

Modelización primaria de la estructura interna de los ommatidia de los ojos de los trilobites

Ricardo Lara Cañaberas*, Fernando Agustín Arroyo Rey*,
Angélica Torices Hernández* y Margarito Mora Nuñez*, **

* Departamento. de Paleontología. Facultad de Ciencias Geológicas. Universidad Complutense de Madrid. 28040 Madrid. España; **Centro de Estudios en Zoología, Universidad de Guadalajara, Apdo. Postal 234, 45100, Zapopan, Jalisco, México

RESUMEN

Este trabajo ofrece un enfoque físico a la estructura visual interna que poseían los trilobites. Los ojos de estos artrópodos son una de las características de dichos organismos que en la mayoría de las ocasiones ha sido tratada más desde el punto de vista biológico que funcional. La conservación del aparato visual (ojo) en los trilobites suele ser poco frecuente por lo cuál este tipo de análisis se ha visto entorpecido. Por ello se ha tomado la vía empírica usando la física óptica como instrumento principal para realizar el estudio englobado en este trabajo. Por esto hemos partido de la idea de asimilar una lente calcítica a los ojos de los trilobites, y esta lente junto con el resto del sistema óptico puede distribuir los rayos luminosos que le llegan para hacer la posible la visión en estos organismos. Del sistema visual (entendido como un conjunto de lentes, su número y su estructura) podremos tener información sobre el paleoambiente en el que existieron los trilobites estudiados. Además se expone el interés que tienen los ojos de los trilobites ya que a través de sus diferentes características tales como la curvatura externa de la lente podemos inferir aspectos como la temperatura ambiental.

PALABRAS CLAVE: trilobites, ojos, índice de refracción, curvatura, convergencia, divergencia, temperatura.

ABSTRACT

This work shows a physical approach to the visual structure that trilobites had. Typical composed arthropod eyes are a characteristic of trilobites whose studies have been focused more a biological than in a functional way. The conservation of the visual apparatus (eye) in trilobites is rare and that has been dulled this type of analysis. Due to this, the empirical way has been taken, using the optical physics as main instrument to make the present work. We propose the idea that a calcitic lens was part of the eyes of trilobites, and suggest how this lens with the rest of the optical system can distribute the light rays to make possible the vision in these organisms. From the visual system (understood like as an assemblage of lenses, its number and its structure) we will be able to have information on the paleoenvironment in which the studied fossils existed. In addition the paleoecological importance of the eyes of trilobites will be shown, and using data such as the external curvature of the lens we will be to inter to know the environmental temperature.

KEY WORDS: trilobite, eyes, refraction index, optical parameters, paleoenvironmental inferences.

Los organismos se relacionan con su medio a través de medios de recepción de información. En los trilobites uno de estos sentidos es lo que conocemos como visión; y que normalmente corre a cargo de órganos visuales que denominamos ojos; este tipo de elementos morfológicos está presente en el registro desde el Cámbrico Inferior en el caso de los trilobites; para este trabajo hemos utilizado ejemplares del intervalo Cámbrico-Ordovícico de España ya que disponemos de una buena secuencia de muestras en las que podremos estudiar y analizar el tipo morfológico y estructural que tuvieron estos artrópodos.

Este filum tiene el cuerpo dividido longitudinalmente en tres lóbulos. En el cefalón están ubicados los ojos; de hecho se puede considerar que estos órganos constituyen un hito en la evolución, pues su modelo ha sido reproducido con bastante exactitud a lo largo del tiempo hasta llegar a los artrópodos modernos. Al ser los trilobites organismos ya extintos, la única información disponible acerca de ellos se obtiene a través del registro fósil, lo que complica el estudio de sus órganos visuales ya que con frecuencia han sido transformados o destruidos casi en su totalidad a lo largo de los procesos tafonómicos y diagenéticos, impidiendo realizar así estudios no empíricos con detenimiento. A pesar de que ha sido un tema de investigación que desde hace décadas ha atraído la atención de autores como Clarkson (1967, 1968, 1973, 1975, 1979a, 1979 b), Clarkson y Levi-Setti (1975), Fordyce y Cronin (1993), Jell (1975), Xi-Guang y Clarkson (1990), o Aceñolaza *et al.* (2001), estos trabajos presentan un fuerte sesgo biológico, excepto en los casos de Clarkson (1969-1979), Chatterton y Speyer (1990) o de Fordyce y Cronin (1993) que completan sus investigaciones con aspectos morfológicos y funcionales.

Aunque estos últimos autores han tratado de dar normas físicas del comportamiento visual de los ojos de los trilobites, la mayoría se han dirigido más a estudiar el mecanismo visual y describirlo. Este tema de estudio ha sido llamativo para otros investigadores. La única tesis publicada en España acerca de trilobites (Rábano, 1989) aborda el tema de los ojos muy superficialmente. En este trabajo tratamos de compensar la carga estrictamente biológica y completar, en los casos en los que eso sea posible, los aspectos anteriores. Además se muestra la importancia paleoecológica que puede tener el estudio de los ojos de los trilobites, ya que datos paleoambientales tales como la temperatura en la que pudieron vivir estos organismos se puede llegar a inferir a través del diseño de la lente del ojo.

Existen modelos teóricos previos de lentes para algunos trilobites, por ejemplo, *Crozonaspis* o *Dalmanitina* (Levi-Setti, 1975). Los ejemplos basados en estos modelos resultan muy vistosos y elocuentes, pero no resuelven la calidad visual de los trilobites en general. Es necesario, por lo tanto, conocer el comportamiento óptico de los diferentes tipos de ojos de los trilobites (holocroales, esquizocroales y abatocroales) para tener una idea evolutiva de las calidades de visión del grupo, sus sistemas de recepción informativa y las oportunidades de tipo diferencial que pudieron tener los trilobites en función de sus capacidades visuales. Sería conveniente cuantificar “cuando” y “como” veían los trilobites como *Paradoxides* del Cámbrico medio, frente a *Dalmanites* del Ordovícico. Por otro lado, trilobites carentes de estos órganos (*Conocoryphe* del Cámbrico medio) debieron resolver

esta ausencia supliéndolos con otras herramientas sensoriales.

De la presencia o ausencia de los ojos podemos otorgar a sus poseedores una posición diferente en los ecosistemas marinos de referencia.

MATERIALES Y METODOS

Este estudio de simulación se ha realizado tomando como base los trabajos de Clarkson y Levi-Setti (1975) según el cuál el ojo del trilobite está formado por múltiples lentes de calcita (Figura 4), cuyo índice de refracción (n) es 1,66. A su vez, estas lentes pueden estar relacionadas entre sí de diferente manera, lo que genera tres diferentes tipologías de ojos en los trilobites:

1. Ojos holocroales, en los que las facetas que formaban los ojos estaban unidas entre sí de tal manera que existía una unión perfecta entre lentes, sin ningún tipo de elemento que las separase y/o sirviese de unión o comunicación entre ellas (Levi-Setti, 1975).
2. Ojos esquizocroales. En este caso, las facetas se hallan separadas entre sí por tejido interlenticular que en sección, se proyectaba hacia abajo (Clarkson, 1979b).
3. Ojos abatocroales, que externamente presentan el mismo aspecto que los esquizocroales, con facetas también separadas por material interlenticular que en esta ocasión, y en corte transversal, se proyectan lateralmente (Jell, 1975).

Al ser organismos marinos, el medio a través del cuál llegaba la luz era el agua, que en condiciones estándar (20°C), presenta un índice de refracción igual a 1,33299. Este valor es tomado como estándar para las características actuales del agua (Catalá de Alemany, 1988).

Una vez obtenidos estos datos de partida, el siguiente paso es estudiar el cambio de dirección de los rayos luminosos al pasar del agua a la calcita, ya que estos dos medios (el agua de mar y la lente de calcita) tienen diferentes índices de refracción. Para realizar este cálculo, se usa la ley de Snell (Bueche, 1976, Catalá de Alemany, 1988):

$$\frac{n_i}{n_r} = \frac{\text{sen } \alpha_r}{\text{sen } \alpha_i}$$

(1) $n_i \text{sen } \alpha_i = n_r \text{sen } \alpha_r$

siendo n_i el índice de refracción del medio de donde proceden los rayos luminosos (agua) y n_r el del medio a donde llegan (calcita). Asimismo, $\text{sen } \alpha_i$ corresponde al seno del ángulo incidente y $\text{sen } \alpha_r$ al del ángulo refractado.

Una vez conocidos n_i y n_r , tan sólo hace falta despejar α_r en la fórmula (1), obteniéndose:

$$\alpha_r = \arcsen \left[\left(\frac{n_i}{n_r} \right) \text{sen} \alpha_i \right]$$

(2)

en la que dando valores arbitrarios a α_i se obtienen los correspondientes valores de α_r . Con estos datos se han construido las columnas 1, 2, 4, 5, 7, 8, 10 y 11 de la Figura 3 (en la que también se incluyen los valores de α_r' que serán comentados más adelante).

Los trilobites vivían en el medio marino en que la luz no penetra con tanta facilidad como el aéreo, por lo que se veían obligados a usar la mayor cantidad posible de rayos incidentes para definir su campo visual; dicho de otro modo: que el arco de circunferencia que describiría la superficie externa de su lente tendría que ser el mayor posible. Ópticamente esto viene limitado por la existencia del llamado ángulo límite (α_L), ángulo que forma el rayo incidente cuyo rayo refractado presenta un ángulo de incidencia de 90° y que por tanto viaja por la interfase de los dos medios (en este caso sería la que separaría el agua de la lente) no atravesando, por tanto, la lente en dirección a su foco. La fórmula del ángulo límite es:

$$\text{sen } \alpha_L = \frac{n_i}{n_r}$$

(3)

en la que al sustituir n_i y n_r por sus valores (1.33299 y 1.66, respectivamente), se obtiene un valor de 0,803006, lo que define un ángulo límite de $53,418123^\circ$.

Pero este ángulo, al ser la modelización bidimensional, se debe de duplicar, debido a que por razones trigonométricas, la medida se realiza desde la horizontal (0°) hacia arriba o bien hacia abajo por lo que el valor obtenido sería igual a la mitad del arco del cono que afectaría a la lente (Figura 6B):

$$53,418123 \times 2 = 106,83625$$

Este arco, a pesar de que siempre debe de abarcar esos $106,83625^\circ$, puede variar en su radio (ver Figura 5 y explicación).

Como la lente del trilobite presenta rangos de tamaños que imposibilitan trabajar directamente con ella, se optó por utilizar un modelo aumentado del real. Para facilitar el proceso posterior de modelización, se escogió una lente de 69 mm de radio, por lo que la circunferencia cuyo arco define a la lente presenta un diámetro de 138 mm.

Por tanto, y atribuyendo simetría bilateral a la lente, se define ésta como formada por dos dioptrías esféricas, es decir, dos arcos de circunferencia de 69 mm de radio cada uno que sirven de frontera entre los medios de diferentes índices de refracción.

Para comprender mejor el comportamiento de la luz antes y después de pasar por la lente calcítica, se hizo el gráfico de la Figura 6. La Figura 6A representa el comportamiento de los rayos luminosos al atravesar un prisma de calcita, mientras que la 6B hace lo mismo con una lente de calcita.

La principal diferencia no se halla en la entrada sino en la salida de los rayos. En la lente los rayos emergen a diferentes alturas, cortando a la superficie de la lente en puntos diferentes de la vertical. En el prisma, sin embargo, todos los rayos cortan a la superficie por la que salen a la misma altura. Esto hace que algunos rayos no sean aprovechados de forma eficaz, lo que se evita utilizando una superficie curva (Figura 6B).

Una vez alcanzado este punto, y sabiendo como está definida la lente físicamente, daremos paso a la segunda parte de la modelización, es decir averiguar que había detrás de ella.

Los trilobites necesitaban usar hasta el ángulo inmediatamente inferior al ángulo límite con el fin de obtener un máximo de campo visual por cada lente. Este campo visual, supone una ventaja respecto a otros organismos con visión más deficiente. Esta ventaja visual podría ser un elemento crucial para la supervivencia de los trilobites. Por tanto, el o los materiales que existiesen por detrás de la lente calcítica deberían de ser capaces de seguir aprovechando esta ventaja, lo que a su vez vendría definido por su índice de refracción.

Así, siguiendo la fórmula (2) para el ángulo inmediatamente inferior al límite ($53,418122^\circ$), el ángulo para el rayo refractado resultante (a_r) es de $40,152081^\circ$. Este ángulo será equivalente al ángulo límite (a_L) que se genera entre la lente y el medio inmediatamente posterior. Despejando en la fórmula (3) n_r y tomando a_L como a_r , obtendremos un tercer medio cuyo índice de refracción será de $2,5743671$ (n''). Usando este valor en fórmula (2) como índice de refracción del medio al que llegan los rayos tras atravesar la lente de calcita y cogiendo como ángulo del rayo incidente el valor de las columnas 2, 5, 8 y 10 de la Tabla I (a_i), se puede conocer el valor del ángulo del rayo refractado secundario (a_r).

Este segundo rayo refractado atraviesa, en dirección al foco del sistema óptico, un medio con un índice de refracción igual a $2,5743671$. Esto nos brinda la posibilidad de dibujar la trayectoria completa de un rayo que partiendo del agua atravesaría primero la lente de calcita, y luego el tercer medio para acabar por fin su recorrido en un único punto común con el resto de rayos: el foco.

RESULTADOS

Los resultados obtenidos a partir de las fórmulas daban lugar a una interesante pregunta: si el índice de refracción del tercer medio era mayor que el de la calcita, los rayos deberían de ser divergentes en lugar de ser convergentes (Finn, 2001), lo cuál resulta imposible desde un punto de vista funcionalmente óptico. Al utilizar fórmula (2) con unos valores del índice de refracción del medio incidente igual al de la calcita y el del medio refractante igual al del tercer medio, los valores obtenidos entran dentro de los esperados, a pesar de trabajar con unos rayos que se alejaban de los rayos paraxiales en los que se basa la fórmula (1) de Snell.

Con estos valores, se pudo finalmente completar el cuadro 1, en la que se muestra el cambio de dirección de los rayos en función del ángulo incidente, del ángulo refractado y de los índices de refracción de los medios de los que venían y a los que se dirigían.

Así pues, hasta ahora hemos definido un sistema óptico con las siguientes características principales:

Cuadro 1. Características del sistema óptico estudiado.

Sistema Óptico		
Variable	Significado	Valor
n	n agua	1,33299
n'	n calcita	1,66
n''	n tercer medio	2,5743671
r1	radio dioptrio	69 mm

El siguiente paso de nuestra simulación consiste en calcular la distancia focal del sistema óptico del trilobite, para lo cuál se utiliza la formula para lentes gruesas de Gauss (tras Clarkson 1979a):

$$\frac{n}{f} = \left[\left(\frac{n'}{r1} - \frac{n}{r1} \right) + \left(\frac{n''}{r2} - \frac{n'}{r2} \right) \right] = \frac{n''}{f''}$$

de la que se puede despejar f'' :

$$f'' = \frac{n''}{\left[\left(\frac{n'}{r1} - \frac{n}{r1} \right) + \left(\frac{n''}{r2} - \frac{n'}{r2} \right) \right]}$$

Con los valores anteriores y teniendo siempre en cuenta que la luz se desplazaría en el esquema de izquierda a derecha, se puede llegar a calcular la posición del foco del sistema.

A partir de esta distancia focal f'' (143,09274 mm), se pueden hacer partir rayos hasta que crucen con la prolongación de los que salen de la lente de calcita. Esto, según las leyes de la física óptica debería de generar una superficie esférica, aunque está no coincidiese exactamente con la parte cóncava de la lente. En su lugar, se genera una superficie óptica irregular de comportamiento óptico aberrante, y cuya posible explicación sería la de servir de interfase a tres medios diferentes (Figura 9):

1. Un primer medio (M1) que iría desde la lente hacia una primera interfase (S1), y cuyo índice de refracción aumentaría desde el de la calcita (1,66) hasta valores mayores de 2,5743671. Esto produciría una clara divergencia óptica, curvando bastante los rayos desde su posición original de salida desde la lente, lo que se puede observar en los rayos situados entre la lente y la interfase S1.
2. Un segundo medio (M2), que iría desde S1 hacia una segunda interfase (S2) y cuyo índice de refracción disminuiría desde valores mayores a 2,5743671 (justo el valor de la interfase entre el primer medio y el segundo medio) hasta valores menores de 2,5743671. En este caso se produciría una convergencia óptica en contraposición con la divergencia producida en el medio anterior, curvándose también los rayos aunque en este caso en dirección contraria (obsérvese la dirección de los rayos entre la primera y la segunda interfase).
3. Un tercer medio (M3) que iría de la segunda interfase (S2) hacia el foco (F), y cuyo índice de refracción sería muy próximo al 2,5743671 calculado anteriormente, lo que

daría lugar a la convergencia de los rayos (obsérvese la dirección de los rayos entre S2 y F).

En definitiva, el medio existente tras la lente tendría un comportamiento físico análogo a las “squared sided plugs of jelly” de Xi-Guang y Clarkson (1990), que funcionarían como espejos octogonales. De esta manera, se conseguiría que la luz se viese reflejada en estos elementos con valores cercanos al doble de su ángulo incidente para producir una imagen correcta en el foco (véase el cuadro 1 y en concreto las columnas 1, 3, 4, 6, 7, 9 10 y 12). Esto obligaría a que la forma de las lentes fuera cuadrada en vista cenital, posibilitando de esta manera la tapización del espacio sin dejar huecos entre ellas, que es el tipo de estructura de los ojos holocroales (Figura 2).

Una vez realizados los gráficos teóricos, hemos procedido a adaptar la forma del modelo a la forma actual de los ommatidios (elementos visuales unitarios de los ojos facetados) que presentan los artrópodos modernos (Figura 10). Al realizar la comparación morfológica se vio que si bien no encajaban perfectamente, los cambios a realizar para acomodar el ommatidio de los trilobites en el aparato visual actual de los artrópodos, serían de pequeña entidad.

DISCUSIÓN

A pesar de que el modelo cumplía en principio las exigencias ópticas focales de la fórmula (4), resultaba difícil, a menos a priori, explicar la existencia de medios de tan diferentes índices de refracción (referidos al medio post-lente) y separados por interfases. Se eliminó la posibilidad de un medio sólido debido a que los únicos minerales que presentaban índices de refracción cercanos a 2,5743671 eran de imposible factura orgánica en el caso de los trilobites (Weat, 1968-69; Lide, 1998-1999). Sin embargo la goetita, mineral que usan los Arqueogasterópodos para la formación de sus dientes y por tanto de naturaleza orgánica, no se puede dar en el caso de los trilobites. La razón es que, para que se forme goetita (FeOOH), es necesario que el Fe(III) sea oxidado primariamente para luego ser hidrolizado y formar óxidos y oxihidróxidos de hierro, como en el caso de la goetita. No obstante exista una concentración de Fe(III) necesaria para la formación de goetita es necesario estar bajo condiciones de una fuerte acidez, lo que haría que la lente calcítica de los trilobites se viese en peligro de disolución. Por tanto, la existencia de ambos minerales en un mismo medio es imposible. Al necesitar la calcita de medios con pH bajos, estos pH hacen que las formas reducidas del hierro o Fe(II) sean termodinámicamente más estables que las formas oxidadas o Fe(III) necesarias para formar oxihidróxidos de hierro como es la goetita (Huerta Díaz, M. A., 2004).

No obstante existen líquidos que, al variar su concentración en azúcar dan lugar a capas con diferente índice de refracción (NME. National Microscope Exchange, 2002). Al variar dicha concentración, también lo haría la densidad de las capas por

lo que al final habría un conjunto de capas con diferente índice de refracción y por tanto, inmiscibles entre sí.

Cuadro 2. Minerales con índices de refracción cercanos a 2,5743671.

Mineral	Composición	Índice(s) de refracción
Anatasa	TiO ₂	2.5612 y 2.4880
Brookita	TiO ₂	2.5831, 2.5843 y 2.7004
Egelstonita	Hg ₄ OCl ₂	2.47-2.51
Goetita	FeO(OH)	2.2602-2.75, 2.393-2.409, 2.398 y 2.515
Greeneckita	CdS	2.506 y 2.329
Proustita	Ag ₃ AsS ₃	3.0877 y 2.7924
Moissanita	SiC	2.647-2.649 y 2.689-2.693
Rutilo	TiO ₂	2.603-2.613, 2.899-2.901
Terlinguaita	H ₂ SOCl	2.33-2.37, 2.62-2.66, 2.64-2.68

Existen, sin embargo, otros modelos que tratan de explicar no ya sólo el modelo de omatidio o el sistema visual completo (ojo) de los trilobites, si no incluso el de organismos parecidos. Al segundo grupo pertenece el trabajo de Levi-Setti (1975) acerca de la manera en que los órganos visuales de los limúlidos son capaces de concentrar la luz. Los limúlidos son organismos marinos artrópodos que algunos autores (Gon, 1999, Waggoner, 2004) sitúan emparentados con los trilobites, pero su filiación no es segura. La ventaja, sin

embargo, que presentan estos organismos es que son actuales y que pueden ser estudiados con facilidad, no quedando solamente de su sistema visual las lentes en diferentes empaquetamientos como ocurre en el caso de los trilobites. El sistema visual de los limúlidos cuenta con una lente de lucita, cuyo índice de refracción es de 1,5 mientras que en los trilobites la lente era de naturaleza calcítica, con un índice de refracción mayor que la lucita de los limúlidos(1,66).

Esta diferencia efectiva hace que ya en la lente, los rayos luminosos se vean modificados lo que hace que estos, en su trayectoria post-lenticular, tengan diferentes comportamientos en limúlidos y trilobites. Por tanto, al tener limúlidos y trilobites lentes de diferente índice de refracción, sus sistemas visuales ya eran diferentes en la base y seguramente, aunque no en el fondo, si en la forma, consiguiendo estos dos organismos llevar la luz hasta los fotorreceptores de sus órganos visuales por diferentes medios, los limúlidos por un medio sólido y los trilobites por uno líquido.

Por su parte, autores como Stockton y Cowen (Stockton y Cowen, 1976), Fordyce y Cronin (Fordyce y Cronin, 1993) o Clarkson (Clarkson, 1975) si que realizan estudios acerca de los ojos de los trilobites, pero sólo sobre su parte externa conservada, es decir, sobre las lentes conservadas y organizadas según diferentes empaquetamientos. Evidentemente, estos estudios no están exentos de interés, pero por desgracia, al quedarse en la parte externa del omatidio, no dan información acerca de su naturaleza interior.

Fordyce y Cronin (Fordyce y Cronin, 1993) si dan datos acerca del comportamiento de la luz en el interior de la lente del *Asaphus cornutus* Pander pero por desgracia, refiriéndose a los rayos reflejados y no refractados que son los que finalmente llegan hasta el fotorreceptor del omatidio del trilobite.

Por su parte, Stockton y Cowen (Stockton y Cowen, 1976) o Clarkson y Levi-Setti(Clarkson y Levi-Setti,1975)realizan sus estudios basándose en lentes que evitan la aberración óptica gracias a una capa postlenticular, como la de *Crozonaspis* o *Dalmanitina*, dato que no ha sido tomado en cuenta en el siguiente modelo por ser esos dos tipos de lentes específicos de esos géneros y por tratar este modelo de dar una respuesta de carácter general a la parte post-lenticular del ommatidio de los trilobites.

Sin embargo, otros autores si que arrojan datos importantes sobre la lente del trilobite (Clarkson, 1979a, Fortey, 2000, Ehmer, 2004). Fortey (Fortey, 2000) explica por qué los trilobites utilizaron la calcita en lugar de otro material para la generación de su lente. La calcita es un mineral que en una de sus variedades, el espato de Islandia, produce birrefringencia, esto es dar lugar a dos rayos refractados por cada rayo incidente, lo que imposibilita en principio el uso de este material para dar lugar a una lente (sería como si los trilobites viesan “doble”), a menos que se haga coincidir el eje cristalográfico de la calcita con su eje óptico.

En algunos casos, la lente de los trilobites presentaba una curvatura muy marcada (como en *Phacops* (Fortey, 2000)), de manera que los rayos luminosos se desviarían de su dirección inicial dando así lugar a un foco móvil dando así lugar a una visión borrosa en los

trilobites. Sin embargo, fotografías tomadas experimentalmente a través de este tipo de lentes dan una imagen clara y definida. Esto se debe a la singular fórmula química de la calcita. En muchos casos, la calcita puede ser sustituida por magnesio y si esta sustitución es importante, se da lugar así a la dolomita. Si la cantidad de átomos de magnesio es la adecuada, el magnesio actúa como compensador de la aberración esférica visual, de manera que por cada rayo que se desvía a la izquierda, desvía otro a la derecha y viceversa, con lo que los trilobites obtuvieron de esta manera un mecanismo de corrección visual denominado *doublet* (Fortey, 2000).

Respecto a Clarkson (1979a) este define la lente calcítica como un entramado de calcita lamelar y trabecular, lo cual puede ayudar a comprender mejor el comportamiento de la luz en el interior de la lente, ya que es posible que esta se dividiera en microdominios ópticos que ayudasen de igual manera a evitar la aberración óptica en función de su contenido en calcio o magnesio.

Por su parte, Ehmer (2004) realiza un estudio comparativo entre las strepsisteras o insectos parásitos de alas dobles y los trilobites. Los ojos de estas Strepsisteras se asemejan bastante, al menos en su superficie externa a lo que podría ser el ojo esquizocroal de los trilobites. A través del producto ángulo intermatidial y del diámetro de la lente, se ha podido observar como estas Strepsisteras tienen un valor de 31 micras y son insectos diurnos activos. Este valor, en trilobites, asciende a 70-130 micras, un valor excesivo si los trilobites fueran organismos terrestres, pero al ser marinos, este valor es normal siempre y cuando tengamos en cuenta que algunos trilobites vivían en zonas de alta luminosidad y por tanto deberían de tener un sistema óptico adaptado, con lentes completas para procesar la mayor cantidad posible de luz en lugar de lentes truncadas, más típicas seguramente de ambientes más oscuros.

CONCLUSIONES

El posible uso del modelo como indicador paleoecológico viene dado porque la curvatura externa de la lente está limitada por la existencia del ángulo límite (véase la fórmula (3)), el cuál está definido tanto por el índice de refracción del agua tomada a 20° C como por el de la calcita. El índice de refracción del agua influye directamente sobre la existencia de un ángulo límite y afecta al grado de curvatura de la lente, mas no al radio de la misma de la lente. Es decir, el índice de refracción del agua influye directamente en lo plana o lo curva que llega a ser la superficie externa de la lente del ojo del trilobite. Este índice de refracción sufre cambios con la temperatura (Pelkowski, 1997), lo que hace posible relacionar directamente la medida de la curvatura externa de la lente del ojo del trilobite con la temperatura del agua. De esta manera, conocida una se puede llegar a conocer la otra, por lo que sí se mide en fósiles (cuando sea posible) esta curvatura externa, usando la fórmula (3) y despejando de ella el índice de refracción del agua, se puede llegar a calcular la temperatura en la que vivían los trilobites paleozoicos.

AGRADECIMIENTOS.

A la Dra. Ma. Dolores Gil Cid por su apoyo tanto científico como personal y su continuo aliento para seguir por el camino de la investigación.

LITERATURA CITADA

- Aceñolaza, G., Tortello Franco, M., y Rábano, I. 2001. The eyes of the early tremadoc olenid trilobite Kobayashi 1936. *Journal of Palaeontology*, **1**: 346-350.
- Bueche, F. 1976. Física para estudiantes de ciencias e ingeniería. *Tomo II*. McGraw-Hill Book Co., INC, U. S. A.
- Cátala de Alemany, J. 1988. *Física*. Cometa, S. A. Zaragoza.
- Chatterton, B. D. E. & Speyer, S. E. 1990. Applications of the Study of Trilobite Ontogeny. *Arthropod Paleobiology*, **3**: 116-136.
- Clarkson, E. N. K. 1967. Environmental significance of eye – reduction in trilobites and recent arthropods. *Marine Geology*, **5** (1967): 367-375.
- Clarkson, E. N. K. 1968-69. On the Schizocroal eyes of three species of *Reedops* (Trilobita: Phacopidae) from the Lower Devonian of Bohemia. *Trans. Roy. Soc. Edinb.* , **68**, 8, 1968-69.
- Clarkson, E. N. K. 1973. Morphology and evolution of the eye in Upper Cambrian Olenidae (Trilobita). *Palaentology*, **16**(4): 735-763.
- Clarkson, E. N. K. 1975. The evolution of the eye in trilobites. *Fossils and strata*, **4**: 7-31.
- Clarkson, E. N. K. 1979a. The visual system of trilobites. *Palaentology*, **22**(1): 1-22.
- Clarkson, E. N. K. 1979b. *Invertebrate Paleontology and Evolution*. George Allen & Unwin. London, Boston, Sidney.
- Clarkson E. N. K & Levi – Setti, R. 1975. Trilobite eyes and the optics of Descartes and Huygens. *Nature*, **254**: 663-667.
- Ehmer, B. 2004. The Hoy Lab.
<http://www.nbb.cornell.edu/neurobio/hoy/webpage/birgit/ pages/strepsis.html>
- Finn, G. 2001. Lens effect.
<http://www.brocku.ca/earthsciences/people/gfinn/optical/ becke2.htm>.
- Fordyce, D. & Cronin, T. W. 1993. Trilobite vision: a comparison of schizocroal and holocroal eyes with the compound eyes of modern arthropods. *Paleobiology*, **19**(3): 288-303.
- Fortey, R. 2000. Crystal eyes – vision of trilobites.
http://www.findarticles.com/p/articles/mi_m1134/is_8_109/ai_65913175
- Gon, S. 1999. A guide to the orders of trilobites.
<http://www.aloha.net/~smgon/ordersoftrilobites.htm>
- Huerta Díaz, M. A. 2004. *Goequímica de sedimentos. Capítulo 4: Oxihidroxidos de hierro y manganeso*. Instituto de Investigaciones Oceanológicas. Universidad Autonoma de Baja California. División de Geoquímica Ambiental.

- http://iio.ens.uabc.mx/Curso%20Internet%20Miguel%20Angel/4_oxihidroxidos/oxihidroxidos.htm.
- Jell, P. A. 1975. The abatochroal eye of *Pagetia*, a new type of trilobite eye. [pp. 33-43]. In: *Fossils and Strata*. Stephen J. Culver, Series Editor. The Paleontological Society. Tennessee.
- Levi-Setti, R. 1975. *Trilobites*. The University of Chicago Press. Chicago, London.
- Lide, D. R. ed. 1998-1999. *Handbook of Chemistry and Physics*. The Chemical Rubber Publishing Co., Cleveland, Ohio.
- NME. National Microscope Exchange. 2002.
<http://www.nationalmicroscope.com/refractometers/about.html>.
- Pelkowski, J. 1997. Los espejismos del asfalto. Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, 21(80): 261-269.
- Rábano, I. 1989. Trilobites del Ordovícico Medio del sector meridional de la zona Centroibérica española. Reimpresión de los artículos publicados en los números 3, 4, 5 y 6 del volumen 100 del año 1989 del Boletín Geológico y Minero.
- Waggoner, B. 2004. 11. Los comienzos de la historia evolutiva de los artrópodos ¿qué nos pueden contar los fósiles?. II. Los artrópodos en el Árbol de la Vida. Bol. SEA, 26. <http://entomologia.rediris.es/sea/bol/vol26/s2/>
- Weat, R. C. (ed.) 1968-1969. *Handbook of Chemistry and Physics*. The Chemical Rubber Publishing Co. Cleveland, Ohio.
- Xi-Guang, Z. & Clarkson, E. N. K. 1990. The eyes of lower Cambrian eodiscid trilobites. *Palaentology*, 33(4): 911-932.



Figura 1. Ojo de trilobite dalmanítico del Dobrotiviense de los Montes de Toledo.

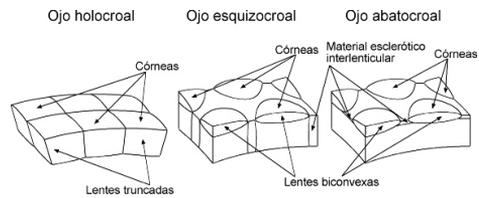


Figura 2. Diferentes tipos estructurales de ojos de trilobites y partes fundamentales en las que se dividen.

Modelización primaria de los ojos de los trilobites

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
α_i	α_r	α_r'	α_i	α_r	α_r'	α_i	α_r	α_r'	α_i	α_r	α_r'
53,418	40,152	24,569	27	21,380	13,5959	-1	-0,803	-0,5178	-29	-22,911	-14,539
53	39,889	24,426	26	20,610	13,1197	-2	-1,6059	-1,0354	-30	-23,672	-15,005
52	39,255	24,080	25	19,838	12,6403	-3	-2,4086	-1,5529	-31	-24,43	-15,467
51	38,612	23,728	24	19,063	12,1578	-4	-3,2111	-2,0699	-32	-25,184	-15,926
50	37,962	23,369	23	18,285	11,6725	-5	-4,0132	-2,5866	-33	-25,935	-16,38
49	37,303	23,003	22	17,506	11,1845	-6	-4,8149	-3,1026	-34	-26,682	-16,831
48	36,637	22,631	21	16,724	10,6938	-7	-5,6161	-3,6179	-35	-27,425	-17,277
47	35,964	22,252	20	15,940	10,2006	-8	-6,4166	-4,1325	-36	-28,164	-17,719
46	35,284	21,868	19	15,155	9,70509	-9	-7,2164	-4,6461	-37	-28,899	-18,157
45	34,597	21,477	18	14,367	9,2073	-10	-8,0155	-5,1587	-38	-29,629	-18,589
44	33,904	21,081	17	13,578	8,70738	-11	-8,8136	-5,6701	-39	-30,354	-19,018
43	33,205	20,679	16	12,787	8,20546	-12	-9,6108	-6,1802	-40	-31,075	-19,441
42	32,501	20,271	15	11,995	7,70165	-13	-10,407	-6,6889	-41	-31,791	-19,859
41	31,790	19,858	14	11,201	7,19609	-14	-11,202	-7,1961	-42	-32,501	-20,272
40	31,075	19,440	13	10,406	6,68889	-15	-11,995	-7,7017	-43	-33,206	-20,679
39	30,354	19,017	12	9,6107	6,18017	-16	-12,788	-8,2055	-44	-33,905	-21,081
38	29,628	18,589	11	8,8136	5,67005	-17	-13,578	-8,7074	-45	-34,598	-21,477
37	28,898	18,156	10	8,0154	5,15865	-18	-14,368	-9,2073	-46	-35,284	-21,868
36	28,163	17,719	9	7,2164	4,64609	-19	-15,155	-9,7051	-47	-35,964	-22,253
35	27,424	17,277	8	6,4166	4,13248	-20	-15,941	-10,201	-48	-36,637	-22,631
34	26,681	16,830	7	5,6160	3,61795	-21	-16,725	-10,694	-49	-37,303	-23,003
33	25,934	16,380	6	4,8149	3,1026	-22	-17,506	-11,184	-50	-37,962	-23,369
32	25,184	15,925	5	4,0132	2,58656	-23	-18,286	-11,673	-51	-38,613	-23,728
31	24,429	15,467	4	3,2111	2,06994	-24	-19,063	-12,158	-52	-39,255	-24,081
30	23,672	15,004	3	2,4086	1,55286	-25	-19,838	-12,64	-53	-39,89	-24,427
29	22,911	14,538	2	1,6059	1,03543	-26	-20,611	-13,12	-53,418	-40,152	-24,569
28	22,147	14,068	1	0,8029	0,51777	-27	-21,38	-13,596			
27	21,380	13,595	0	0	0	-28	-22,147	-14,069			

Figura 3. Medidas obtenidas con la fórmula(2) pero usando ésta con diferentes valores. En negrita aparecen los valores usados en la modelización gráfica posterior.

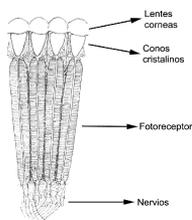


Figura 4. Elementos de la estructura visual de los ojos de las hormigas. Modificado de Levi-Setti, 1975.

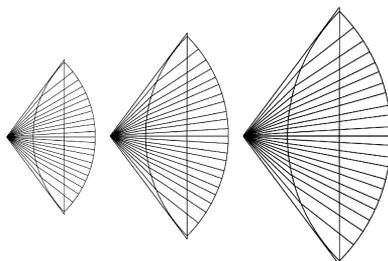


Figura 5. Demostración de cómo con un mismo arco de circunferencia (obsérvese que las líneas rectas que lo definen son en los tres casos, paralelas entre sí) existen diferentes soluciones para hallar una circunferencia que este definida dentro de ese arco.

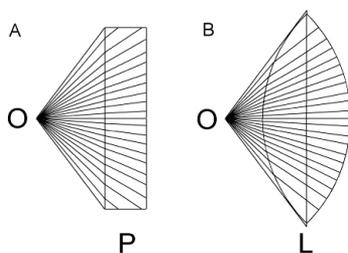


Figura 6. Diferente comportamiento de los rayos luminosos al atravesar un prisma (A) o una lente (B) de calcita, procedentes del agua. O = Objeto; P = Prisma; L = Lente. La luz se desplazaría de izquierda a derecha.

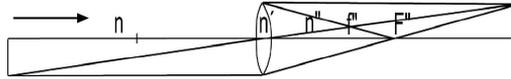


Figura 7. Transformaciones que sufre un rayo incidente cuando alcanza el ángulo límite y cuando atraviesa la lente y el medio post-lente.

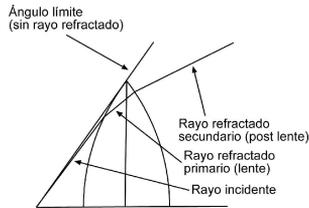


Figura 8. Esquema simplificado del sistema óptico: F'' es el foco, f'' es la distancia focal, n es el índice de refracción del medio del que provienen los rayos, (agua), n' representa el índice de refracción de la lente calcítica y n'' corresponde al índice de refracción del tercer medio (modificado de Clarkson, 1979a). La luz se desplazaría en la dirección que marca la flecha.

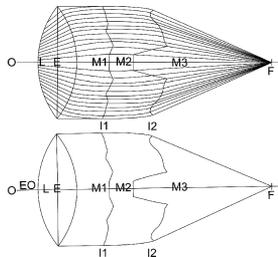


Figura 9. Modelización primaria de la lente de los trilobites con la trayectoria de los rayos luminosos (arriba), sin la trayectoria de los mismos (abajo): E = Eje de simetría; EO = Eje óptico; F = Foco; L = Lente; M1 = Medio 1; M2 = Medio 2; M3 = Medio 3; O = Objeto; I1 = Interfase 1; I2 = Interfase 2. La luz se desplazaría desde O hasta F.

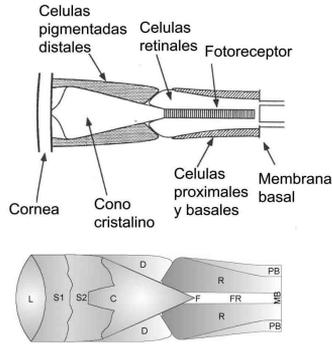


Figura 10. Comparación entre la estructura visual de una artrópodo moderno (arriba) (modificada de Fordyce & Cronin, 1993) y la transformación que sufre cuando se le aplica el modelo visual del trilobite (abajo). C = Cono cristalino; D = Células pigmentadas distales; E = Eje de simetría; EO = Eje óptico; F = Foco; FR = Fotorreceptor; L = Lente; MB = Membrana basal; O = Objeto; PB = Células basales y proximales; R =Células retinales; S1 = Superficie donde el índice de refracción aumenta; S2 = Superficie donde el índice de refracción disminuye. La luz se desplazaría de izquierda a derecha.