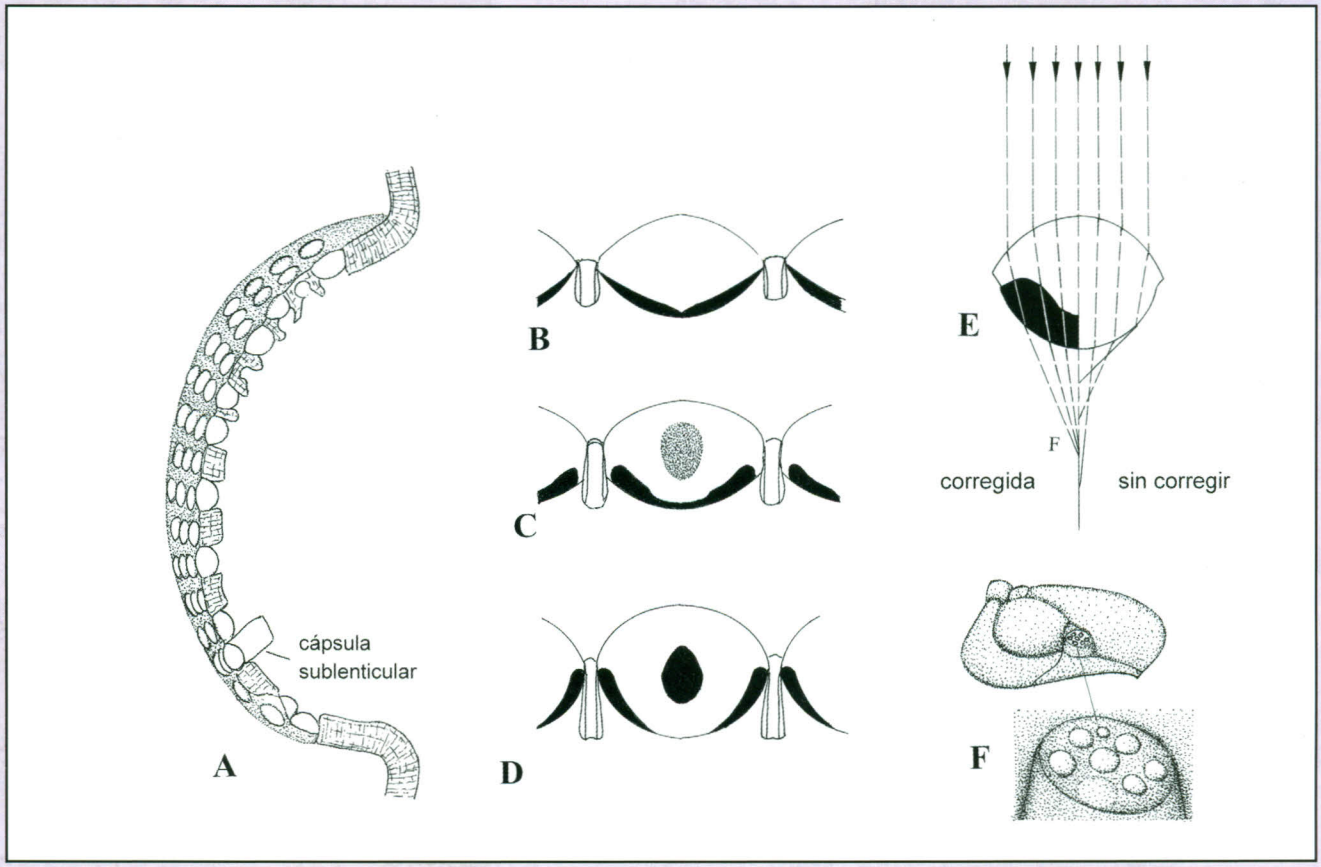


Figura 13. Ojos esquizocroales.

(A) *Phacops fecundus* del Silúrico de la República Checa. Corte horizontal del ojo destacando una cápsula sublenticular. La existencia de este tipo de cápsulas ha sido confirmada recientemente. (B) *Dalmanitina socialis* del Ordovícico de la República Checa. Sección a través de una lente mostrando el cuenco intralenticular, en negro. No se sabe si existía un núcleo. (C) *Dalmanites* del Silúrico, especie y localidad desconocida. Aquí se encuentra un núcleo aunque peor definido que en (D). (D) *Eldredgeops rana* del Devónico Medio de Ohio, EEUU. Lente muy convexa donde el núcleo está bien definido y es de la misma apariencia que el cuenco. El cuenco se adelgaza y difumina bajo el núcleo. (E) *Crozonaspis struvei* del Ordovícico de Bretaña, Francia. (E) Rayo atravesando la lente, según Clarkson y Levi–Setti (1975). Si el cuenco intralenticular (de color negro, en el lado izquierdo) tiene un índice de refracción de 1,63 (menor que el de la calcita=1,66), la luz es llevada hasta un foco perfecto. Si no existe un mecanismo corrector (como se muestra en el lado derecho del dibujo), sería muy difícil enfocar apropiadamente. (F) *Acuticryphops acuticeps* del Devónico Superior del sur de Francia. El cefalón en vista lateral y ampliación del ojo reducido (abajo). La protuberancia que se aprecia abajo en el centro podría ser una lente malformada (simplificado de Crônier & Feist, 2000).

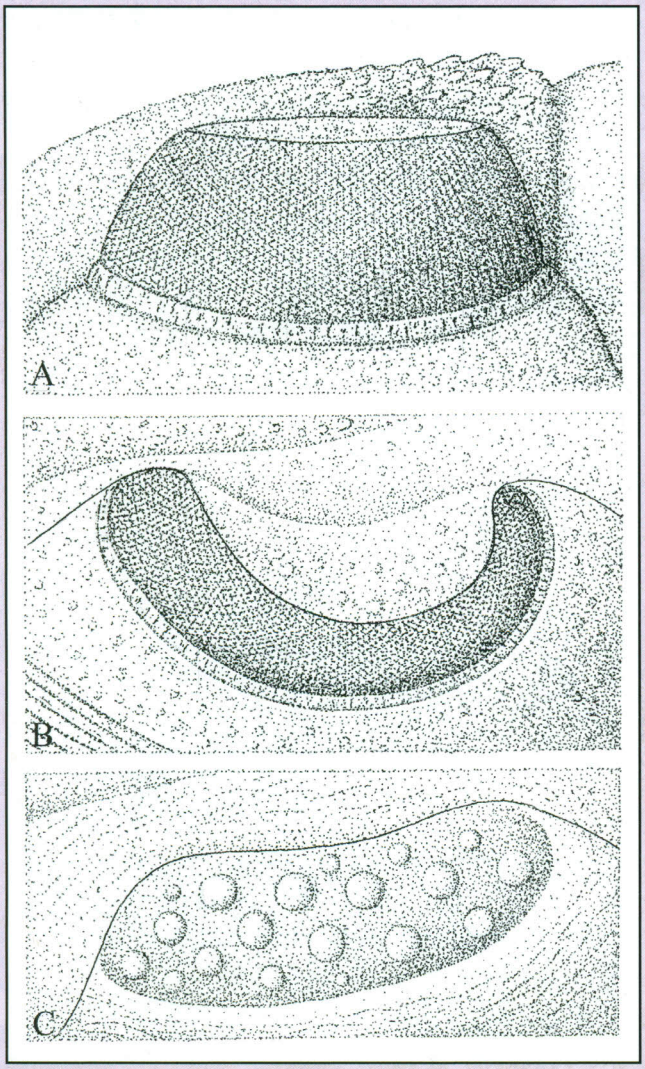


Figura 14. *Paladin eichwaldi shunnerensis* del Carbonífero Medio de Yorkshire, Inglaterra. (A, B) Esquemas para ilustrar el ojo de un adulto desde el lateral y desde arriba y (C) el ojo en un estadio de desarrollo temprano, que es esquizocroal. Los primeros ojos esquizocroales de los facópidos surgieron por pedomorfosis a partir del ojo inmaduro de un ancestro con ojo holocroal (ver también figuras 5A a 5E).

primeros ojos esquizocroales surgirían reteniendo la forma juvenil del ancestro en el adulto del descendiente. Este es un proceso biológico bien conocido que se denomina pedomorfosis y que, evidentemente, es el resultado de una pequeña disfunción genética. Los ojos de los facópidos más primitivos no tenían aún la suficiente perfección de los posteriores ya que muy a menudo el empaquetamiento de las lentes en la superficie del ojo era irregular.

Después, tanto en los ojos holocroales como en los esquizocroales se añadieron nuevas lentes, en serie, al fondo del ojo (Thomas, 2005) y surgieron irregularidades, dado que las lentes eran todas del mismo tamaño (un legado de la condición holocroal). Tales lentes no se podían distribuir ordenadamente en un sistema de empaquetamiento hexagonal compacto, sobre una superficie de lente que se extiende hacia abajo, ya que siempre existen discontinuidades (Clarkson, 1997). Pero en los facópidos más evolucionados, el diámetro y el espaciado de las lentes se hizo mayor hacia el fondo del ojo y así se consiguió un sistema de empaquetamiento perfecto. Esto, claramente, debió haber sido importante para el trilobites y deberíamos tener en cuenta este factor en términos del funcionamiento global del ojo esquizocroal.

¿Cómo funcionaba en conjunto el ojo esquizocroal?

Como hicimos notar anteriormente, los ojos esquizocroales no tienen un equivalente viviente, así que no hay un análogo directo al que podamos referirnos para entender su funcionamiento (Horváth *et al.*, 1997). Lo más parecido se encuentra en los ojos de los machos de unos insectos voladores nocturnos de corta vida llamados estrepsípteros. Estos tienen

lentes separadas, grandes respecto al tamaño del ojo, aunque éste en sí mismo es muy pequeño. Pero debajo de cada lente, más que haber un omatidio, se encuentra en su lugar una retina independiente con muchos fotorreceptores, sobre la que se forma y muestrea a través de muchos fotorreceptores la imagen del mundo del insecto (Buschbeck *et al.*, 1999).

Esto podría constituir, en cierto modo, una guía para interpretar qué podría yacer bajo las lentes de los ojos esquizocroales y muchos estudiosos de este tema han concluido que bajo cada lente había una cápsula corta, con celdas de la retina en la base, de las cuales podría haber 1.000 o más unidades (Fordyce & Cronin, 1993; Clarkson,

Figura 15. *Onnia grenieri* del Ordovícico Superior de Marruecos. Trilobites trinucleido ciego cuya cabeza está rodeada por una franja con perforaciones que podría haber sido un órgano sensible a las vibraciones o a las sustancias químicas. Fotografía de R. Levi–Setti.

1997). Pero ¿podría este tipo de ojo formar una imagen coherente? Un nuevo modelo sugiere que sí (Schoenemann, 2007) pero sólo si las imágenes individuales formadas por cada lente se superpusieran, sin espacios ciegos entre ellas. De acuerdo con este modelo, la luz proveniente desde un punto concreto dentro del campo visual del animal podría estimular a un receptor o a un grupo de receptores en la retina bajo una lente en particular. Pero esto podría también estimular diferentes áreas de la retina en lentes vecinas. El sistema visual de los facópidos podría así unir todas las imágenes formadas en las distintas retinas en una imagen única, coherente y completa. Esto podría funcionar muy bien para un ojo en el que la curvatura fuera más o menos la misma en los planos horizontal y vertical, de forma que las direcciones de los ejes de la lente tuvieran el mismo tipo de espaciado. Donde el ojo se curva mucho más horizontal–mente que verticalmente, las orientaciones de los ejes de las lentes se agrupan en "cintas visuales" espaciadas. ¿Tendría este ojo todavía la posibilidad de formar una buena imagen? Si era un trilobites capaz de moverse rápidamente, quizás sí. Es necesario investigar mucho más sobre los ojos esquizocroales para que podamos entenderlos completa–mente. No obstante, lo que ya sabemos resulta espectacular.

Ojos abatocroales

Este tipo de ojos está restringido al Suborden Eodiscina, del Cámbrico Inferior y Medio, un grupo de pequeños trilobites con no más de dos o tres segmentos torácicos (figuras 8F a 8H). Se parecen más bien a diminutos ojos esquizocroales, con lentes separadas, pero no tienen la esclera interlenticular y su sistema de ensamblaje es algo irregular (Zhang & Clarkson, 1991). Los ojos de los ejemplares chinos de *Neocobboldia*, exquisitamente conservados, muestran que la superficie inferior presenta un pequeño mamelón y se ha sugerido (Gál *et al.*, 2000b) que, como en el anteriormente mencionado *Dalmanitina*, este abultamiento hizo bifocal a la lente, de forma que pudiera ver tanto de cerca como de lejos –incluso si el punto focal debajo del bulto no era muy nítido– debido a la difracción. A pesar de lo elegantes y claramente funcionales que estos pequeños ojos primitivos pudieran haber sido, es destacable señalar que muchos eodíscidos eran ciegos; de hecho, eran más abundantes que las formas con ojos. A veces se encuentran juntas especies ciegas y con ojos. Según parece, la pérdida de ojos estuvo en cierto modo relacionada con el ambiente, pero esto permanece de manera tentadora sin resolver. Y esto nos lleva a la última sección.