

Trilobiti

Che cosa sono

I trilobiti sono i più antichi **Artropodi** e costituiscono un gruppo estinto di forme a corpo segmentato ed arti articolati.

Sono noti dal **Cambriano Inf.** al **Permiano**.

Organismi **marini** provvisti di una cuticola formata prevalentemente da calcite a basso contenuto di Mg.

Le **dimensioni** variano da pochi millimetri ai 66 centimetri di lunghezza, anche se la maggior parte possedeva la taglia media di un pollice (2,5 cm).

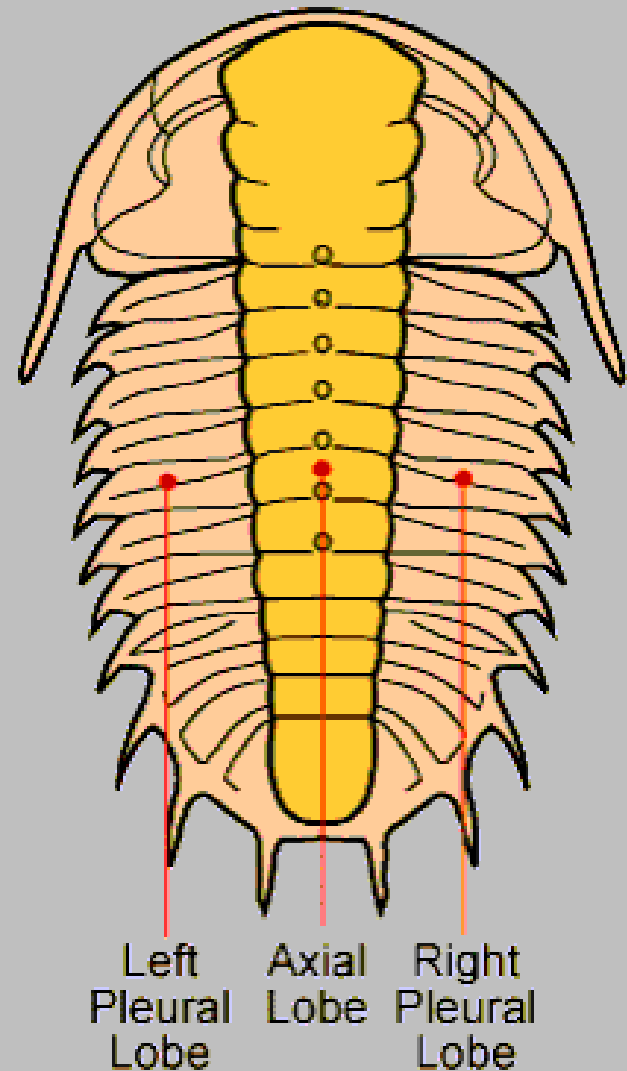
Come tutti gli artropodi si accrescevano tramite mute.



Morfologia

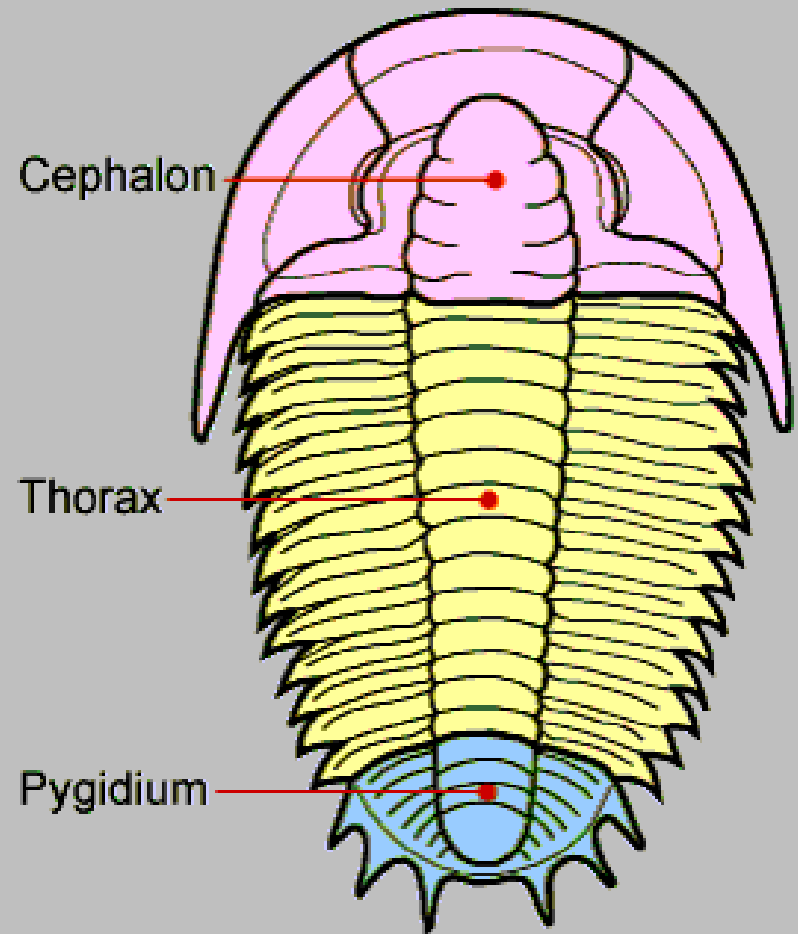
I trilobiti sono caratterizzati da una trilobazione longitudinale da cui deriva il nome.

Il segmento centrale è detto **lobo assiale** (o rachide) e i due laterali sono chiamati **lobi pleurali**.



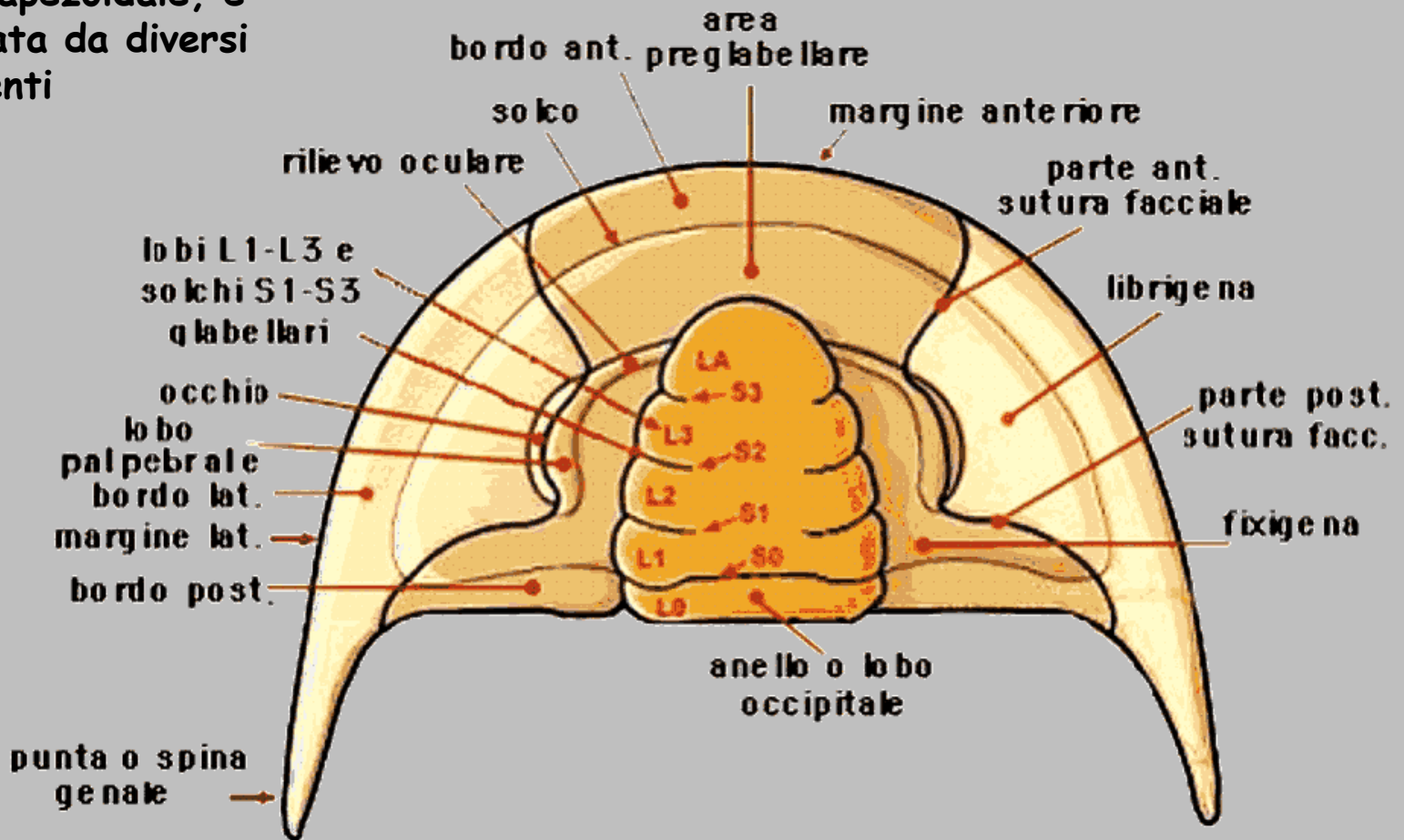
Morfologia

Vi è anche una suddivisione trasversale in tre settori: uno anteriore (**cephalon**), uno mediano (**thorax**) e uno posteriore (**pygidium**).



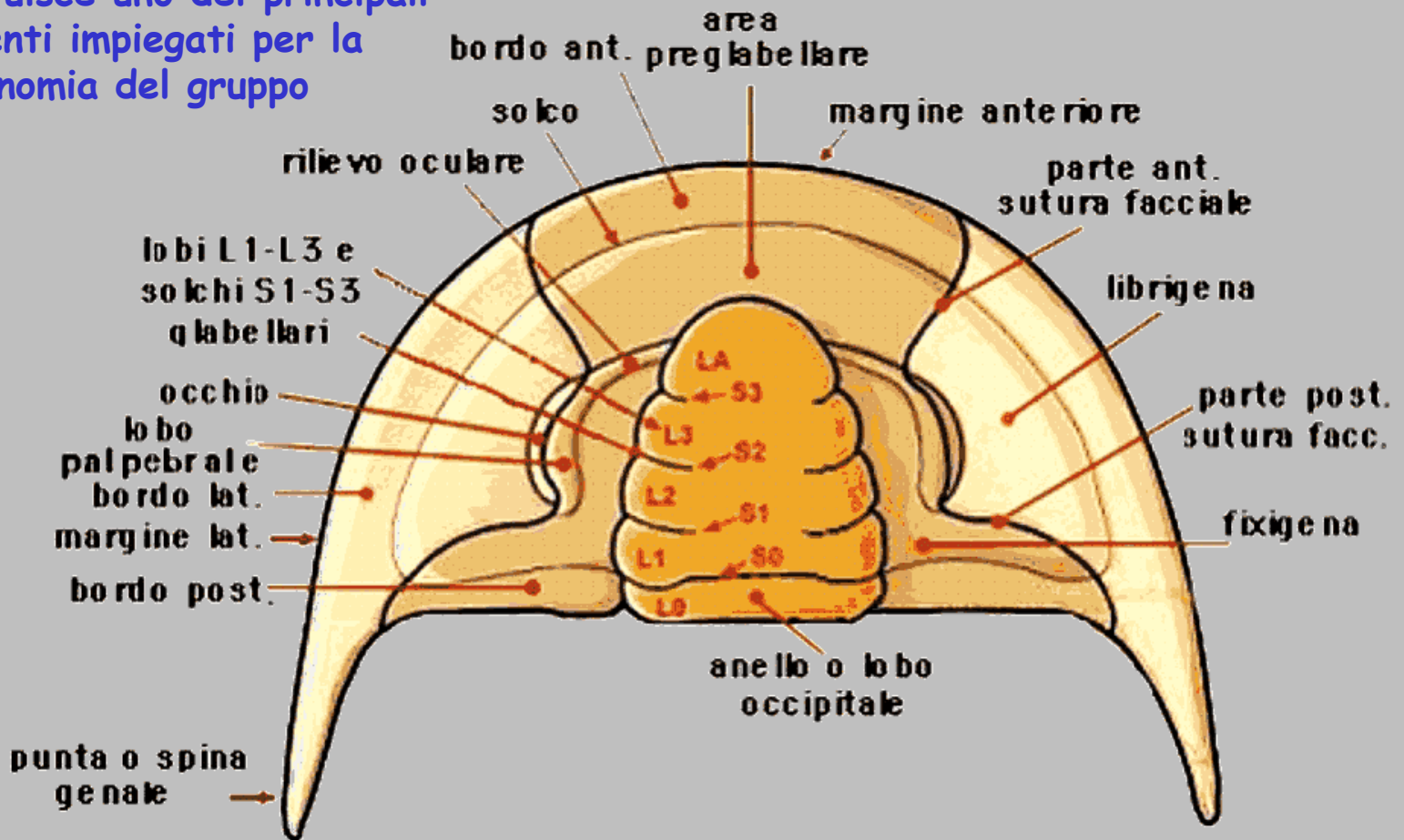
Morfologia - Cephalon

La porzione anteriore del corpo, a geometria semicircolare o subtrapezoidale, è formata da diversi elementi



Morfologia - Cephalon

Una **sutura facciale** separa le guance fisse da quelle mobili. L'andamento di questa sutura costituisce uno dei principali elementi impiegati per la tassonomia del gruppo



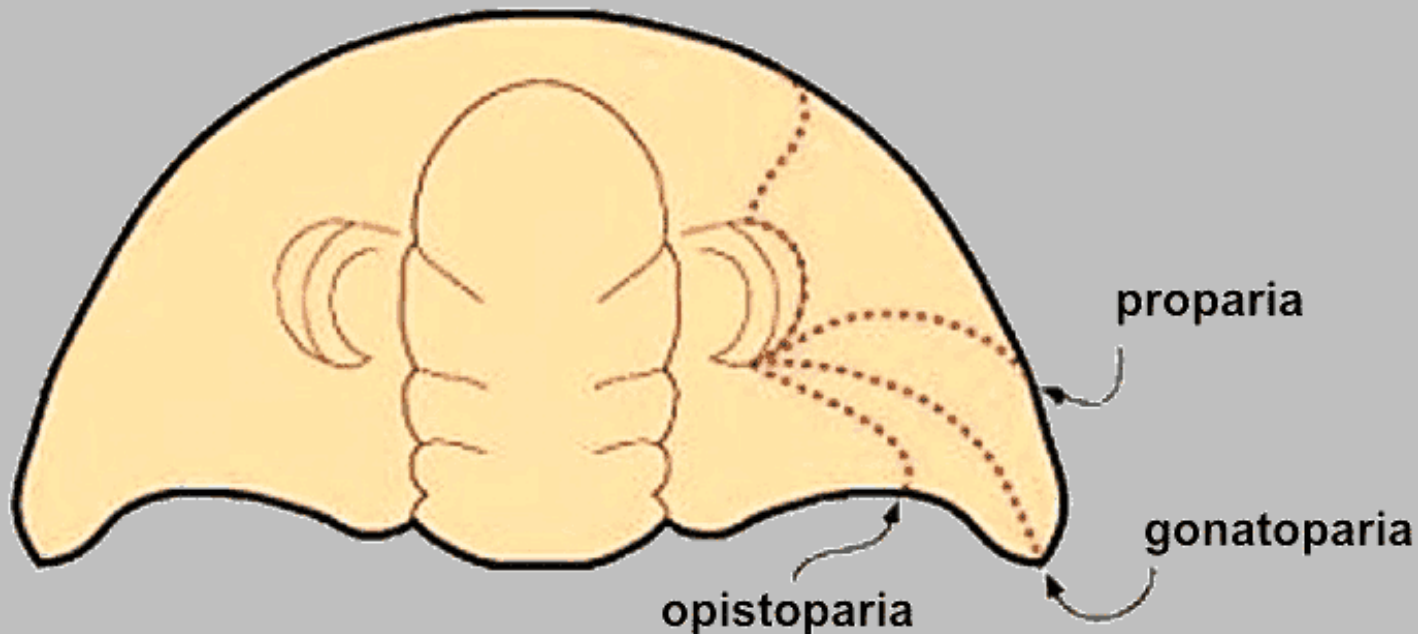
Morfologia - Cephalon

La sutura facciale si origina nel margine anteriore, segue l'andamento esterno dell'occhio, e può terminare in tre posizioni diverse.

Proparia: termina lateralmente ed anteriormente alla spina genale

Gonatoparia: termina in corrispondenza della spina genale

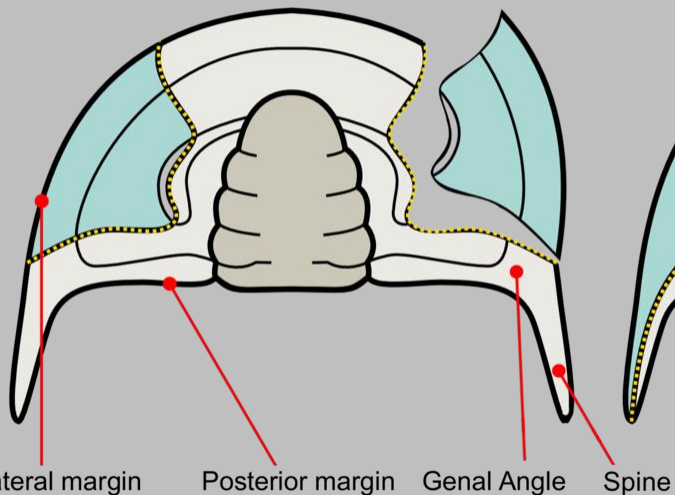
Opistoparia: termina posteriormente, all'interno della punta o spina genale, in corrispondenza del margine posteriore del cephalon



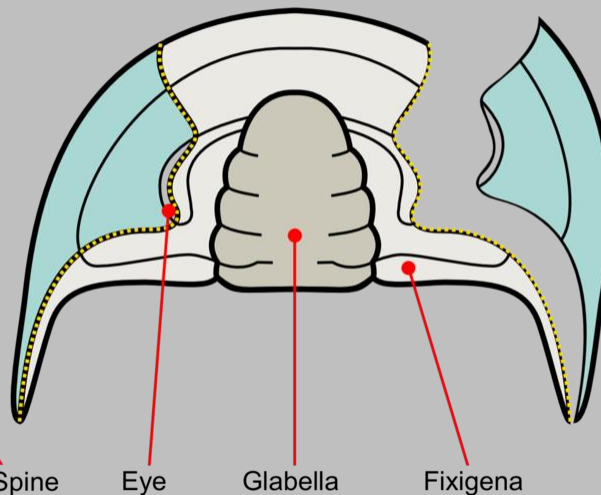
Morfologia - Cephalon

E' proprio in corrispondenza della sutura facciale, che l'animale abbandona il guscio durante le mute, aumenta di dimensione e genera abbastanza rapidamente il suo nuovo esoscheletro.

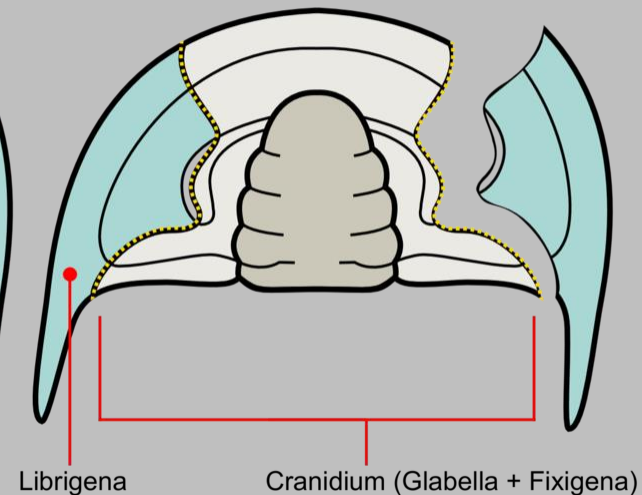
Proparian



Gonatoparian



Opisthoparian

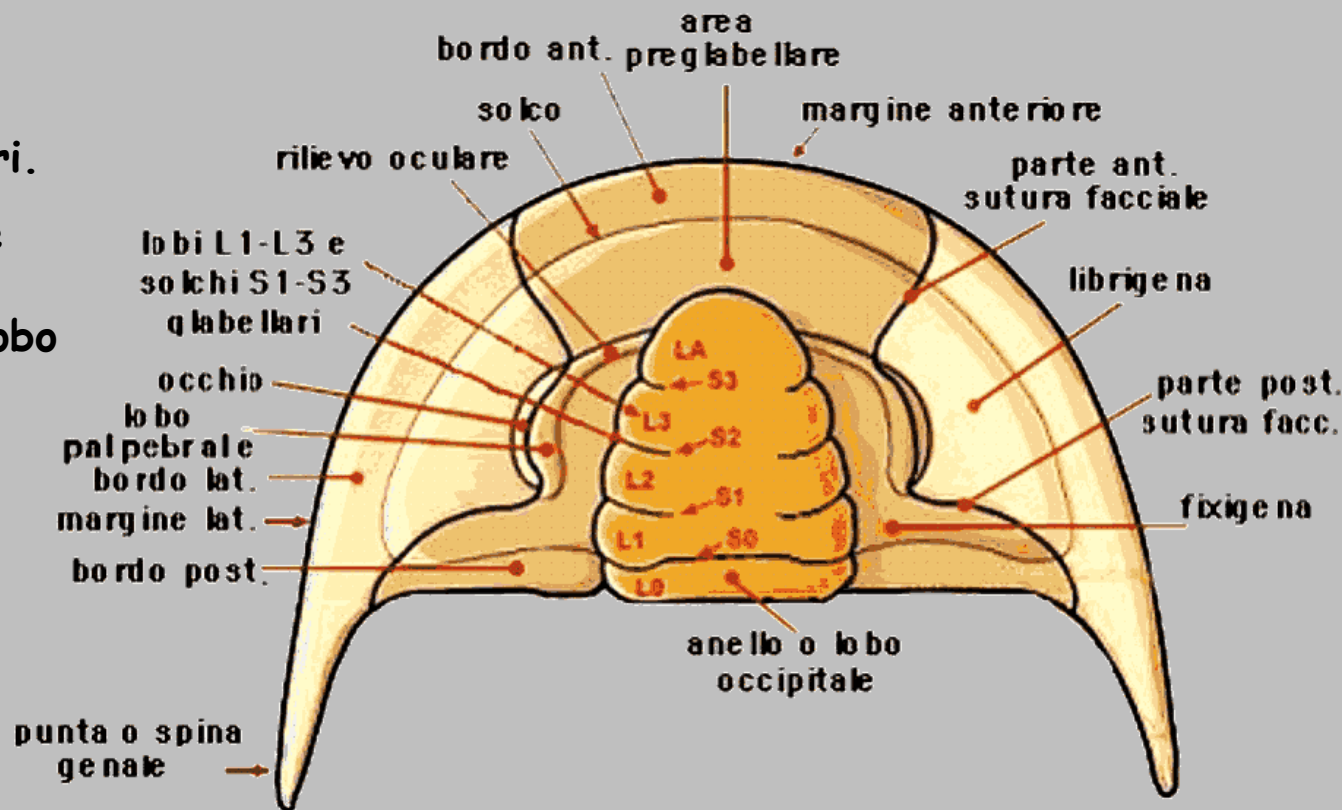


Morfologia - Cephalon

Le guance mobili di norma si prolungano posteriormente con le **punte o spine genali**, che possono essere più o meno marcate e di varia foggia nei diversi gruppi.

Lateralmente, la **glabella**, anch'essa di diversa forma ed ampiezza, mostra lobi glabellari separati fra loro da solchi glabellari.

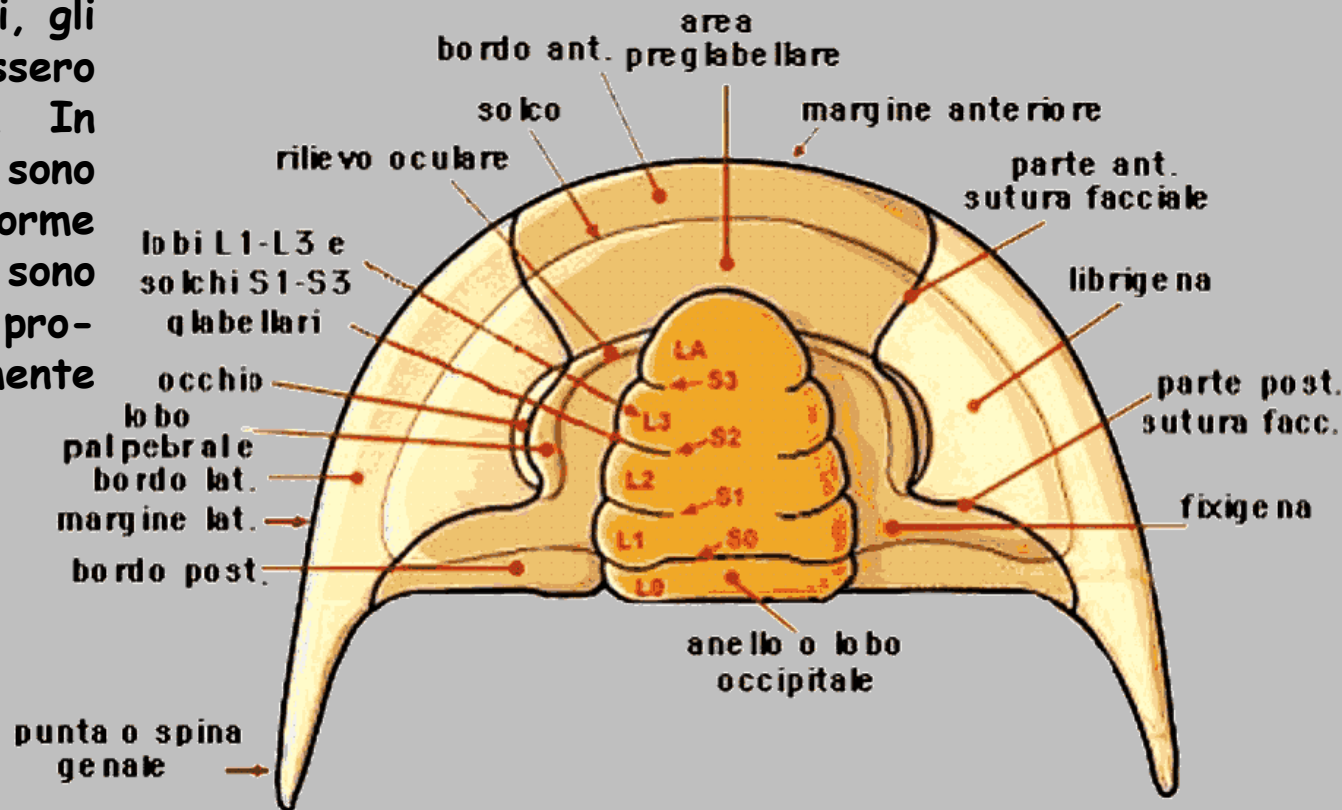
Nella parte posteriore della glabella, è presente un anello o lobo occipitale



Morfologia - Cephalon

I trilobiti hanno sviluppato uno dei primi più avanzati **sistemi visivi** di tutto il regno animale. La maggior parte di questi organismi possedeva infatti un paio d'occhi composti (formati da più elementi lentiformi fotosensibili, detti ommatidi). Gli occhi erano posti sul bordo esterno delle guance fisse (fixigena) su ciascun lato della glabella, in adiacenza alla sutura facciale.

Si ritiene che almeno un sottordine di trilobiti, gli Agnostina, ne fossero primariamente privi. In generale gli occhi sono molto sviluppati in forme pelagiche, mentre sono regrediti in forme profonde o completamente infossate.



Morfologia - Occhi

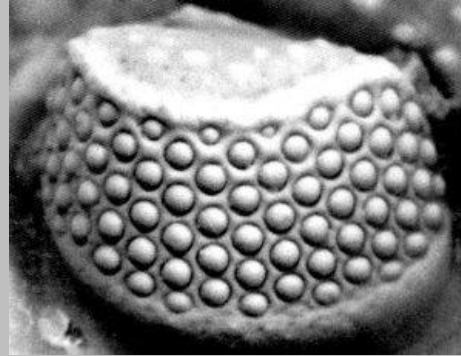
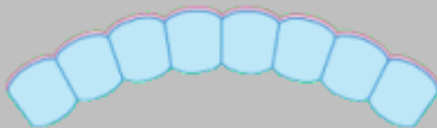
Gli occhi composti dei trilobiti erano essenzialmente di tre tipi:



Olocroico

E' formato da oltre 15.000 lenti, a contatto tra loro; sono ricoperte da un'unica cornea.

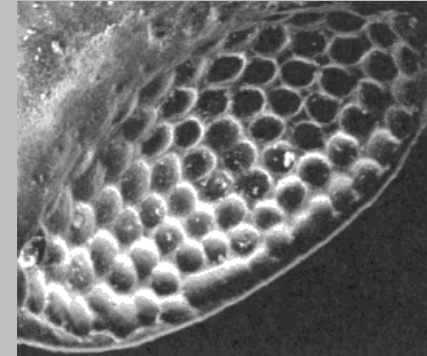
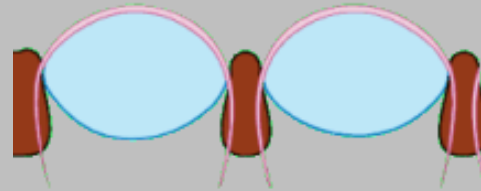
E' il più comune.



Schizocroico

E' composto da ommatidi emisferici, separati da una sclera; ogni lente è coperta da cornea, che si estende verso il basso attraverso la sclera.

Appartiene solo ai Phacopida (Ord-Dev).



Abatocroico

E' composto da pochi ommatidi, separati da una sclera; ogni lente è coperta da cornea, che termina al margine di ogni lenticella.

Esclusivo della famiglia Eodiscina (Cambriano).

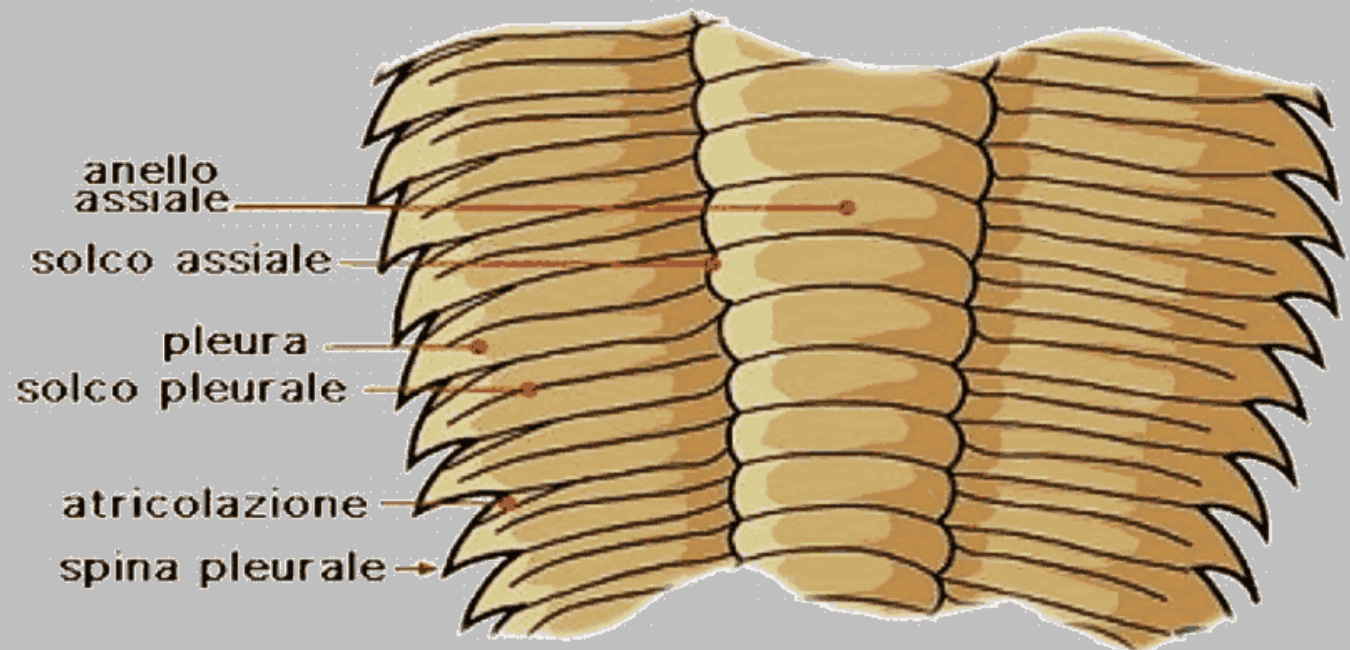


Morfologia - Thorax

Corrisponde alla parte mediana segmentata del corpo

E' formata da metameri, da 2 a più di 60.

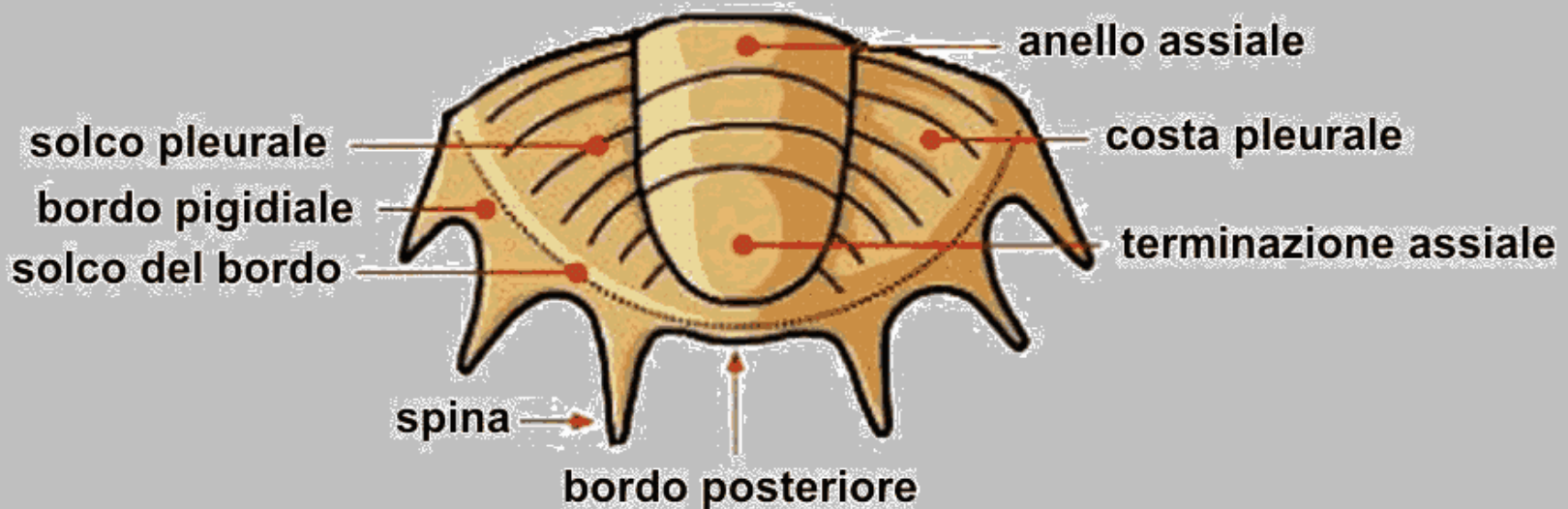
Ciascun metamero si presenta chiaramente rilevato nella parte mediana e depresso lateralmente: ne risulta una tripartizione, con un anello assiale mediano e due pleure laterali. Le pleure possono prolungarsi con delle spinosità chiamate punte o spine pleurali. L'articolazione è così sviluppata nei metameri del thorax che molti trilobiti potevano appallottolarsi per difesa.



Morfologia - Pygidium

Costituisce l'estremità posteriore (caudale) del trilobite.

Come tutte le altre parti dei trilobiti mostra una tripartizione longitudinale: una parte più rilevata centrale in corrispondenza del lobo assiale e due parti laterali pleurali. Come il cephalon presenta dei solchi pleurali depressi. Il pygidium spesso termina con una punta caudale centrale ai cui lati possono disporsi simmetricamente varie paia di punte.



Morfologia - Pygidium

Una caratteristica importante ai fini della classificazione è costituita dalle dimensioni del pygidium in relazione a quelle del cephalon.

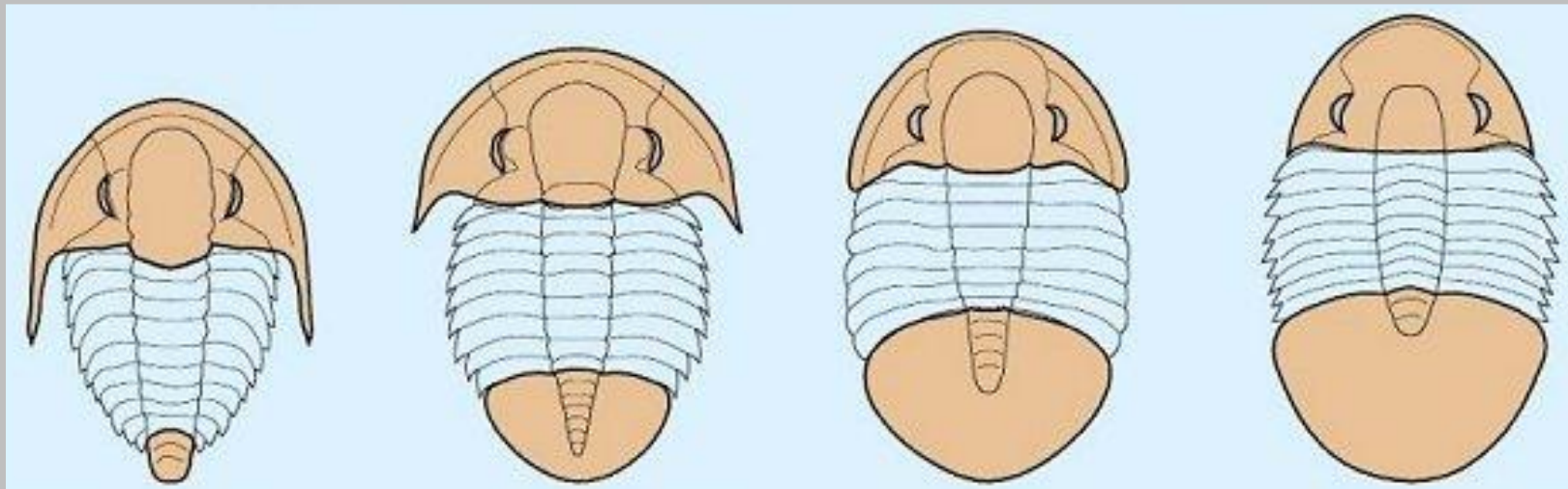
Di solito le dimensioni del pygidium sono notevolmente inferiori, ma esiste una variabilità di questa proporzione e possiamo distinguere forme

micropige (pygidium molto più piccolo del cephalon)

subisopige (pygidium poco più piccolo del cephalon)

isopige (pygidium quasi uguale al cephalon)

macropige (pygidium di dimensioni maggiori del cephalon).



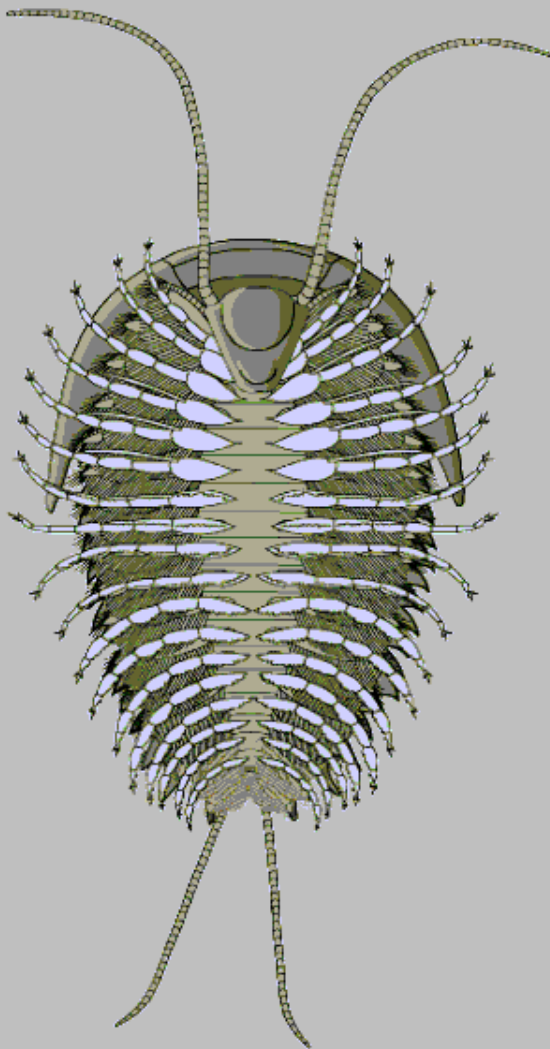
micropige

subisopige

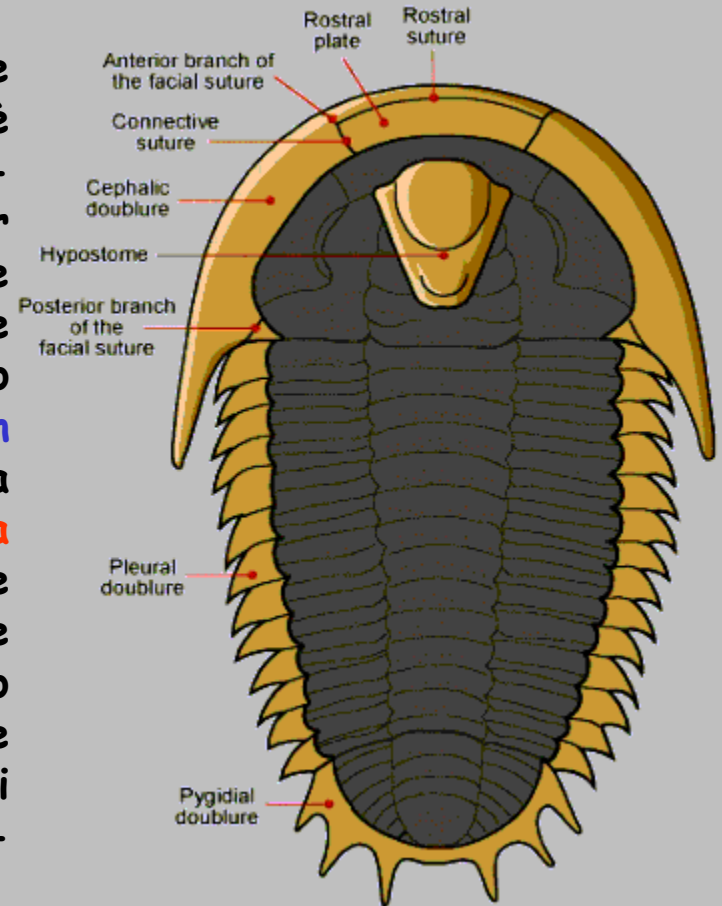
isopige

macropige

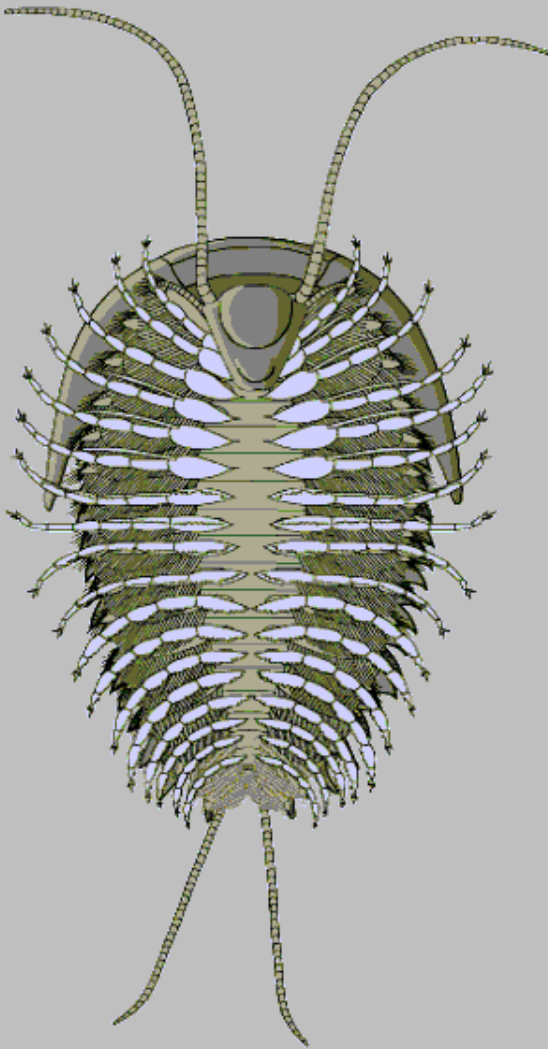
Morfologia - Lato ventrale



Solitamente la parte ventrale dei trilobiti è **scarsamente** conservata, specialmente per quanto riguarda le strutture fini come le antenne, ma vi sono **parti mineralizzate in calcite** come la **doblure** e l'**ipostoma** (che nasconde e protegge la bocca) che a volte si conservano allo stato fossile e vengono impiegati ai fini della classificazione.



Morfologia - Lato ventrale



Solitamente la parte ventrale dei trilobiti è **scarsamente** conservata, specialmente per quanto riguarda le strutture fini come le antenne, ma vi sono **parti mineralizzate in calcite** come la **doblure** e l'**ipostoma** (che nasconde e protegge la bocca) che a volte si conservano allo stato fossile e vengono impiegati ai fini della classificazione.

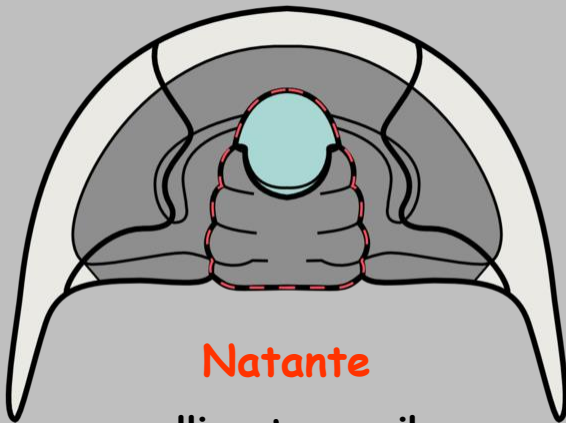


Lato ventrale di *Triarthrus eatoni*
(Ordoviciano)
Si notano le zampe biramose.

Morfologia - Lato ventrale

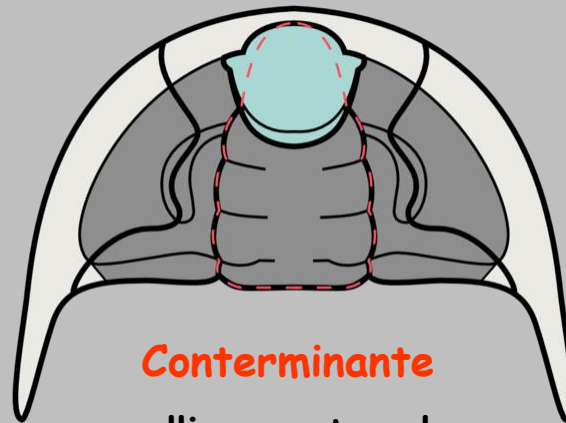
Solitamente la parte ventrale dei trilobiti è **scarsamente** conservata, specialmente per quanto riguarda le strutture fini come le antenne, ma vi sono **parti mineralizzate in calcite** come la **doblure** e l'**ipostoma** (che nasconde e protegge la bocca) che a volte si conservano allo stato fossile e vengono anch'essi impiegati ai fini della classificazione.

Sulla base del suo allineamento rispetto alla glabella ed eventuale contatto con il bordo anteriore ripiegato ventralmente (la doblure frontale) possiamo avere tre diversi tipi ipostoma:



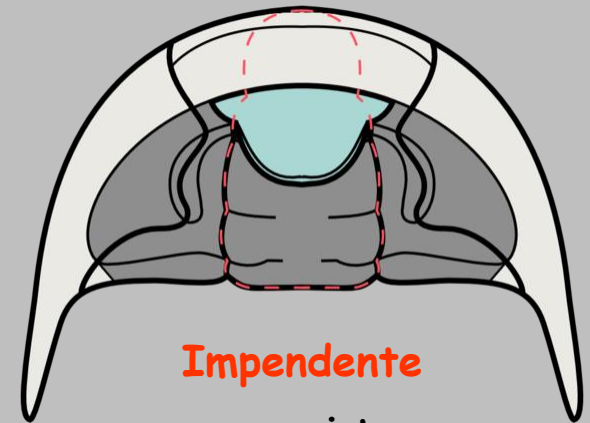
Natante

allineato con il
margine anteriore
della glabella ma
non a contatto con
la doblure
anteriore



Conterminante

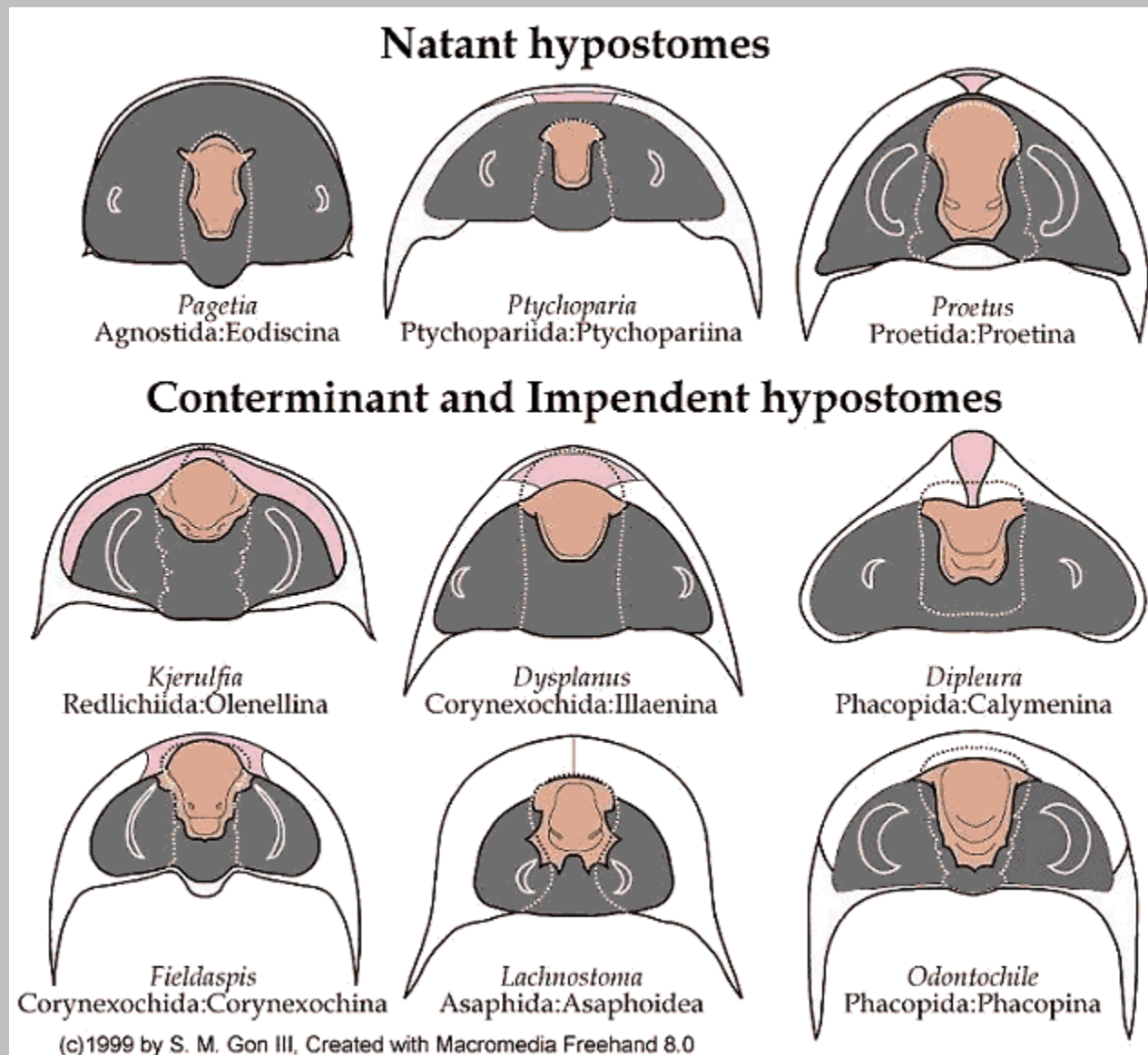
allineamento col
margine glabellare
in contatto o
parziale
sovrapposizione
alla doblure



Impendente

non esiste
allineamento e
contatto

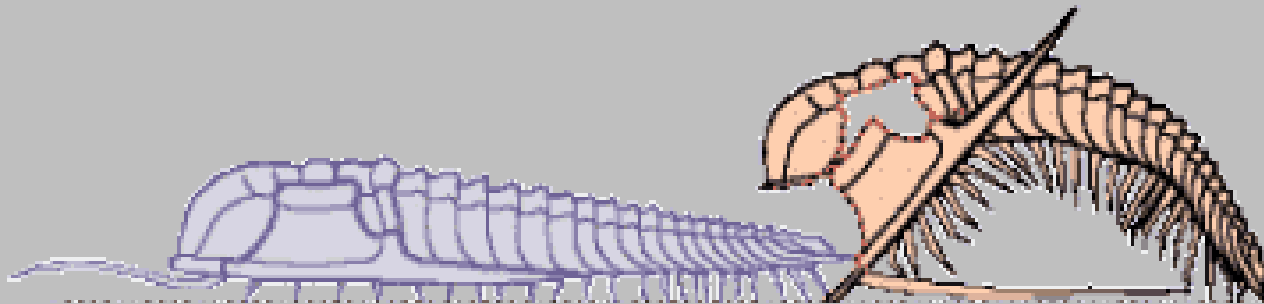
Morfologia - Lato ventrale



Ontogenesi

Come tutti gli artropodi, anche i trilobiti si accrescevano tramite mute (**exuvie**). La rottura dell'esoscheletro rigido avveniva in corrispondenza della sutura facciale.

Le exuvie mineralizzate rappresentano la maggioranza dei resti di trilobiti che si rinvengono fossili.



Ontogenesi

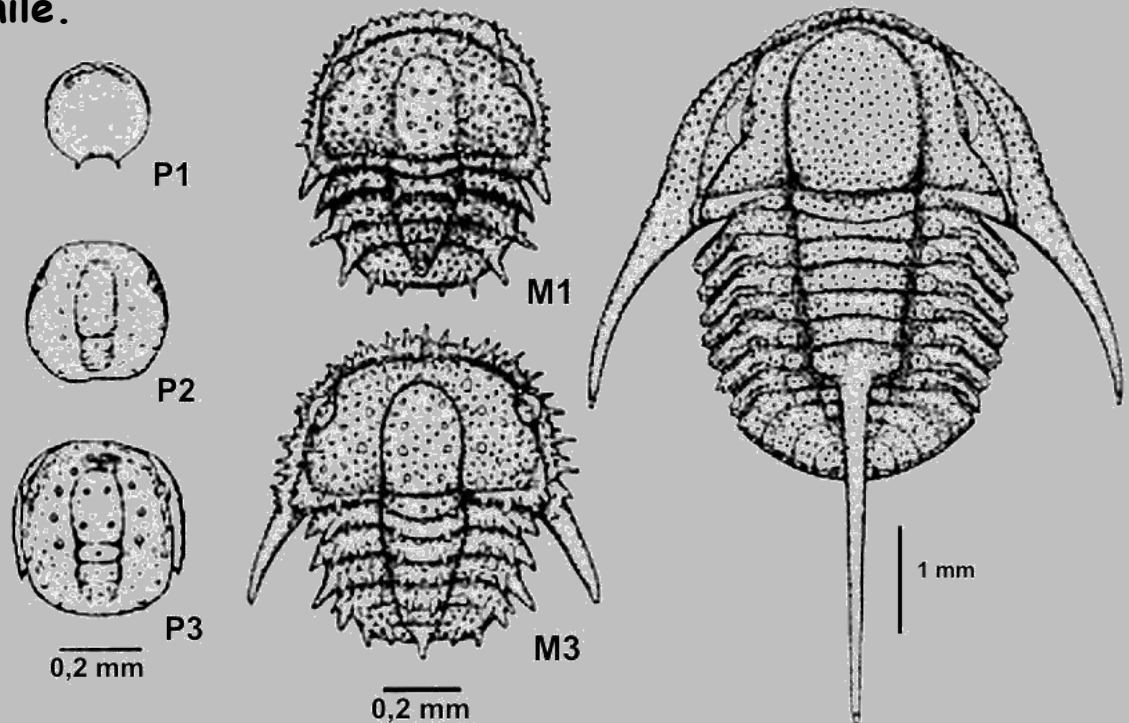
Le trenta e più mute necessarie per raggiungere lo stadio adulto possono essere raggruppate in tre stadi:

Protaspis: primo stadio larvale con un solo segmento cefalico di forma molto semplice

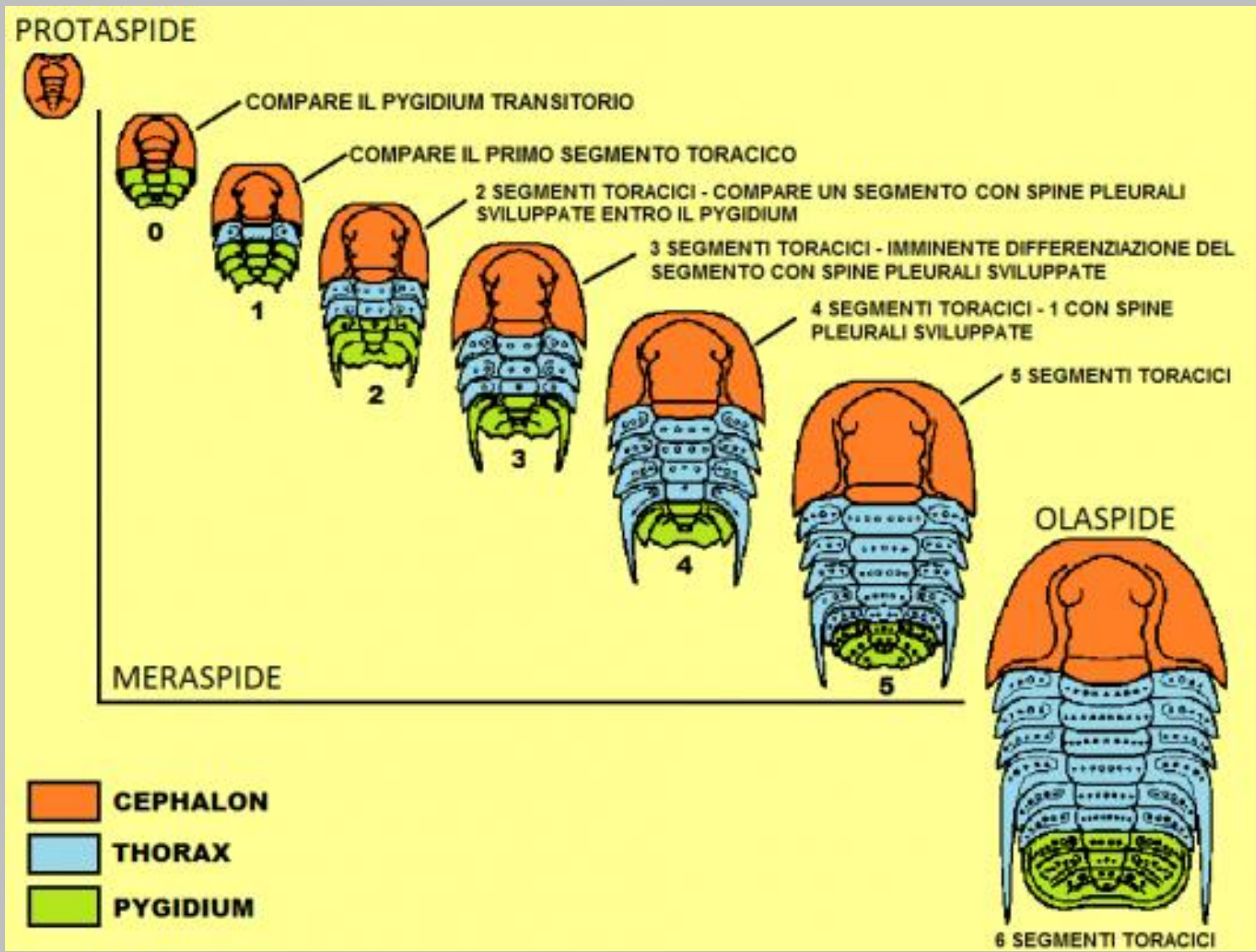
Meraspis: segue uno stadio intermedio dove è presente l'inizio della segmentazione in metameri del thorax, inferiore comunque, a quella caratteristica della specie.

Holaspis: ultimo stadio giovanile.

Raggiunto lo stadio di holaspis, l'animale può continuare ad aumentare le proprie dimensioni fino a raggiungere quelle massime, attraverso numerose mute, ma non il numero dei suoi segmenti.



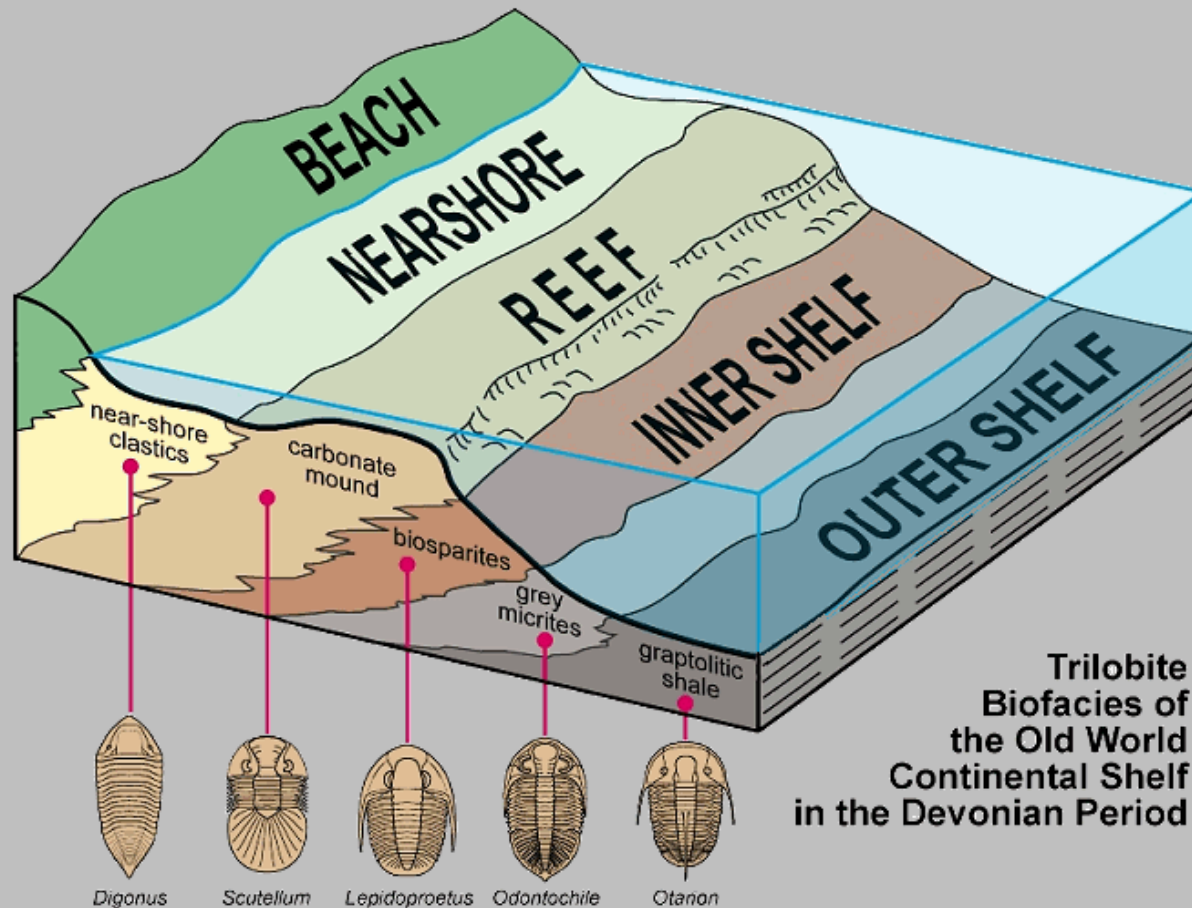
Ontogenesi



MODO DI VITA

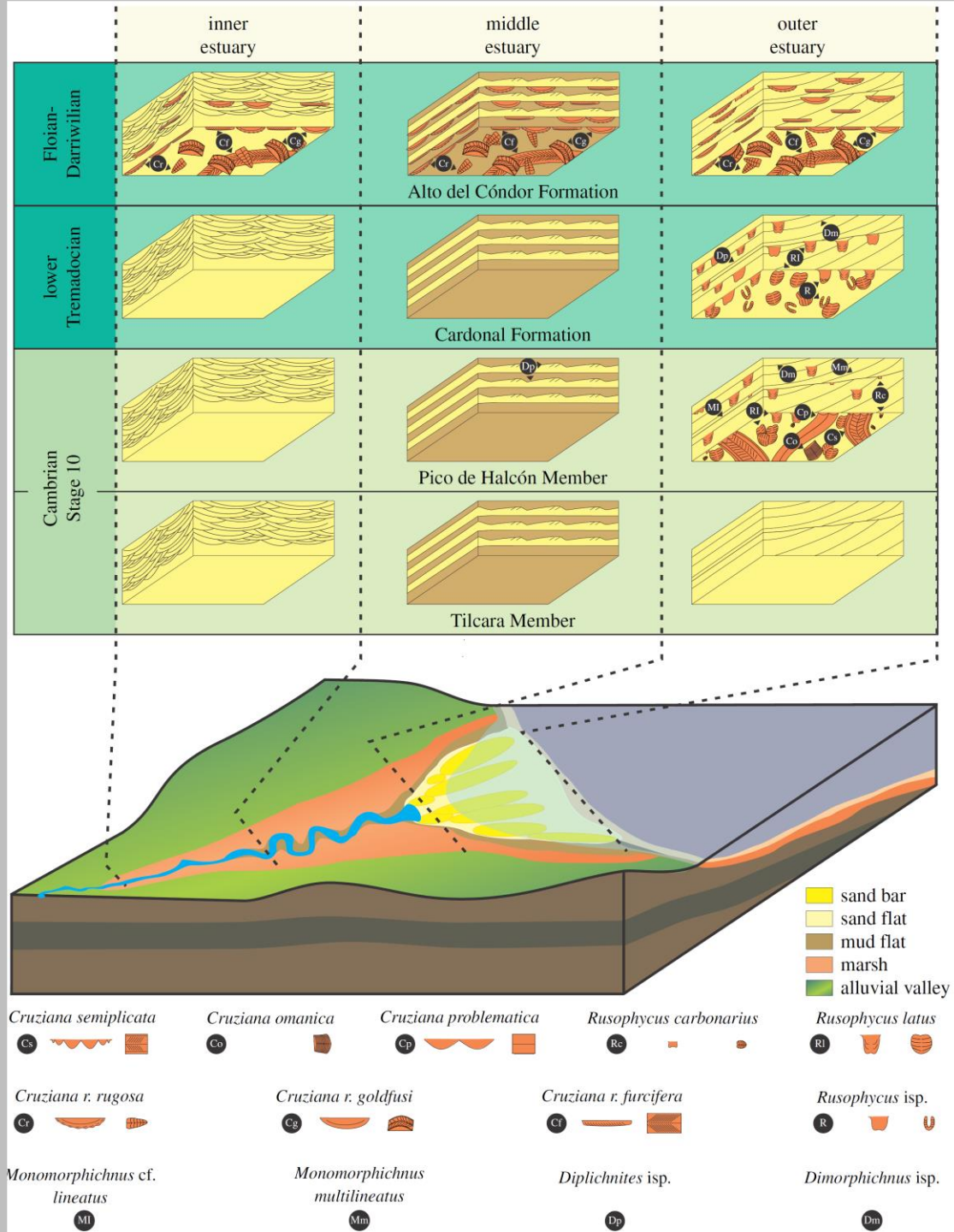
Organismi **quasi esclusivamente marini**, con numerosi adattamenti ad ambienti marini diversi.

Il corpo appiattito, la posizione della bocca e degli occhi, la struttura e la disposizione delle appendici provano che **la maggior parte dei trilobiti erano organismi bentonici** che scavavano nel sedimento, camminavano e nuotavano sul fondo.



MODO DI VITA

Recenti ritrovamenti di tracce fossili di trilobiti nell'Ordoviciano dell'Argentina (Mangano et al., 2021) suggerisce una progressiva colonizzazione di ambienti salmastri.



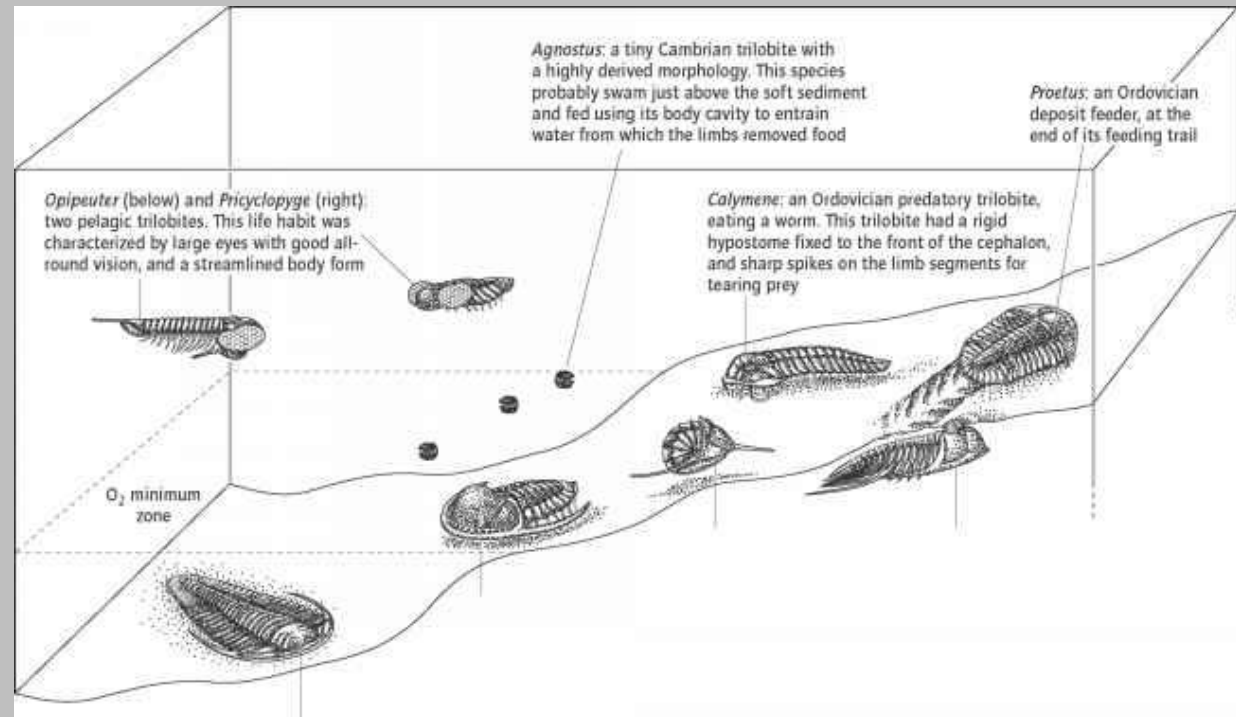
MODO DI VITA

La presenza di occhi pedunculati suggerisce che alcuni di essi conducevano vita **semi-infossata**, mentre la riduzione degli stessi, o la loro totale scomparsa, rivelano, insieme ad altre caratteristiche, l'adattamento ad una vita del tutto **infossata** ad alimentazione limivora.

Certe forme con occhi composti molto sviluppati pare fossero **pelagiche**; altre, a giudicare dalle notevoli spinosità pleurali, si suppone fossero addirittura **planctoniche**.



Asaphus kowaewskii



Alimentazione

E' ragionevole supporre che la maggior parte dei trilobiti fossero **predatori** e/o **necrofagi**, come la maggior parte dei crostacei marini attuali.

Si pensa che la maggior parte dei primi trilobiti fossero predatori di invertebrati bentonici, come i vermi; le tracce fossili di trilobite a volte si fermano quando intersecano le tane di vermi, suggerendo che fossero in caccia.

I trilobiti predatori probabilmente avevano ipostomi conterminanti (saldamente attaccati alla doblure), stabilizzando l'ipostoma contro l'esoscheletro cefalico per aiutare a processare le prede.



Alimentazione

I trilobiti predatori probabilmente avevano ipostomi conterminanti (saldamente attaccati alla doblure), stabilizzando l'ipostoma contro l'esoscheletro cefalico per aiutare a processare le prede.

È interessante notare che c'è una notevole variazione nelle dimensioni e nella forma dell'ipostoma conterminante, suggerendo che potrebbe esserci stata una grande specializzazione trofica.



Dipleura
Phacopida
Calymenina



Lachnostoma
Asaphida
Asaphoidea



Kjerulfia
Redlichiida
Olenellina



Odontochile
Phacopida
Phacopina



Degamella
Asaphida
Cyclopygoidea



Fieldaspis
Corynexochida
Corynexochina



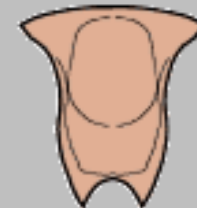
Lycophron
Asaphida
Asaphoidea



Symphysurus
Asaphida
Cyclopygoidea



Palaeadotes
Lichida
Dameselloidea



Salterocoryphe
Phacopida
Calymenina

Arrotolamento

Molti trilobiti fossili sono stati rinvenuti arrotolati, a testimoniare che questo **comportamento di difesa** costituiva una circostanza molto comune. La stessa cosa avviene oggi nei crostacei isopodi che arrotolandosi formano una "capsula" subsferica molto resistente.

In questo modo si viene a formare una struttura praticamente impenetrabile dove il Cephalon si sovrappone al Pygidium e nel caso di trilobiti fortemente spinosi il risultato è fortemente scoraggiante per gli eventuali predatori.



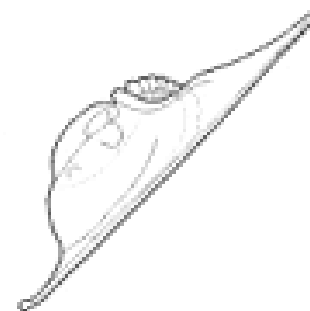
Asaphus



Pseudomegalaspis



Ellipsocephalus



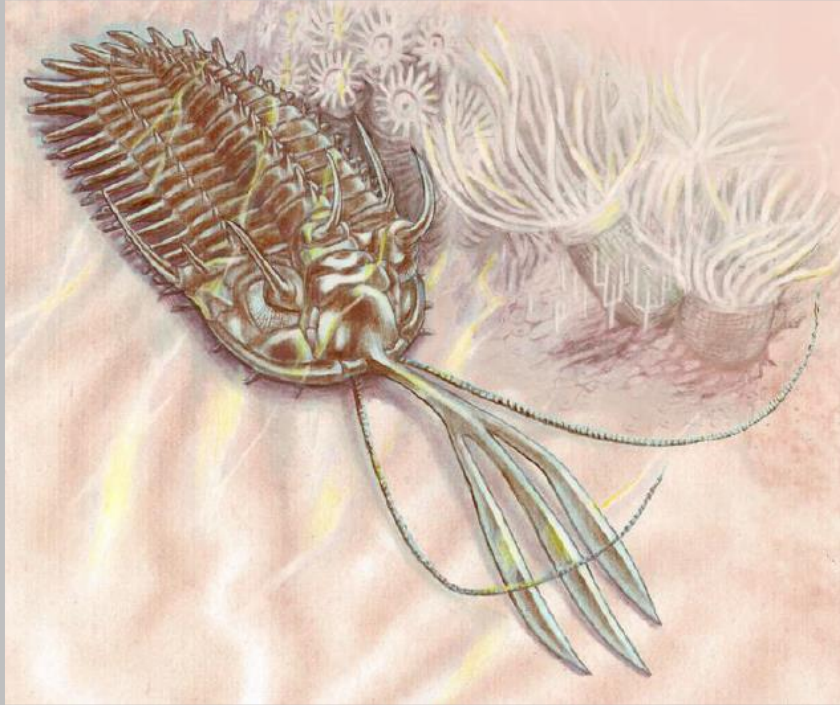
Harpes



Agnostus

Appendici

Un gruppo di trilobiti devoniani portava una strana appendice frontale, la cui funzione non è ancora del tutto chiara.



Sono state avanzate varie ipotesi:

Organo sensoriale

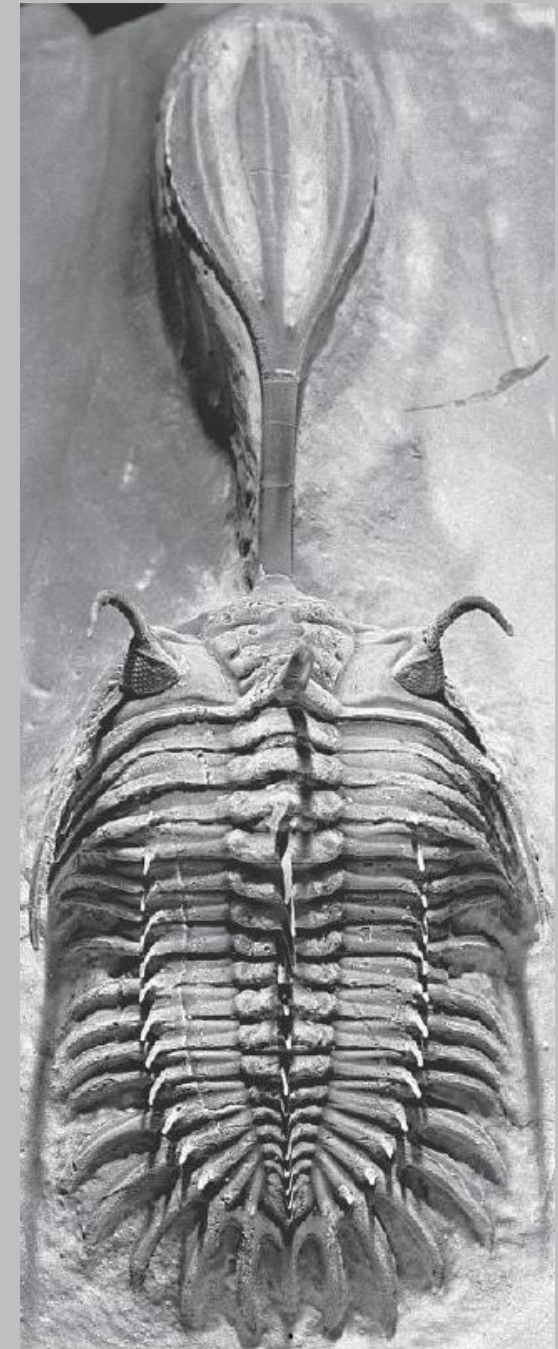
Strumento di difesa/offesa

Struttura natatoria

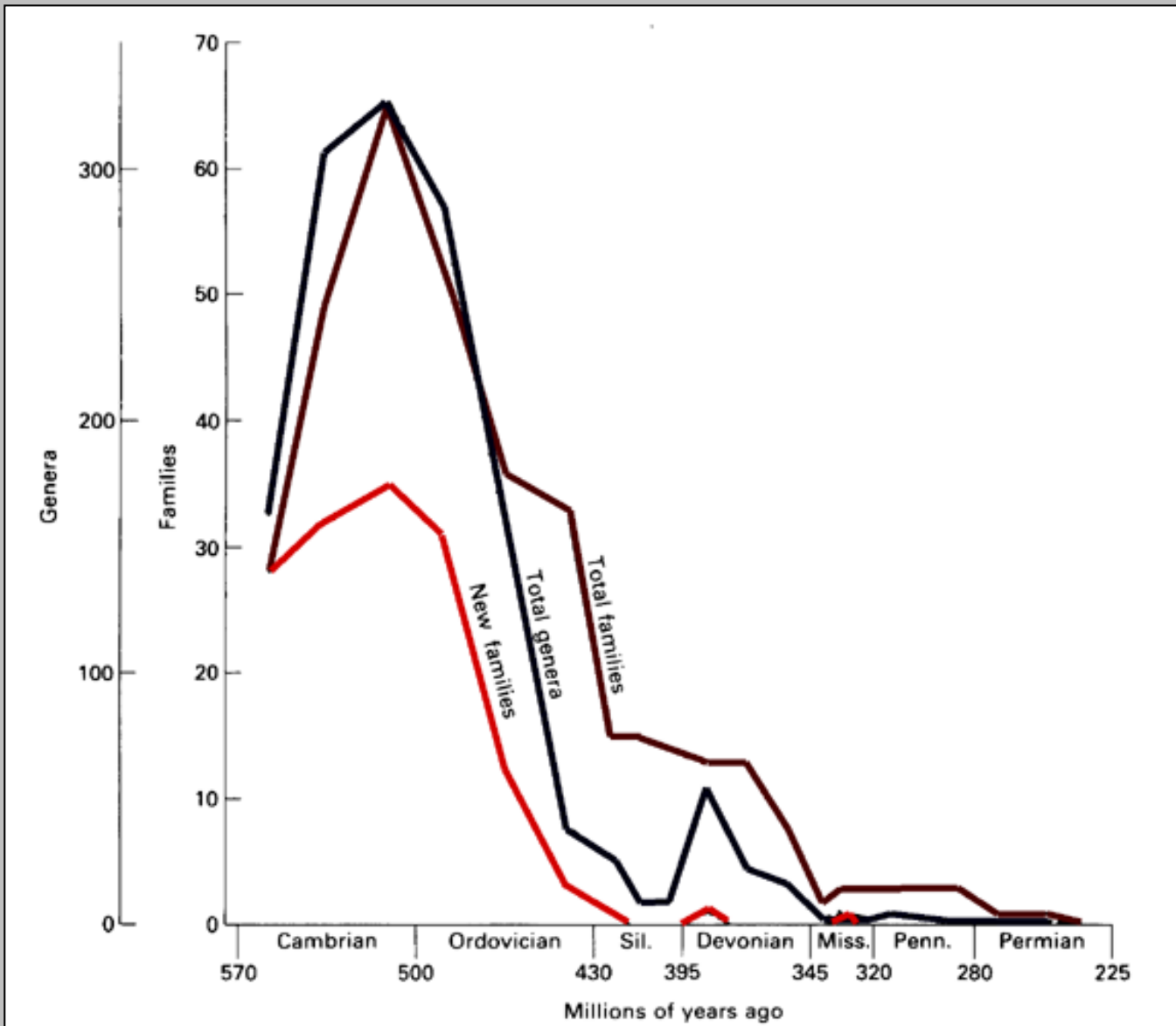
Adattamento a substrati molli

Dimorfismo sessuale

Walliserops



STORIA EVOLUTIVA



STORIA EVOLUTIVA

I trilobiti compaiono alla base della Serie 2 del Cambriano.

Poco dopo la loro prima apparizione, i trilobiti divennero molto diversificati e ampiamente diffusi.

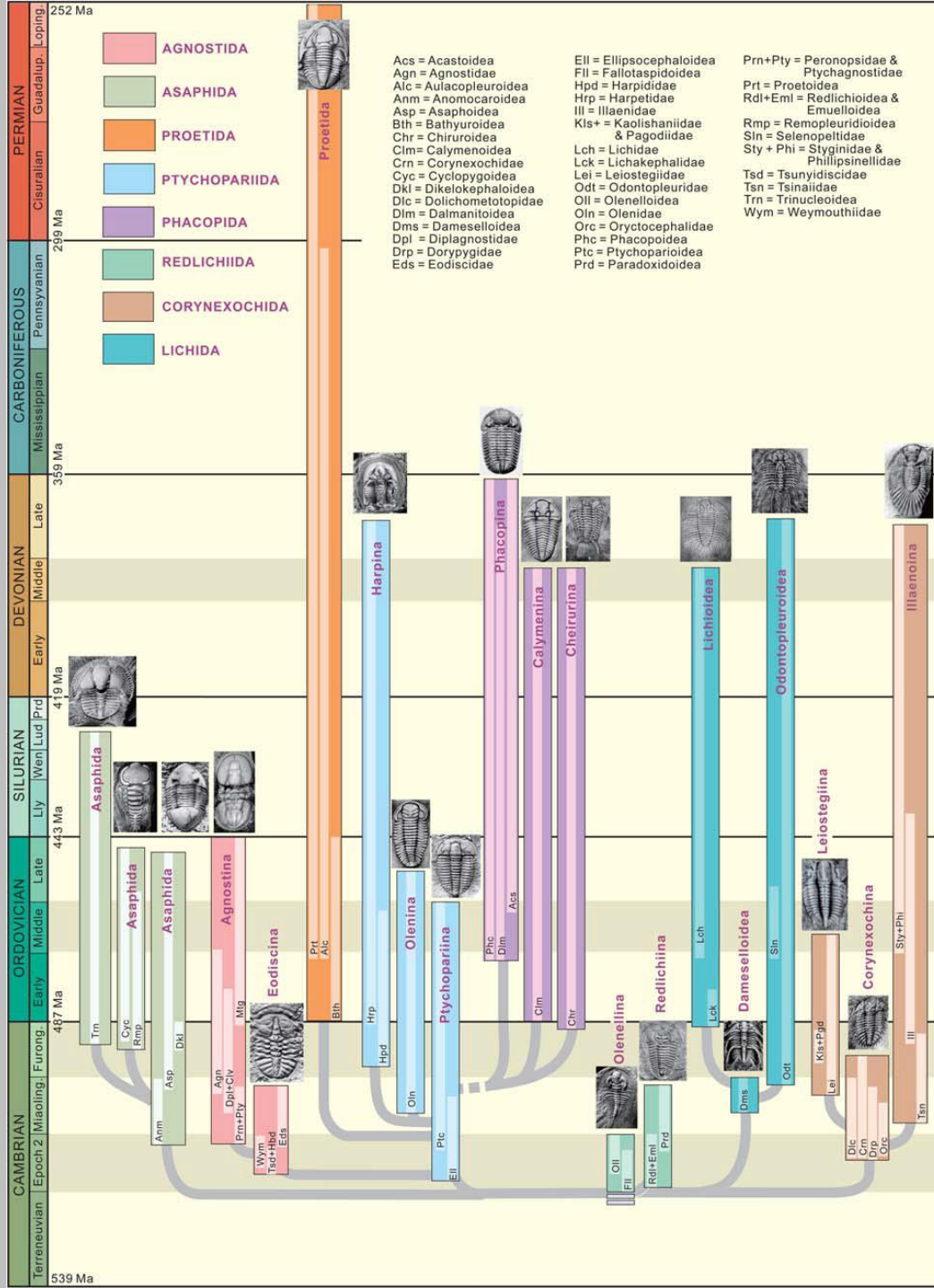
Nel Cambriano si registrano tre momenti di dispersione.

La massima diversità è registrata nel Cambriano e nell'Ordoviciano Inferiore, poi il gruppo va progressivamente in calando.

L'estinzione di fine Ordoviciano riduce notevolmente la diversità dei trilobiti. Il calo prosegue durante il Devoniano.

Solo la famiglia Proetida sopravvive alla estinzione di massa di fine Devoniano.

I trilobiti si estinguono alla fine del Permiano.



Importanza paleontologica

Valore **stratigrafico** nel Cambriano e nell'Ordoviciano.

Valore **paleobiogeografico**, in quanto hanno presentato, in alcuni periodi del Paleozoico, un provincialismo faunistico.

Valore **paleoecologico**

Cambrian Time Scale

AGE (Ma)	Epoch/Age (Stage)		Trilobite Zonation						
			South China	Russia / Siberia	Australia	Baltica		Laurentia	
504	Miaolingian	Drumian 504.5	<i>Ptychagnostus atavus</i>	<i>Tomagnostus fissus</i> - <i>Acadoparadoxides sacheri</i>	<i>Ptychagnostus atavus</i>	<i>Ptychagnostus atavus</i>	<i>Paradoxides paradoxissimus</i>	<i>Ptychagnostus atavus</i>	<i>Bolaspidella</i>
505		Wuliuan	<i>Ptychagnostus gibbus</i>	<i>Ptychagnostus gibbus</i>	<i>Ptychagnostus gibbus</i>	<i>Ptychagnostus gibbus</i>	<i>Acadoparadoxides (Balto-paradoxides) oelandicus</i>	<i>Ptychagnostus gibbus</i>	<i>Oryctocephalus indicus</i>
506			<i>Peronopsis taijiangensis</i>	<i>Kounamkites</i>	<i>Ptychagnostus shergoldi</i>	<i>Ptychagnostus praecurrens</i>		<i>Ecaparadoxides insularis</i>	
507					<i>Ptychagnostus praecurrens</i>	<i>Ptychagnostus anabarensis</i>	<i>Albertella</i>		
508			<i>Oryctocephalus indicus</i>					<i>Plagiura - Poliella</i>	
509		509.0				[?]			
510	Epoch/Series 2	Age 4	<i>Bathynotus guizhouensis</i> - <i>Ovatoryctocara sinensis</i>	<i>Ovatoryctocara</i> / <i>Schistocephalus</i>	<i>Xystridura negrina</i> / <i>Redlichia forresti</i>	[?]	<i>Chelediscus acifer</i>	<i>Amecephalus arrojosensis</i>	
511			<i>Protoryctocephalus arcticus</i>	<i>Anabaraspis splendens</i>				<i>Eokochaspis nodosa</i>	
512			<i>Arthricocephalus chauveaui</i>	<i>Lermontovia grandis</i>	<i>Olenellus</i>			<i>Nephrolenellus multinodus</i>	
513				<i>Bergeroniellus ketemensis</i>				<i>B. euryparia</i>	
514			<i>Oryctocarella duyunensis</i>	<i>Bergeroniellus ornata</i>	<i>Pararaia janeae</i>			<i>Ellipsostrenua spinosa</i>	<i>Peachella iddingsi</i>
515		<i>Szechuanolenus - Paokannia</i>	<i>Bergeroniellus asiaticus</i>	<i>Pararaia bunyeroensis</i>		<i>Bristolia insolens</i>			
516			<i>Ushbaspis</i>			<i>Bergeroniellus gurarii</i>	<i>Bristolia mohavensis</i>		
517		Age 3	<i>Sinodiscus - Hupeidiscus</i>	<i>Judomia - Uktaspis (Prouktaspis)</i>	<i>Pararaia tatei</i>	<i>Schmidtellus mickwitzii</i>	<i>Arcuolenellus arcuatus</i>		
518				<i>Delgadella anabarua</i>			<i>Abadiella huoi</i>	[not defined]	
519			<i>Tsunyiidiscus niutitangensis</i>	<i>Repinaella</i>	<i>Profallotaspis jakutensis</i>	<i>Avafallotaspis maria</i>			
520	<i>Fallotaspis</i>								
521		521.0					<i>Fritzaspis</i>		

Proposed Biozones for the Nebida Group Lower Cambrian, Sardinia

(after Pillola 1991, modified)



ZONES

Subzones

N5

Dolerolenus bifidus

N4

Dolerolenus zoppii

N3

Dolerolenus longiocularis

Enantiaspis enantiopa
meneghinii + enantiopa
Giordanella meneghinii

N2

Dolerolenus aff. courtesolei

Dolerolenus courtesolei
Giordanella vincii

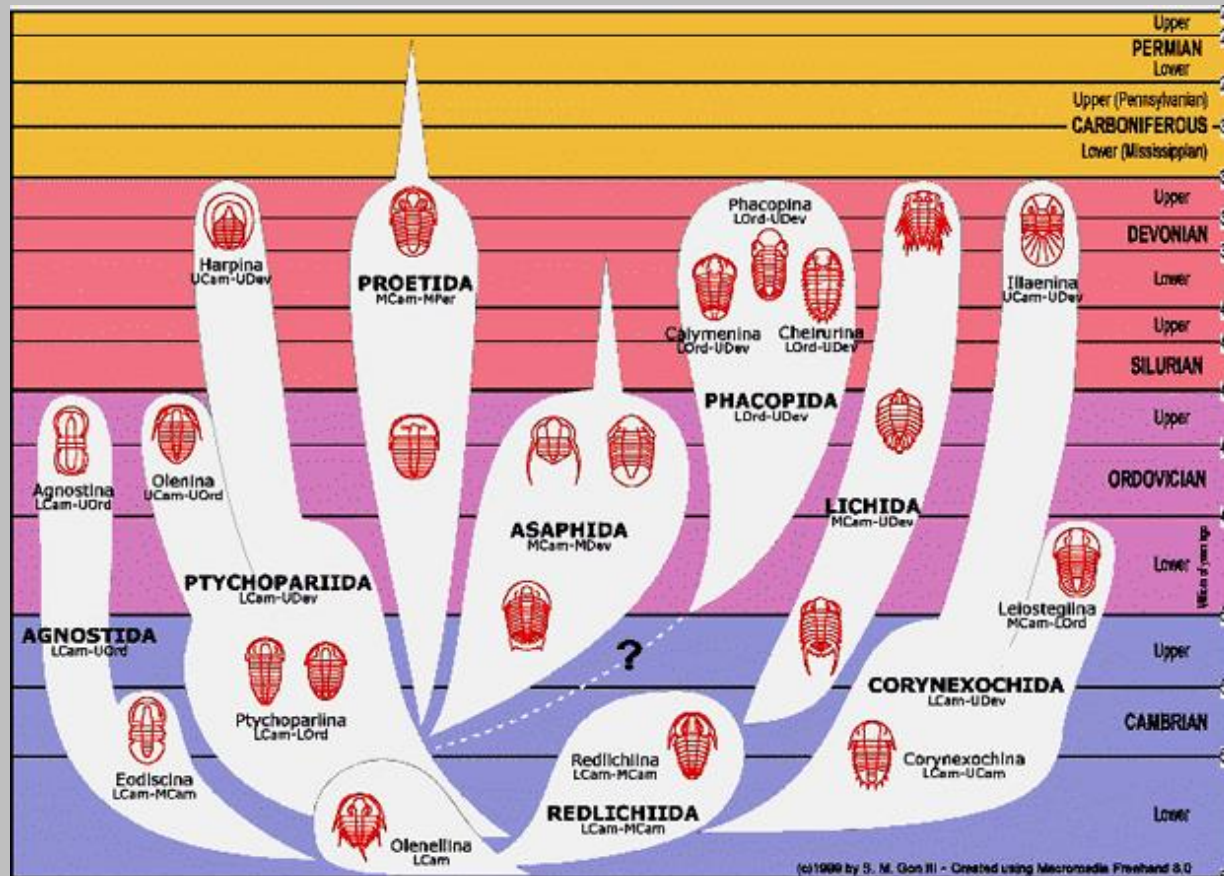
N1

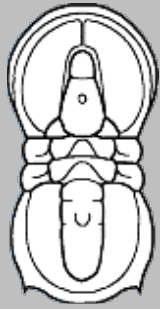
Iglesielliella ichnusae + Hebediscina sardoa

Classificazione

Si basa su molti fattori, quali la posizione e l'andamento della **sutura facciale**, forma e tipo di lobazione della **glabella**, **occhi**, forma del **thorax** e numero dei **segmenti toracici**, forma del **pygidium**, dimensione e segmentazione, spinosità, tipo di ipostoma, ecc.

Attualmente vengono distinti otto ordini

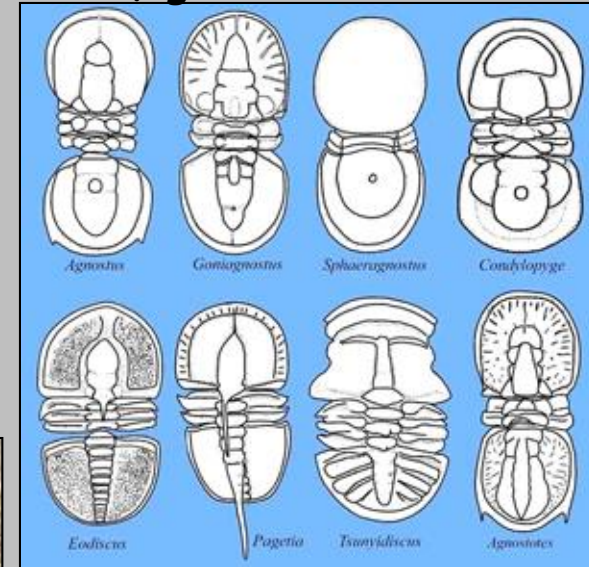




Ordine Agnostida (Cambriano inferiore - Ordoviciano Superiore)

Tra i primi trilobiti, sono quelli con esoscheletro più semplice. Piccole dimensioni, isopigi, sutura proparia o assente, glabella fusiforme, piastra rostrale assente.

Molte forme prive di occhi.
Thorax con 2 o 3 segmenti



Agnostus



Pagetia



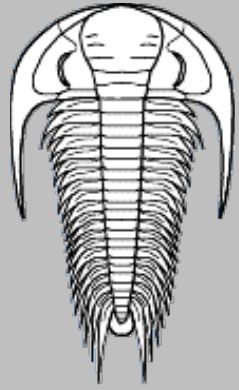
Ptychagnostus



Glyptagnostus

Trilobiti

Ordine Redlichiida (Cambriano inferiore - Cambriano medio)



Include le forme più primitive dei trilobiti del Cambriano.
Glabella lunga con solchi e lobi, spine genali lunghe; segmenti del thorax molto numerosi con spine;
ipostoma tipicamente conterminante;
grandi occhi rilevati e semicircolari;
Pygidium molto piccolo.

Due sottordini: Olenellina e Redlichiina.

Paradoxides



Hamatolenus



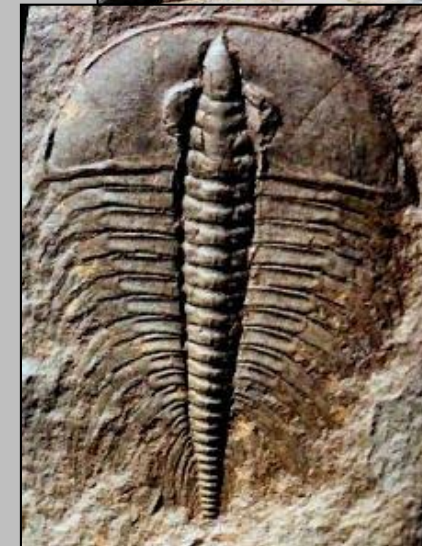
Paradoxides



Redlichia

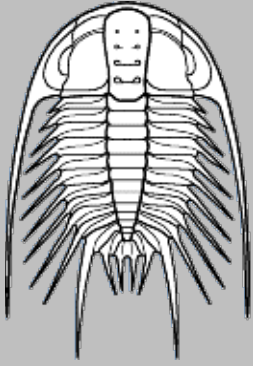


Olenellus



Nevadia

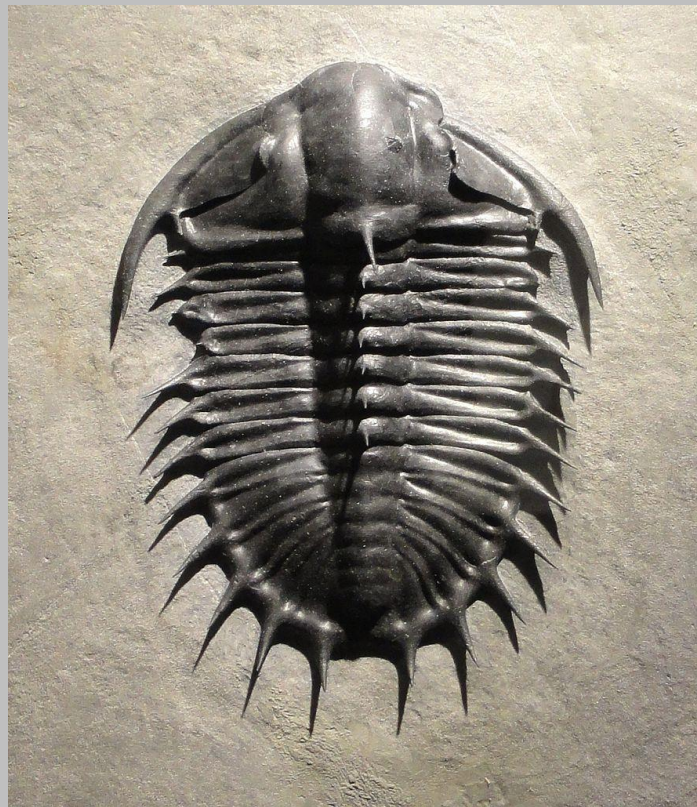
Ordine *Corynexochida* (Cambriano inferiore - Ordoviciano)



Un gruppo estremamente spinoso i cui rappresentanti sono fileticamente legati dal condividere lo stesso tipo d'ipostoma che è conterminante, o impendente nelle forme più primitive. Sutura opistoparia, glabella allungata con lati concavi, solchi glabellari infossati; segmenti del thorax da 2 a 12. Pygidium largo, a volte con spine (da isopigio a subsopigio).



Olenoides trispinus

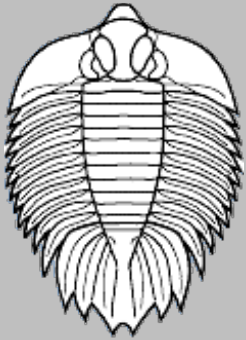


Olenoides superbus

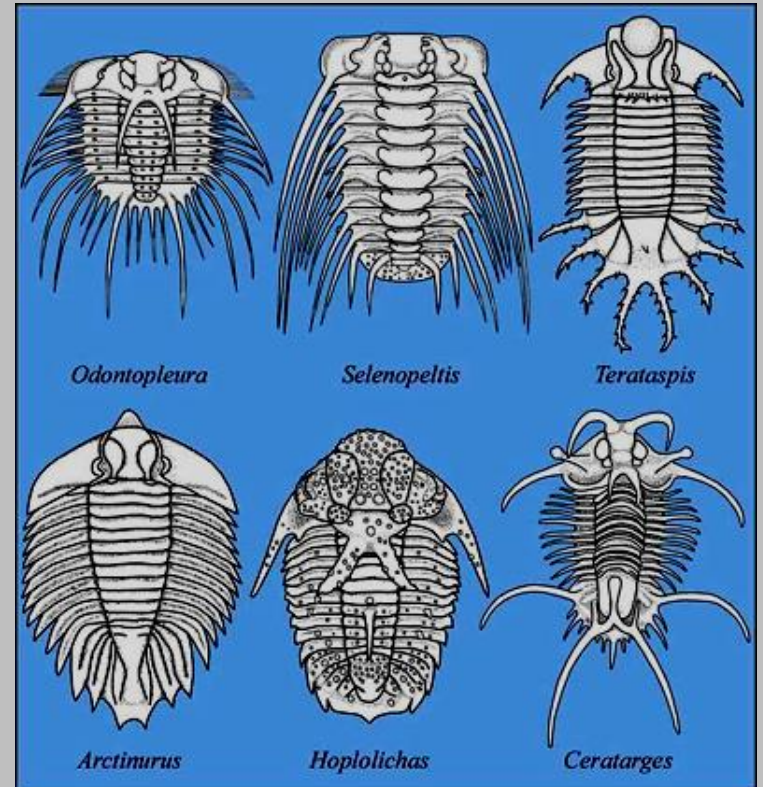
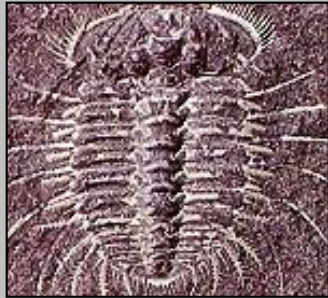
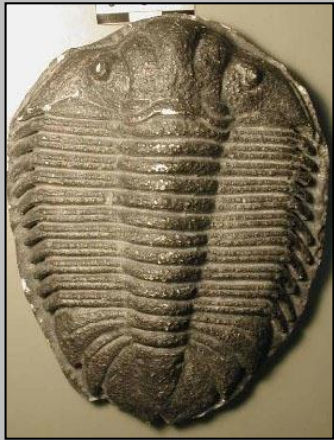


Olenellus gilberti

Ordine Lichida (Ordoviciano Inferiore - Devoniano Superiore)



Trilobiti tipicamente spinosi con esoscheletro coperto da granuli e tubercoli. Cephalon con sutura opistoparia, glabella ampia con lobi da semplici a complessi, a volte fusi senza solchi glabellari. Occhi olocroici, non tanto grandi; ipostoma conterminante. Thorax con 8-13 segmenti con distinte punte o spine. Pygidium da isopigio a macropigio, spesso più lungo che largo con tre paia di spine.

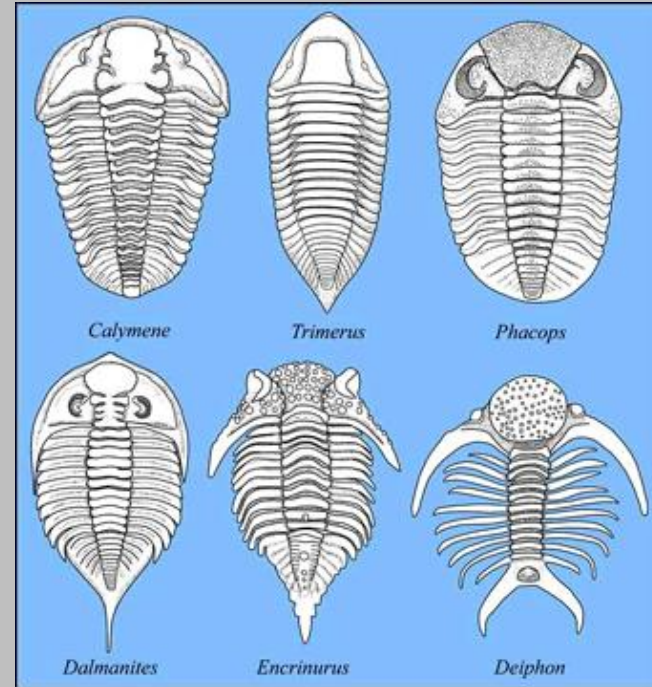


Ordine Phacopida (Ordoviciano Inferiore - Devoniano Superiore)

Gruppo di trilobiti vario ed ampio nei suoi sottordini.

Cephalon con sutura proparia (Phacopina e Cheirurina) o gonatoparia (Calymenina), scudo glabellare molto corto o assente. Quattro paia o meno di solchi glabellari. Occhi, quando presenti, schizocroici (Phacopina) od olocroici (Cheirurina e Calymenina), ipostoma da conterminante (tutti i sottordini) ad impendente (alcuni Phacopina).

Dalmanites

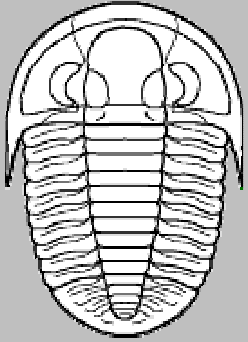


Phacops



Huntonia

Trilobiti

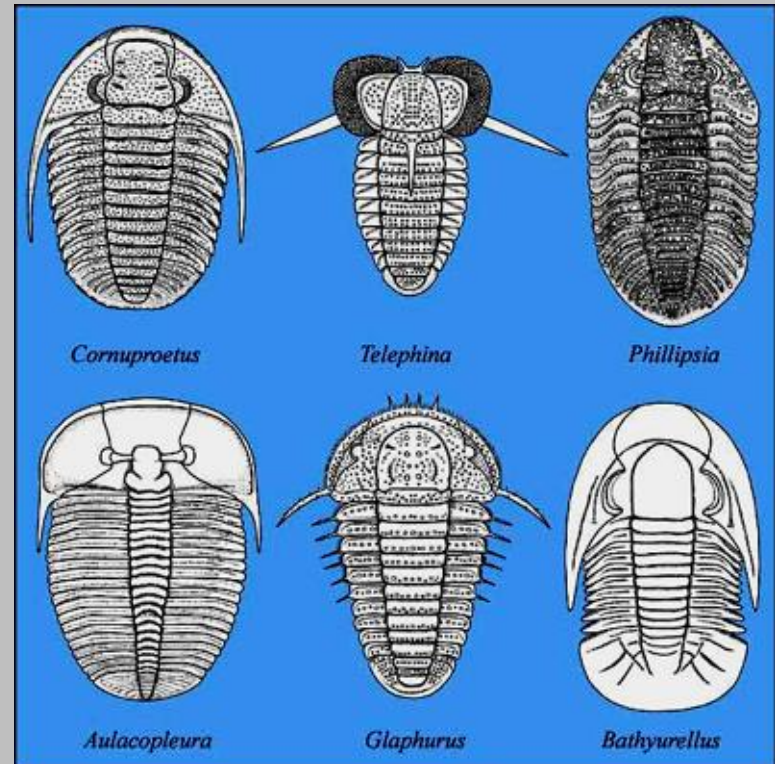


Ordine Proetida (Ordoviciano Inferiore - Permiano)

Gruppo caratterizzato da trilobiti piccoli.

Esoscheletro con rilievi e tubercoli, cephalon con sutura opistoparia, glabella larga con 4 paia di solchi, ipostoma natante e libristomato; occhi olocroici, larghi e convessi; piastra rostrale piccola; thorax con 8-22 segmenti,

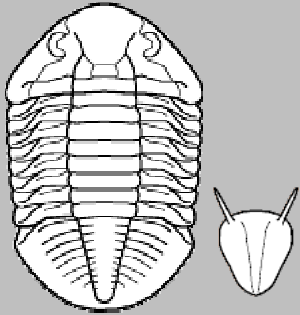
Pygidium da micropigio a subisopigio, senza spine con solchi pleurali.



Trilobiti

Ordine Asaphida (Cambriano Superiore - Ordoviciano)

Ordine molto vasto (20% di tutti i trilobiti) e differenziato. Cephalon uguale o subuguale al pygidium; occhi grandi, a volte pedunculati; sutura opistoparia, ipostoma conterminante o impendente.



Pricyclopyge

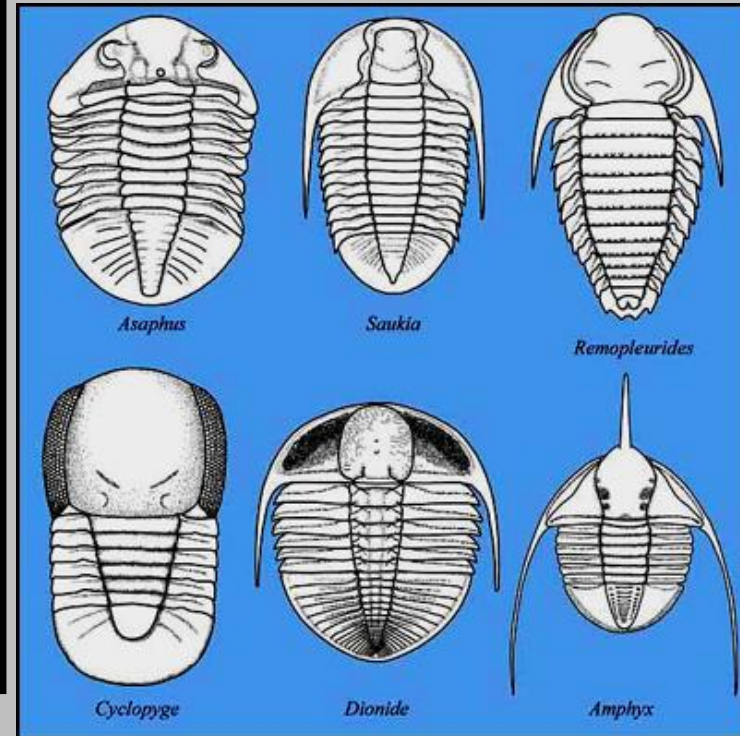
Asaphus kowaewskii



Lonchodomas portlochi



Pseudomegalaspis



Asaphus

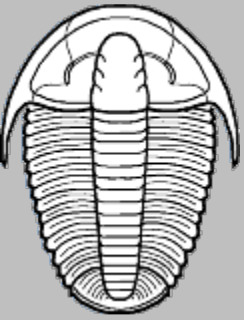
Saukia

Remopleurides

Cyclopyge

Dionide

Amphyx



Ordine Ptychopariida (Cambriano inf. - Devoniano Superiore)

Ordine molto vasto e differenziato.

Cephalon con sutura opistoparia, glabella con fronte ampia ed arrotondata (Olenina, Ptychopariina) a volte con bordi cefalici pronunciati (Harpina); glabella con tre solchi paralleli; ipostoma natante;

Thorax ampio con 8 o più segmenti;

Pygidium molto variabile con bordo (Cambr.) o senza (post Cambriano).



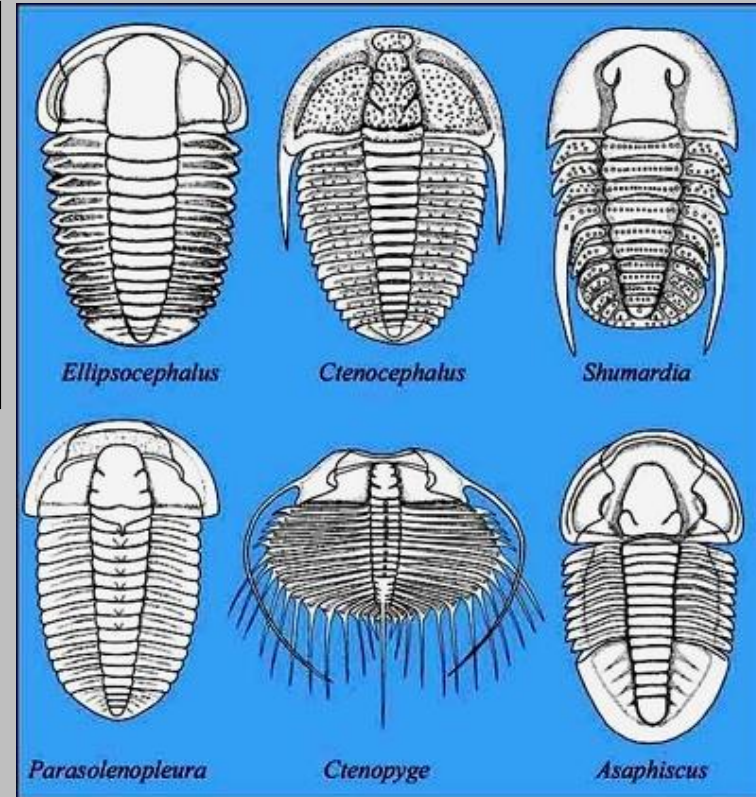
Asaphiscus wheelerii



Harpides plautini



Olenus



Ellipsocephalus

Ctenocephalus

Shumardia

Parasolenopleura

Ctenopyge

Asaphiscus

Trilobiti

