

# Pequeño Bestiario Paleozoico

Quince animales sorprendentes que existieron mucho antes que los dinosaurios

RUBÉN DARÍO MARTÍNEZ



EDUPA



J.C



# Pequeño bestiario paleozoico

Quince animales sorprendentes que existieron  
mucho antes que los dinosaurios

Rubén Darío Martínez

Julieta Caglianone

(Ilustradora)



Martínez, Rubén Darío

Pequeño bestiario paleozoico: quince animales sorprendentes que existieron mucho antes que los dinosaurios.

- Rubén Darío Martínez; ilustrado por Julieta Caglianone. –

1a ed. - Comodoro Rivadavia: Universitaria de la Patagonia-EDUPA, 2021.

Libro digital, PDF

Archivo Digital: descarga y online

ISBN 978-987-8352-20-6

1. Animales. 2. Paleontología. I. Caglianone, Julieta, illus. II. Título.

CDD 567.902

Fecha de catalogación: 10/08/2021



Este obra está bajo una Licencia Creative Commons Atribución 4.0 Internacional. Esta licencia permite copiar, distribuir, exhibir e interpretar este texto, siempre que se respete la autoría y se indique la procedencia.

© Rubén Darío Martínez

© Julieta Caglianone (ilustradora)

© Edupa (Editorial Universitaria de la Patagonia)

© Daniel Pichl (Coordinación editorial)

© Alejandro Aguado (Diseño de portadas)

Universidad Nacional de la Patagonia San Juan Bosco.

Ciudad Universitaria, Ruta Provincial N° 1, Km. 4.

Comodoro Rivadavia, Chubut, República Argentina.

[www.edupa.unp.edu.ar](http://www.edupa.unp.edu.ar)

***Para María Teresa y Alexia***



# Índice

Introducción .....	9
El Paleozoico .....	13
Productos de la explosión cámbrica .....	17
<i>Opabinia</i> .....	20
<i>Pambdelurion</i> .....	28
<i>Hallucigenia</i> .....	33
<i>Diania</i> .....	38
<i>Anomalocaris</i> .....	43
<i>Aegirocassis</i> .....	51
<i>Wiwaxia</i> .....	57
Pseudoescorpiones gigantes .....	63
<i>Jaekelopterus</i> .....	64
El linaje de los cordados .....	70
<i>Haikouichthys</i> .....	71
<i>Anglaspis</i> .....	77
<i>Dunkleosteus</i> .....	82
<i>Stethacanthus</i> .....	90
<i>Ichthyostega</i> .....	95
<i>Diplocaulus</i> .....	102
<i>Dimetrodon</i> .....	108
Un Cataclismo Devastador .....	119
Agradecimientos .....	121
Glosario .....	122
Bibliografía .....	128



## Introducción

Desde la antigüedad y sobre todo durante su edad de oro en la Edad Media, los bestiarios ofrecían a los privilegiados capaces de leer y a la vez acceder a tales textos, información sobre un conjunto de animales reales o imaginarios cuyas características, muchas veces legendarias, eran descritas y siempre asociadas a una enseñanza o lección moral de contenido piadoso. Así en textos hermosamente ilustrados los perros, leopardos, águilas, tiburones y pelícanos se codeaban con el cancerbero, la esfinge, el unicornio, el dragón o el fénix. Todos eran instrumentos de una divinidad omnisciente y todopoderosa y funcionaban como elementos ejemplificadores y guías para las almas de los creyentes.

Este Pequeño bestiario Paleozoico en cambio brinda información científica sobre un conjunto de animales y sus características que fueron tan reales como lo es el lector que lee estas líneas. Aunque claro, estos seres vivieron en épocas tan remotas que habrían estado completamente fuera de la comprensión de nuestros antepasados de hace tantos siglos. *No hay aquí ninguna deidad ni propósito moral sino solo la constatación pura y dura -documentada en las rocas- del funcionamiento del proceso evolutivo, ciego, inexorable y constructor de toda la biodiversidad, la actual y las pasadas.*

Debemos recordar que la evolución, motor transformador de los seres vivos en nuestro planeta, ha tejido el entramado de la vida siguiendo caminos sinuosos y siempre sorprendentes. Desde que las primeras células vivientes medraron en el océano primigenio hace al menos unos 3.800 millones de años hasta nuestros días, el “relojero ciego” del que

habla Richard Dawkins, la Evolución, ha producido un sinnúmero de especies. Estas, adaptadas a cambiantes condiciones ecológicas, funcionaron exitosamente durante algunos millones de años y luego se extinguieron siendo reemplazadas por otras. Los diseños de bacterias, plantas, hongos o animales, preservados en el registro fósil como documentos perdurables de la evolución orgánica a menudo nos maravillan por su apariencia, por su tamaño o simplemente porque llevan a interrogarnos acerca de por qué y cómo la selección natural condujo a una anatomía semejante.

**Pero, como señala un colega y amigo, en cierto sentido estamos "habituados" a la apariencia de las especies con las que compartimos actualmente el planeta. Si con un ejercicio de la imaginación consideráramos por ejemplo al ornitorrinco o a la ballena azul como organismos extinguidos existentes únicamente en el registro paleontológico, estos nos maravillarían como lo hacen hoy tantos otros fósiles de los que solo conocemos sus restos a los que tratamos de interpretar para entender su paleobiología.**

*La historia de la vida puede muy bien compararse con una película de miles de millones de años que fue registrando las millones de formas de vida de todo tipo que han aparecido, vivido y desaparecido hasta el presente. Según la bondad del registro fósil, el empeño de los paleontólogos y la veleidosa suerte se pueden encontrar fotogramas aislados, muchas veces no muy bien conservados, de esa gigantesca película dispersos por todo el planeta. Sin embargo debemos recordar que solo se ha preservado una fracción mínima, de un solo dígito porcentual, de todos los seres vivos que han existido. Así que solo imaginemos las extrañas criaturas que deben haber vivido y de las que no tenemos, ni tendremos, la más pálida idea.*

La intención del autor es describir suscintamente en este libro a algunos de los animales que personalmente le parecen más extraños o evolutivamente importantes que vivieron en una era tan crucial como fue el Paleozoico. Todo esto con la información más actualizada y confiable disponible. *Así se brindan datos concisos pero esenciales sobre quince géneros animales que parecen particularmente interesantes para el conocimiento del público en general por diversas razones. Estos organismos han sido elegidos en ciertos casos por su apariencia extravagante o surrealista, en otros por su importancia como formas basales de alguno*

*de los grandes clados\* animales hoy existentes. Otros han sido seleccionados por pertenecer a grupos animales poco conocidos por la gente y que a su vez tienen características anatómicas destacables. Finalmente otros animales documentan episodios claves de la evolución mostrando como y cuando, en nuestro propio grupo zoológico, los animales que tenemos una cuerda dorsal o cordados, fuimos adquiriendo algunos de los caracteres anatómicos fundamentales que nos constituyen y debido a eso están en estas páginas.*

En general existe un conocimiento bastante extendido sobre muchos aspectos importantes de la vida de los dinosaurios, reptiles voladores, mamuts, megaterios o tigres dientes de sable pero muchos otros animales, tanto o más sorprendentes, son desconocidos para la mayoría de la gente y acercar una idea de ellos al conocimiento popular es el objetivo fundamental de estas líneas. Esta selección implica también dejar en el tintero a tantísimos animales notables...Pienso en el hermoso pez acantodido silúrico-devónico *Climatius*, con sus espinas y su recubrimiento de brillantes escamas o en el extraño tiburón carbonífero-pérmico *Pleura-canthus* con sus raras aletas y su gran espina dorsal. Pero vivir significa elegir continuamente y creo que los fascinantes animales aquí seleccionados resisten bien la comparación con otros maravillosos productos de la evolución.

Todos estos animales desaparecidos no deben ser vistos como experimentos fallidos, sino como formas exitosas que funcionaron muy bien adaptadas al ambiente en que vivieron hasta que ecosistemas cambiantes, competencia, extinciones o mil eventos más los borraron de la faz de la tierra. *Ellos bailaron la misma danza evolutiva maravillosa, implacable y mortal que sigue representándose hasta nuestros días...por lo menos todo lo que lo permite nuestra disruptiva especie, el a la vez terrible y prodigioso Homo sapiens que con su expansión incontrolada ha alterado profundamente el funcionamiento de los ecosistemas del planeta.*

Afortunadamente los fósiles aquí descritos han llegado hasta nosotros para incrementar nuestro conocimiento sobre el curso de la evolución y también nuestro deleite ante la rareza y belleza de sus planes estructurales.

**Creo también que es importante que el lector joven vea como opera la Ciencia, las contradicciones y controversias que surgen entre los científicos sobre la interpretación de este o aquel rasgo anatómico,**

**sobre la fisiología de algún animal o las discusiones sobre las relaciones ancestrales de determinado grupo...Verán así que se trata de un proceso en construcción permanente que no tiene verdades inalterables o reveladas.**

**También espero que se aprecie el papel fundamental de la Paleontología como una herramienta insustituible en el estudio de la evolución de la vida. En este sentido, nada es tan objetivo y esclarecedor como la anatomía revelada por un fósil.**

Espero que los animales que se muestran en este libro y que tuvieron su momento bajo el sol hace tanto tiempo sean del gusto del lector.

## Glosario

- \* **clado:** grupo de seres vivos que comprende a todos los descendientes de un ancestro común. Es decir es un grupo natural.

# El Paleozoico

Alguien puede preguntarse ¿por qué el Paleozoico? La respuesta es que se trata de una era que se extiende por unos 290 millones de años, durante la cual se produjeron acontecimientos e innovaciones evolutivas de gran relevancia, como la relativamente súbita y gran explosión de vida del Cámbrico -o por lo menos su registro- con la aparición en el archivo fósil de los principales planes corporales animales muchos de los cuales llegan hasta nuestros días. *El Paleozoico (etimológicamente, del griego, "vida antigua") consta de seis períodos geológicos que, desde el más antiguo al más reciente, son el Cámbrico, Ordovícico, Silúrico, Devónico, Carbonífero y Pérmico.*

A comienzos del Cámbrico, hace unos 540 millones de años (Gradstein *et al.*, 2012), la mayoría de las masas continentales e islas adyacentes, de contornos muy diferentes a los actuales y fruto de la fragmentación de un supercontinente anterior, estaban situadas al sur del ecuador aunque se desplazaban en general hacia el norte. A mediados del Paleozoico, hace unos 400 millones de años (**ver paleomapa 3**) o sea a fines del Devónico Temprano, se desarrollaban en el planeta dos masas continentales principales junto con arcos de islas cerca del ecuador rodeadas por el dominante océano ancestral y atravesadas por otras vías marinas menores. Hacia el final del Paleozoico, hace unos 252 millones de años durante el Pérmico Tardío (**ver paleomapa 5**), ya el escenario estaba preparado para una historia que quizás nos es un poco más familiar, con la formación del supercontinente Pangea que después de fragmentarse durante el Mesozoico\* y el Cenozoico\* llevó a la disposición de las masas continentales que hoy conocemos. Pangea se extendía aproximadamente de polo a polo y estaba rodeada por el océano universal (Scotese y Golonka, 1992; Scotese, 2001; Scotese, 2014).

*Hacia mediados del Cámbrico, durante el Drumiano\**, Fang et al. (2020), calculan que la duración del día era solo de unas 21 horas y fracción y la Luna se situaba a una distancia de la Tierra de alrededor de 370.000 kilómetros en contraste con los 384.000 km de la actualidad. Estas diferencias se producen debido a la fricción de las mareas que afectan la rotación terrestre y alejan gradualmente a la Luna de nuestro planeta.

Para el Pérmico Medio (Guadalupiano\*) Huang et al (2020) calculan una distancia entre la Tierra y la Luna de unos 375.000 km. Al terminar el Paleozoico, a fines del Pérmico, un estudio de Wu et al. (2013) sugiere una duración del día de 22 horas.

Aunque estamos hablando de una era que duró centenares de millones de años, los científicos han intentado determinar las condiciones climáticas generales predominantes y han hallado que *junto con períodos de gran calor y humedad con efecto invernadero como durante el Ordovícico y el Silúrico, hubo en el Paleozoico períodos de enfriamiento y aún momentos donde se desarrollaron casquetes de hielo en ambos polos, sobre todo a lo largo del Carbonífero y el Pérmico (Montañez et al, 2011)*. También según los mismos autores los océanos paleozoicos tuvieron numerosos períodos, más de veinte, con baja concentración de oxígeno disuelto en el agua, con el consiguiente impacto en la vida marina.

Siguiendo con nuestro repaso a vuelo de pájaro del Paleozoico nos encontramos con que un episodio fundamental de la historia de la vida sucedió en el Silúrico con la **aparición de las plantas terrestres**. Sobre este tema Dahl y Arens (2020) postulan cinco estadios en la conquista del medio terrestre por estas pioneras y todas se alcanzaron ya en el Paleozoico: *plantas no vasculares, plantas vasculares con tejidos leñosos, plantas con raíces superficiales, vegetación arborescente y perenne con sistemas de raíces complejas y profundas y plantas con semillas*. Estos seres fotosintetizadores formarían con el tiempo el generoso e indispensable sustrato sobre el que luego desarrollarían su vida los animales continentales.

**Esta era fue testigo también de los primeros intentos animales exitosos de asentarse en tierra firme, proeza que estuvo a cargo de los artrópodos probablemente ya desde el Ordovícico.**

En nuestro propio grupo animal o phylum\* llamado Chordata o cordados, ocurrieron transformaciones fundamentales como **la aparición de las mandíbulas** en peces sin ellas relacionados lejanamente con las

actuales lampreas y mixines (Devónico), **el abandono de las aguas** gracias a las transformaciones sufridas por un grupo de peces de aletas lobuladas (Devónico) y el gran invento que nos liberaría de nuestra dependencia del ambiente acuático: **el huevo amniota** (Carbonífero). *Este último nos daría a los vertebrados la capacidad para independizarnos de la reproducción vinculada con los ambientes acuáticos, expandirnos por los continentes y, luego del fin del Paleozoico, dominar el planeta y proyectarnos aún más allá.*

*De las cinco grandes extinciones masivas registradas durante el Fanerozoico (eón\* que se extiende desde el Cámbrico hasta nuestros días), tres sucedieron durante el Paleozoico. Fueron las que ocurrieron entre el Ordovícico-Silúrico, la del Devónico tardío y la catastrófica del Pérmico-Triásico. La primera pudo ser producida por vulcanismo, calentamiento y anoxia (Bond y Grasby, 2020) y la segunda es una extinción compleja para la que se han reconocido al menos dos eventos (Kellwasser y Hangenberg) y para los que se han propuesto diferentes causas entre ellas eventos masivos de vulcanismo (Rakocinski et al, 2020), mientras que para la devastadora masacre que marcó el fin del Paleozoico y el comienzo del Mesozoico una causa que se considera probable son las bien documentadas y ciclópeas erupciones de los Siberian Traps\* que afectaron al ecosistema global (Reichow et al, 2009).*

Como vemos estamos ante un período de tiempo crucial en la historia del planeta y de la vida y sin embargo sus animales y las novedades evolutivas alcanzadas son relativamente poco conocidas por el público en general.

## Glosario

- \* **Cenozoico:** Era geológica que comenzó hace unos 66 millones de años, con la extinción de los dinosaurios no-avianos y otros grupos de organismos, y se extiende hasta la actualidad. Entre los tetrápodos es una época de auge de los mamíferos y de las aves.
- \* **Drumiano:** edad cámbrica del Miaolingiano. Entre 504,5 y 500,5 millones de años.
- \* **eón:** gran período de tiempo geológico que se divide en eras y que normalmente puede durar centenares de millones de años. Son eones el Fanerozoico o el Proterozoico, por ejemplo.
- \* **Guadalupiano:** es una época del período Pérmico que es antecedida por el

Cisuraliano y seguida por el Lopingiano. Toma su nombre de una región al sur de los Estados Unidos. Según la Carta Cronoestratigráfica 2020/03 su duración se extiende entre 273 y 259 millones de años atrás aproximadamente.

- \* **Mesozoico:** era geológica que comenzó hace 252 millones de años y terminó hace 66 millones de años, con la extinción de los dinosaurios no avianos y otros grupos de organismos. Entre los vertebrados es una época de auge de los reptiles y cuando se originan las aves y mamíferos.
- \* **phylum:** rango taxonómico superior a clase. Existen más de treinta phyla animales.
- \* **Siberian Traps:** gran región de Siberia, de varios millones de kilómetros cuadrados, cubierta por una gruesa capa de rocas volcánicas (basaltos) producto de las masivas erupciones que marcaron el fin del Paleozoico con la gran extinción del límite Pérmico-Triásico.

## Productos de la Explosión Cámbrica

Por lo menos ocho de los animales que se describen aquí vivieron en el marco o fueron descendientes tempranos de lo que se llama genéricamente la Gran Explosión Cámbrica y que se extendió desde hace unos 540 hasta hace unos 515 millones de años. Durante este lapso de tiempo se documenta en el registro fósil la aparición aparentemente súbita de la mayoría de los principales clados animales hoy existentes. Algunos científicos piensan que este hecho es algo solo aparente debido a que recién en ese momento muchos organismos habían adquirido partes duras más fácilmente fosilizables o quizás también por las excelentes condiciones de preservación de los yacimientos de esa época donde hoy en día se los encuentra. Sin embargo probablemente una mayoría de los científicos creen que es más razonable pensar que esta relativamente repentina diversificación animal fue un hecho real. Las causas son muy discutidas e incluyen factores ambientales, geológicos y posiblemente biológicos que incluyen el incremento en los niveles de oxígeno oceánico, el aumento global de la temperatura, el perfeccionamiento del carnivorismo, el aumento en la disponibilidad de nutrientes entre muchos otros cambios de alcance planetario. Cualesquiera que hayan sido las causas, esa diversificación inicial produjo algunos de los diseños animales más extraños y fascinantes que se hayan visto.

Algunos de los extravagantes animales aquí examinados fueron registrados por primera vez en los afloramientos de la Formación Burgess Shale\* de Canadá o en yacimientos similares de China, Australia o Groenlandia. Nadie cantó las glorias de Burgess Shale y sus animales como el célebre paleontólogo y biólogo evolutivo Stephen J. Gould que en su libro "La vida maravillosa" escribe *"los invertebrados de Burgess Shale son los fósiles animales más importantes del mundo...Son objetos sagrados...Los saludamos con admiración reverente porque son los Viejos y están tratando de decirnos algo"*. Aunque es opinable que sean los más importantes (puede discutirse mucho al respecto), su categoría de sagrados y la admiración reverente que despiertan son compartidos por todos aquellos que tenemos la fortuna de atisbar los abismos del tiempo geológico y ver el aparentemente interminable desfile de organis-

mos de todo tipo que los estratos rocosos nos han preservado como una gigantesca Biblioteca de Alejandría de la evolución.

El entusiasmo de Gould en particular, no exento de lirismo a pesar de provenir de un académico tan destacado, solo pone de relieve la emoción inevitable que embarga a cualquier persona que se asoma con cierta profundidad al mundo desaparecido de Burgess y sus espectrales criaturas.

Algunos de los organismos mencionados aquí pueden ser incluidos, no sin controversia, en un grupo llamado Lobopodios (Cámbrico-Carbonífero) cuya monofilia\* es discutida. *Este sería un estadio evolutivo que abarcaría los grupos troncales ancestrales de tres clados existentes en la actualidad que son los artrópodos (insectos, crustáceos, etc), onicóforos (gusanos de terciopelo) y los tardígrados (osos de agua) (Ortega-Hernández, 2015). Así podemos mencionar a Hallucigenia, Pambdelurion, Opabinia y Diania.* Su cuerpo era blando, con patas cortas y romas. *Anomalocaris*, el gran predador y *Aegirocassis*, el gran filtrador, son también considerados artrópodos pero probablemente más derivados que la mayoría de los antes mencionados aunque el último es un animal ordovícico. *Wiwaxia* en cambio estaría ubicado en el tronco ancestral del exitoso grupo de los moluscos. *Haikouichthys* es también un producto de la Explosión Cámbrica pero es un cordado que ya había alcanzado una complejidad diferente a otras formas pisciformes coetáneas más basales logrando probablemente desarrollar un estuche protector en la zona cefálica convirtiéndose así en un craneado como nosotros mismos.

Por supuesto en los yacimientos del tipo Burgess Shale y en otros marinos de edades paleozoicas más modernas existía una importante fauna acompañante de los géneros examinados en estas páginas, animales como *esponjas*, *cnidarios (anémonas, medusas)*, *trilobites+*, *anélidos (lombrices y parientes)*, *braquiópodos (invertebrados superficialmente parecidos a bivalvos)*, *moluscos (caracoles, bivalvos, ammonites+, etc)*, *equinodermos (estrellas, erizos, ofiuros, etc) y otros.*

*Aegirocassis*, la hermosa y gran nave animal ordovícica que se ganaba la vida filtrando plancton como lo hacen hoy en día muchos peces, algunas aves y las ballenas misticetas está, estrictamente hablando, fuera de la Explosión Cámbrica *pero es un descendiente temprano de ese momento estelar de la evolución de la vida.* Es un radiodonto, es decir está más cercanamente relacionado con formas como *Anomalocaris*.

La temperatura de la superficie del mar durante la Explosión Cámbrica pudo haber rondado los 30° en latitudes subecuatoriales, un rango perfectamente adecuado para el desarrollo de esta arcaica floración de

vida y comparable a valores registrados actualmente (Wotte et al, 2019).  
Veamos pues la información sobre estos antiguos animales paleozoicos.

## Glosario

- \* **monofilia**: condición compartida por los integrantes de un clado que tienen un ancestro común y poseen una serie de caracteres derivados.
- \* **Burgess Shale**: nombre de una formación geológica canadiense famosa por sus fósiles del Cámbrico que documenta organismos de la llamada "Explosión Cámbrica" muy bien preservados.

# Opabinia



Figura 1. *Opabinia* moviéndose a poca distancia del fondo marino cámbrico en lo que es hoy el oeste de Canadá.  
Ilustración de Julieta Caglianone.

- **E**timología: procede del Paso Opabin, en la Columbia Británica. Opabin significa "rocoso" en el idioma de un pueblo originario de la zona.
- **H**allado en: Canadá
- **E**cosistema: marino
- **E**dad: Cámbrico, Época 2\*, unos 515 millones de años
- **L**ongitud: 7 cm

Solamente gracias a los sedimentos cámbricos marinos de la Formación Burgess Shale de Canadá podemos conocer a *Opabinia regalis*, un pequeño animal perteneciente al grupo troncal de los artrópodos.

Originalmente fue nominado por Walcott, el descubridor de los yacimientos fosilíferos de Burgess Shale, en 1912 pero hubo que esperar hasta la década de los años setenta para una descripción e interpretación detallada de este animal. Proviene del llamado "Estrato de filópodos" (Gabbott *et al.* 2008) con sedimentos originalmente calcáreos de grano muy fino, limolitas\* y lutitas\*, que también preservaron al famoso *Anomalocaris*, por ejemplo.

*Opabinia* es un organismo tan extraño que cuando Harry Whittington presentó su reconstrucción preliminar del animal en una conferencia de la Asociación Paleontológica en Oxford en 1972, la audiencia estalló en una sonora carcajada al ver un animal tan surrealista, lo que sorprendió al expositor que no estaba acostumbrado a que los asistentes a sus disertaciones se divirtieran de esa manera (Briggs, 2015).

Se han descubierto relativamente pocos ejemplares de este bizarro organismo que habitó los mares cámbricos junto con una fauna de muchos otros extraños animales. Su descriptor, Whittington (1975), se basó principalmente en el estudio de diez individuos.

*Opabinia tenía una cabeza poco diferenciada (fig. 1) con 5 ojos grandes, compuestos\* y pedunculados ubicados dorsalmente, dos más grandes y algo retrasados y tres más pequeños ubicados uno entre los dos más grandes y dos en posición más delantera, según la reconstrucción publicada en 1975.* Estos ojos grandes y pedunculados serían un carácter primitivo compartido con anomalocáridos y otras formas pertenecientes al tronco basal principal de los artrópodos (Strausfeld, *et al.*, 2016), actualmente el grupo de animales más grande y diverso del planeta.

*La boca estaba orientada pósteroventralmente y proyectándose desde la cabeza hacia adelante había una proboscis o trompa externamente segmentada, bastante grande y hueca terminada en una especie de*

*pinza a manera de garra con la que se supone que Opabinia capturaba pequeños animales del fondo marino.*

Algunos autores interpretan esta proboscis como el resultado de la fusión del par de apéndices o tentáculos pre-orales presente originalmente en sus ancestros (Yang *et al*, 2015). Whittington considera que, como no se encontraron mandíbulas o estructuras duras en su boca, Opabinia **buscaría su alimento de consistencia blanda en el sedimento mientras nadaba lentamente sobre el fondo marino.** *Detrás de la cabeza, el cuerpo tenía quince segmentos dorsales iguales. De cada uno de los segmentos surgían un par de lóbulos lanceolados que se solapaban con los segmentos más posteriores y estaban orientados lateralmente y hacia abajo. Estos lóbulos habrían sido los principales elementos propulsores del animal. Zhang y Briggs (2007) al igual que Whittington, consideran que las branquias se corresponden con una serie de arrugas paralelas que están situadas en la parte dorso-posterior de los lóbulos laterales.* Se ha recuperado un ejemplar que parecería tener las laminillas branquiales fijadas independientemente a un eje (Bergström, 1986).

La presencia o no de patas en este animal ha llevado a una enconada controversia científica entre Budd y colegas, por la afirmativa, con el apoyo también de Daley (2010) mientras que Zhang y colegas se posicionan por la negativa. Esto es debido a que bajo los lóbulos hay estructuras triangulares dispuestas a lo largo de todo el cuerpo que para Budd (1996) serían lobópodos\* o sea patas. En los extremos de dichas patas el autor cree ver estructuras más duras pertenecientes probablemente a garras para desplazarse por el fondo marino. Daley (2010) considera posible la presencia de patas también junto con una estructura lobada lateral portadora de branquias. Esto es rechazado por Zhang y Briggs (2007) quienes tras un estudio químico concluyeron que lo que Budd había considerado patas tenía la misma composición química que la región intestinal y que por lo tanto esas estructuras triangulares serían extensiones o divertículos del tubo digestivo. Ortega-Hernández *et al.* (2019) consideran que el intestino sería un foco primario de dispersión, durante los estadios iniciales de la descomposición del animal muerto, de microorganismos que colonizaban el tracto digestivo como se ha comprobado que ocurre en la actualidad cuando se experimenta con pequeños crustáceos muertos. Pero estos mismos autores consideran que las estructuras triangulares pareadas que surgen del posible tracto intestinal de *Opabinia* serían, si, patas ventrales cuyas cavidades internas fueron

rellenadas parcialmente con capas microbianas durante los estadios iniciales de la descomposición. La información más reciente referida a este tema proviene de Pates *et al* (2021b) que analizando un nuevo opabínido, proveniente de Utah, consideran que la existencia de patas caminadoras podría haber sido un rasgo presente en esa familia. Como vemos, en la actualidad no hay un consenso al respecto.

*Vannier et al. (2014)* señalan la presencia de once pares de glándulas digestivas en *Opabinia* y estas se pueden ver con bastante claridad en su estudio de los tubos digestivos de los artrópodos ancestrales. En uno de los ejemplares que estudió, Whittington señala la presencia de marcas que indicarían que el tubo digestivo habría tenido forma de "U" lo que es rechazado por Budd (1996); Ortega-Hernández *et al.*(2017) consideran que tenía más bien un contorno en forma de "J".

*Al final del cuerpo surgían tres pares de lóbulos solapados orientados hacia arriba a manera de abanico y hacia afuera y que seguramente tendrían un papel importante durante la natación de Opabinia, quizás manejando el equilibrio y timoneo del animal.* El tronco y la cola recuerdan un poco a los de *Anomalocaris*

*Opabinia* sería una forma basal dentro del tronco principal de los artrópodos (Bergström y Xian-Guang, 2003; Ortega Hernández, 2016; Pates *et al.* 2021a) y relacionado más lejanamente, como una forma ancestral del tipo "lobopodio branquiado", con el famoso predador *Anomalocaris*.

El género *Opabinia* tiene una sola especie: *regalis*. Muy recientemente Pates *et al.* (2021b) dieron a conocer un organismo fósil tan cercanamente relacionado con *Opabinia* que crearon la familia Opabiniidae para agrupar a las dos formas. Este invertebrado proviene de la parte superior de la Formación Wheeler (Miaolingiano\* - Drumiano) de Utah, Estados Unidos. Aunque el nuevo animal ha sido formalmente descrito, no se le ha impuesto todavía nombre genérico y específico. Realmente es un opabínido muy parecido a nuestro extravagante animalito con trompa. Los mismos autores consideran que la evidencia fósil sugiere que los opabínidos tenían herramientas limitadas para adaptarse a diferentes nichos ecológicos teniendo en cuenta su similar forma de vida, tamaño corporal, etc.

Examinando a *Opabinia* y su delicada estructura, como la de otros organismos que veremos, surge una pregunta ¿cómo pudo preservarse este frágil animal que vivió hace más de cinco millones de siglos? *Por lo que sabemos* (Piper, 1972, Conway Morris 1989, Gaines *et al.*, 2012) los se-

*dimentos que cubrieron a los animales de Burgess Shale se depositaron en aguas profundas cercanas a un gran arrecife y a un enorme y empinado acantilado o ladera llamado Acantilado Catedral. Una serie de episodios de deslizamientos y avalanchas sepultaron periódicamente a los animales que allí vivían. La fosilización en sí de Opabinia y miles de otros organismos sucedió según Gaines et al. (2012), por la temprana inhibición de la actividad microbiana debido a la ausencia de oxígeno. Las bajas concentraciones de sulfatos en el océano altamente alcalino de esa época y las condiciones del fondo marino con baja cantidad de oxígeno donde se depositaban los cadáveres reducían la oxidación. Los sedimentos eran de grano fino y fueron sellados tempranamente por la penetración de carbonatos. Con todo esto la degradación de los tejidos blandos fue limitada y el sedimento de grano fino hizo el resto.*

La contemplación de las reconstrucciones en vida de *Opabinia* creo que dejan en el observador una sensación de perplejidad y pasmo...¡Que aspecto tan extraordinario! Sobre todo ese puñado de ojos que a uno le recuerdan inmediatamente a la aglomeración frontal de ojos de los arác-



Mapa 1. Procedencia de *Opabinia*. Fuente: Planisferio de Free Vector Maps.com

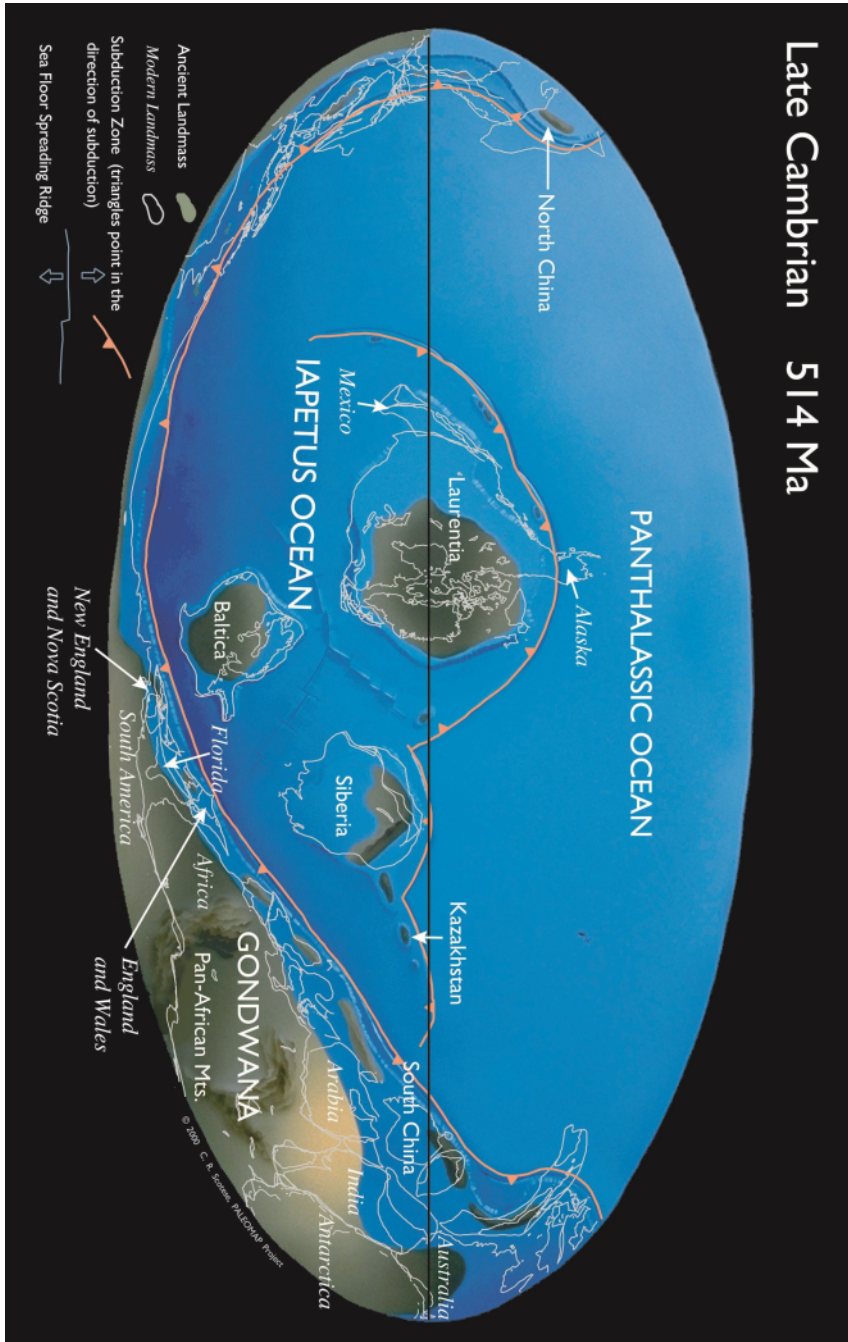
nidos pero claro, con otra morfología y disposición. ¡Y esa proboscis! Con ese extremo prensor...¿dónde podríamos encontrar algo equivalente en el registro fósil? Entre los animales actuales seguramente pensaríamos en insectos con estructuras como las espiritrompas y, por supuesto, en los elefantes. Pero su magnitud, estructura y función es distinta en los primeros y en los segundos, aunque constituyen una verdadera maravilla anatómica, su construcción es muy distinta y tienen un funcionamiento poco comparable. Si a eso le sumamos los ojos y la construcción corporal posterior a la cabeza, claramente *Opabinia* es única.

**Este invertebrado cámbrico fue un diseño seleccionado por su aptitud para sobrevivir y prosperar por el ciego mecanismo de la evolución y funcionó eficazmente mucho tiempo...hasta que le llegó a su vez el turno de desaparecer para que su nicho ecológico fuera ocupado por otra u otras especies.**

El descubrimiento de *Opabinia* ha sido considerado como uno de los más extraordinarios acontecimientos en la historia de la Ciencia.

## Glosario

- \* **compuesto (ojo):** ojo presente típicamente en artrópodos. Está constituido por miles de facetas u omatidios que están orientadas en direcciones ligeramente diferentes.
- \* **Época 2:** es una época del Cámbrico que no tiene nombre oficial. Como serie está ubicada sobre el Terreneuviano y bajo el Miaolingiano. Corresponde al Cámbrico temprano y su duración se extiende, según la Carta Cronoestratigráfica 2020/03, entre 521 y 509 millones de años atrás, aproximadamente.
- \* **limolita:** roca sedimentaria detrítica. Está constituida mayormente por partículas de tamaños definidos como granos de 1/16 a 1/256 mm.
- \* **lobópodo:** panartrópodos usualmente de cuerpo blando con patas robustas. También referido a patas gruesas en general con garras.
- \* **lutita:** roca sedimentaria detrítica. Está constituida por grano fino y una contribución mayor de partículas de tamaños menores a 1/16 mm.
- \* **Miaolingiano:** es una época del período Cámbrico que es precedido por la innominada Época 2 y seguida por el Furongiano. Toma su nombre de una cadena montañosa de China. Según la Carta Cronoestratigráfica 2020/03 su duración se extiende entre 509 y 497 millones de años atrás aproximadamente.



Paleomapa 1. El planeta durante el Cámbrico Tardío, aproximadamente en la época en que vivieron *Opabinia*, *Pambdelurion*, *Hallucigenia*, *Diania*, *Anomalocaris* y *Wiwaxia*. Reconstrucción paleogeográfica del Dr. Christopher Scotese (2001). Publicada con la expresa autorización del autor.



Foto 1. Yacimiento Walcott de Burgess Shale mostrando el miembro Walcott Quarry Shale. Parque Nacional Yoho, Columbia Británica, Canadá. Es preservado como un sitio del patrimonio mundial por la UNESCO. Fuente: Mark A. Wilson (Wilson44691) (Department of Geology, The College of Wooster).

# Pambdelurion



Figura 2. *Pambdelurion whittingtoni* en el océano cámbrico Panthalassa, rodeado de anémonas, equinodermos, y trilobites. Ilustración de Julieta Caglianone.

- **E**timología: del griego, abominable, repugnante
- **H**allado en: Groenlandia
- **E**cosistema: marino
- **E**dad: Cámbrico, Época 2, alrededor de 518 millones de años
- **L**ongitud: unos 55 cm

Este invertebrado proviene de rocas silíceas de la Formación Buen de Peary Land, Groenlandia del norte, e integra lo que se conoce como la fauna de Sirius Passet. Este artrópodo ancestral sería un lobopodio branquiado perteneciente a un clado llamado Xenusia (Dzik y Krumbiegel, 1989) por la presencia de tres características diagnósticas: lobópodos, boca terminal o subterminal y ausencia de articulaciones. Sería un xenusio con tagmosis\* avanzada por tener los apéndices de la cabeza modificados y ramificados y la proboscis reducida a un cono bucal ubicado ántero-ventralmente (Gámez Vintaned *et al*, 2011).

Se han encontrado más de trescientos ejemplares así que se lo conoce relativamente bien. *Se caracteriza (fig. 2) por una cabeza pequeña y poco definida, ausencia de ojos, una boca ventral que parece haber sido muy móvil rodeada por placas esclerotizadas en forma de cuña y con dentículos en su borde más interno, flanqueada lateralmente por un par de apéndices anillados, no esclerotizados\* y flexibles, cada uno armado con gruesas espinas dispuestas de a pares. Cada uno de estos apéndices termina en cuatro espinas mucho más grandes (Budd, 1997).* En la reconstrucción de la cabeza de este invertebrado, de Vinther *et al* (2016), se señala que *su borde anterior es redondeado y despliega un par de conjuntos de tres estructuras similares a espinas*. Los mismos autores consideran que desde el punto de vista funcional la boca de este animal actuaba como la faringe reversible de algunos invertebrados marinos actuales (priapúlidos y anélidos). *El tronco parece estar marcado por arrugas transversales sin una segmentación clara. Más atrás el cuerpo muestra once pares de lóbulos, como paletas móviles, que distalmente muestran arrugas longitudinales. Las branquias estarían asociadas con los lóbulos natatorios. El animal se desplazaba sobre once pares de patas que presentan hasta cincuenta marcas anulares o anillos. No está claro que haya estado presente un abanico caudal o estructura similar en Pambdelurion.*

Se han preservado en sílice caracteres internos muy detallados de este organismo *incluyendo la presencia de una faringe bulbosa que ocupa*

una gran parte de la cabeza y, hacia la mitad del tubo digestivo, de divertículos intestinales pares en forma de riñón y dispuestos a lo largo del eje mayor del cuerpo constituídos por laminitas submilimétricas (Budd, 1998). Estos divertículos intestinales, hasta seis pares según Vanier et al. (2014), están fosilizados en fosfato de calcio. Las estructuras anatómicas de *Pambdelurion* que han sido especial objeto de variados y profundos estudios son los músculos que se han conservado silicificados en tres dimensiones con exquisito detalle. Esto incluye la estructura más íntima hasta el nivel de las fibras musculares más finas. Así se observan músculos circulares periféricos, musculatura longitudinal estriada y fibras diagonalmente orientadas. Budd distingue cuatro tipos de musculatura: la que rodea al grueso intestino, musculatura externa de los miembros, músculos de la pared corporal (que tiene una forma general de cigarro) y musculatura extensa del tronco. Su estudio mostraría que la disposición muscular de este xenusio es extremadamente inusual y compleja. Young y Vinther (2017), sin embargo ven cercanas similitudes con los actuales onicóforos o gusanos de terciopelo que también están integrados en el gran grupo de los artrópodos. *Pambdelurion* sería el primer animal de gran tamaño en la historia del grupo troncal de los artrópodos y en los cladogramas\* aparece en una posición algo más basal que *Opabinia* y algo más derivada que su coterráneo y coetáneo, también lobópodo branquiado, *Kerygmachela kierkegaardi* (Ortega-Hernández y Budd, 2016; Daley et al, 2018).

El estado de preservación de los ejemplares de este xenusio indicaría una mineralización temprana después de la muerte de los individuos probablemente potenciada por las bacterias que estaban dentro del tubo digestivo las que habrían jugado un papel importante en el proceso (Peel, 2017). La relativamente pobre preservación de los rasgos externos de *Pambdelurion* en comparación con otros animales de la Fauna de Sirius Passet y la alta frecuencia con que se encuentran ejemplares con la musculatura expuesta revelaría, para Young y Vinther, que poseía una cutícula externa débilmente esclerotizada. Estos autores mencionan que en el animal viviente probablemente más cercano filogenéticamente a nuestro xenusio, los onicóforos o gusanos de terciopelo, los músculos de la pared del cuerpo son los primeros en descomponerse tras la muerte del animal desapareciendo en solo ocho días, mientras que la cutícula externa puede tardar hasta doscientos días en desaparecer.

*Pambdelurion* habría tenido un **estilo de vida bentónico** movilizándose sobre el fondo marino en busca de pequeñas presas y usando los

once pares de lóbulos para respirar. Como estos lóbulos no tienen musculatura es posible que las patas hayan sido utilizadas para natación también. La función raptora de los apéndices frontales no habría estado muy desarrollada por su escaso o nulo registro muscular (en contraste con predadores como *Anomalocaris*) por lo que podrían haber sido débilmente raptores y tener una función sensorial también, quizás quimio-sensitiva, sobre todo las espinas más alargadas (Ortega-Hernández y Budd, 2016; Young y Vinther, 2017).

Liu *et al.* (2008) sin embargo consideran que la presencia de los apéndices frontales con largas espinas y el tipo de boca indican que los pambdeluriones eran cazadores también. En posible apoyo de este punto de vista Vannier *et al.* (2014) señalan en un ejemplar de *Pambdelurion* la presencia en la parte posterior de su tubo digestivo de posibles fragmentos sin digerir de artrópodos aunque esto también podría deberse a la actividad carroñera del animal. Estos últimos autores consideran también a este xenusio como uno de los posibles primeros macrodepredadores de la historia animal.

*Pambdelurion* tiene una sola especie: *whittingtoni*.

## Glosario

- \* **cladograma:** diagrama que muestra las posibles relaciones de parentesco entre un grupo de organismos.
- \* **esclerotizado:** rigidez incrementada de la cutícula en artrópodos debido a la presencia de quitina y determinadas proteínas.
- \* **tagmosis:** conjunto de varios segmentos que forman una unidad morfofuncional. Cabeza, tórax o abdomen de un insecto, por ejemplo.



Mapa 2. Procedencia de *Pambdelurion*.  
Fuente: Planisferio de Free Vector Maps.com

# Hallucigenia



Figura 3. *Hallucigenia* caminando por el fondo marino cámbrico.  
Ilustración de Julieta Caglianone.

- **E**timología: su nombre deriva, según Conway Morris (1977), del aspecto bizarro, alucinante, onírico, de su cuerpo.
- **E**dad: Cámbrico, Terreneuviano\* y Época 2, entre 530 y 515 millones de años.
- **H**allado en: Canadá, China (quizás en el Ordovícico Inferior de Marruecos también).
- **E**cosistema: marino.
- **L**ongitud: 2-4 cm.

Hasta el momento han sido descritas tres especies de *Hallucigenia*:

*H. sparsa*

*H. fortis*

*H. hongmeia*

El cuerpo de este habitante de los mares cámbricos, que proviene de los estratos de la Formación Burgess Shale y equivalentes, parece diseñado por un pintor surrealista (fig. 3).

*El animal tenía unos 4 cm de longitud con el cuerpo tubular, no segmentado y poseyendo siete pares de largas espinas dorsales, duras y orientadas hacia adelante y ocho pares de patas como lóbulos delgados.*

*Cada pata terminaba en un par de garras algo curvadas. Los dos extremos del tubo corporal sobresalen más allá de la zona con patas. Conway Morris (1977) señala la presencia, cerca de uno de los extremos del tubo -la cefálica- de tentáculos, los más alargados de los cuales terminan en estructuras que servirían para manipular pequeñas partículas alimenticias o que funcionaban como estructuras sensitivas. Hasta ahora se ha registrado la presencia de un par de tentáculos en un par de especies de *Hallucigenia*. Cubriendo el cuerpo habría estado presente en todas las especies una cutícula rugosa con papilas diminutas (McCall, 2019). El mismo autor menciona que los apéndices anteriores están finamente cubiertos por minúsculos vellos en todas las especies lo que probablemente serviría también para filtrar partículas alimenticias del plancton circundante. Lo capturado por estas estructuras vellosas sería luego procesado por las piezas duras de la boca.*

*La boca estaba ubicada anteriormente en la cabeza, pobremente diferenciada, y es seguida por un tubo digestivo recto. Algunos investigadores consideran que por lo menos algunos de estos animales poseían pequeños ojos simples o manchas oculares redondeadas ubicadas en la mitad anterior de la cabeza y una estructura circular de dientes farín-*

*geos dentro de la boca.* Este sería el caso de *Hallucigenia sparsa* (Smith y Caron, 2015).

*Esos ojos simples serían copas pigmentarias con lo que parecen ser tres lentes en cada ojo.* Su visión podría haber sido comparable a la que tienen hoy en día los onicóforos, *distinguiendo el día de la noche y sombras ubicadas sobre él pero sin la capacidad de formar imágenes* (Chen y Zou, 1997; McCall, 2019). **Serían un estadio de desarrollo temprano en la evolución del sistema ancestral visual del gran grupo de los artrópodos** (Ma *et al*, 2012).

*Hallucigenia hongmeia* de China tiene uno de los extremos corporales engrosado y redondeado y eso es considerado la cabeza (Steiner *et al*, 2012). Según Caron y Aria (2017) la cabeza en los halucigénidos puede ser pequeña y ovoide o bien grande y bulbosa seguida por un corto "cuello" del que emergen dos estructuras tentaculares flexibles que son más delgadas que los lobópodos o patas. El cuerpo es largo y angosto estando apoyado en siete u ocho pares de miembros ventrales. A la altura de cada pata, dorsalmente, hay una gran espina cónica. Estas espinas tenían una decoración propia, escamosa, a veces reticulada y su tamaño varía según la especie de *Hallucigenia* que se trate. Son siete pares de espinas o escleritos dorsales que servían probablemente como protección para el animal y aún como ayuda para la captura activa de sus presas (Liu *et al*, 2008). Otros científicos piensan que estas estructuras dorsales, que a veces son huecas, podían servir para la fijación muscular (Chen *et al*, 1989).

*Dentro de las patas mismas pueden verse a veces manchas oscuras o "canales centrales" que según Murdock et al. (2014) han sido interpretados según los diversos autores como divertículos alimentarios, vasos sanguíneos, parte de la musculatura de las patas, partes de un sistema hidrostático o incluso parte del sistema nervioso...* Al respecto Murdock y colegas consideran que antes de darle un significado anatómico preciso a esas manchas habría que descartar inequívocamente que no se trata simplemente del natural proceso de descomposición y encogimiento de las patas luego de la muerte.

*Posteriormente la cola es indiferenciada, tubuliforme y algo girada dorsalmente en su extremo.* Es interesante saber que Conway Morris originalmente orientó al animal al revés (lo que no sería ningún pecado teniendo en cuenta lo extraño de su diseño) con las espinas ubicadas ventralmente y apoyándose contra el sustrato, y solo recientes descubrimientos en China han permitido comprender la verdadera anatomía de

*Hallucigenia*. Una especie china tiene garras duras especialmente desarrolladas por lo que los investigadores piensan que el animal se desplazaba por el fondo marino o bien trepaba sobre otros organismos (Steiner *et al.*, 2012). *El análisis de las garras de Hallucigenia sparsa, del Cámbrico de Burgess Shale muestra, para Smith y Ortega Hernández (2014), que son muy similares a las garras de un gusano de terciopelo actual por lo que podrían ser estructuras homólogas\**. **Tanto las espinas o escleritos como las garras muestran signos de muda o ecdisis, un proceso de renovación y crecimiento presente hoy en varios clados de animales como el de los artrópodos, grupo que incluye a onicóforos, insectos, crustáceos, arácnidos, etc.** (Yang *et al.*, 2019). Gracias a algunos ejemplares muy bien preservados se puede observar *un tubo digestivo visible tenuemente junto con lo que parecerían ser glándulas digestivas ubicadas regularmente a cada lado y que terminaría en un ano posterior*.

Algunos indicios apuntan a la posibilidad de que *Hallucigenia* pudiera ser ocasionalmente un carroñero. Hilton (2014) señala al respecto que hay registros de dieciocho halucigenias asociadas con una gran masa orgánica como si estos animales se hubieran congregado para aprovechar los restos de un cadáver depositado en el fondo del mar.

Nuestro alucinante animalito sería un panartrópodo\* lobópodo, clado que está relacionado con formas que viven en la actualidad como los onicóforos o gusanos de terciopelo (Steiner *et al.*, 2012) con los que tendría una relación ancestral (Smith y Ortega Hernández, 2014) y con los ositos de agua (tardígrados). Sin embargo el aspecto de estos animales actuales no es ni de lejos tan psicodélico, tan surrealista como el de su lejano pariente del Cámbrico.

En 2018 Siveter *et al.* describieron una nueva especie de lobópodo llamado *Thanahita distos* proveniente de la parte superior de la Serie Wenlock, alrededor de 430 millones de años, del Silúrico de Gran Bretaña, en Herefordshire. En los análisis filogenéticos este nuevo animalito (3 cm), aparece consistentemente como el grupo hermano\* (o sea una forma estrechamente relacionada) de las tres especies de halucigenias conocidas y por eso los autores redefinieron la familia Hallucigenidae que incluye a *Tanahita* y sus parientes cámbricos. Así, el linaje más inmediato de *Hallucigenia* llegó a ver los tiempos silúricos. Por supuesto formas relacionadas en un sentido más amplio, como los gusanos de terciopelo, llegan hasta nuestros días.

## Glosario

- \* **grupos hermanos:** dos especies o clados que son los parientes más cercanos uno de otro en un estudio filogenético.
- \* **homólogo:** rasgo o estructura presente en diferentes organismos que deriva de la existencia de un ancestro común.
- \* **Panartrópodos:** gran agrupación animal que incluye a los actuales tardígrados (ositos de agua), onicóforos (gusanos de terciopelo) y a los artrópodos propiamente dichos, trilobites (extinguidos), dinocáridos (*Anomalocaris*, *Aegirocassis*, *Opabinia* y *Pambdelurion* entre otros, todos extinguidos), quelicerados (arañas y escorpiones), miriápodos (cienpiés y milpiés), crustáceos e insectos.
- \* **Terreneuviano:** es la época más antigua del período Cámbrico que es seguida por la Época 2. Toma su nombre de una región del Canadá. Según la Carta Cronoestratigráfica 2020/03 su duración se extiende entre 541 y 521 millones de años atrás, aproximadamente.



Copyright © Free Vector Maps.com

Mapa 3. Procedencia de *Hallucigenia*. Planisferio de Free Vector Maps.com

# Diania



Figura 4. *Diania cactiformis* en el fondo marino cámbrico de Haikou. Se observan también otros integrantes de esa fauna como esponjas y medusas. Ilustración de Julieta Caglianone.

- **E**timología: del chino Dian en referencia al antiguo Reino Dian, en la provincia de Yunnan donde fue realizado el hallazgo.
- **H**allado en: China
- **E**cosistema: marino
- **E**dad: Cámbrico, Época 2, alrededor de 518 millones de años
- **L**ongitud: 6 cm

Hasta ahora ha sido reconocida una sola especie, *Diania cactiformis*.

Este animal proviene de la Formación Yu'anshan en Haikou, provincia de Yunnan, en China sudoccidental e integra la famosa fauna de Chengjiang. Las rocas portadoras son lutitas y limolitas que han brindado muchos otros invertebrados importantes y que integran también lo que se conocen como los fósiles de Chengjiang Lagerstätte\*, con una calidad excepcional.

*Diania*, según sus autores originales Liu et al (2011) es un lobópodo "acorazado" con diez pares de miembros, matizando que Ou y Mayer (2018) que dieron a conocer nuevos materiales de este invertebrado lo consideran esencialmente un animal de cuerpo blando sin exoesqueleto.

La cabeza, el tronco y los miembros tienen espinas (fig. 4). El tronco es relativamente delgado en comparación con las patas y muestra nueve segmentos anillados que llevan tubérculos espinosos (por los que se ha ganado el sobrenombre de "cactus caminante"). Cada segmento posee un par de apéndices espinosos robustos y probablemente esclerotizados y el más anterior es más alargado, formando una proboscis algo rugosa. Dorsalmente existen estructuras discoidales duras ubicadas en el medio de cada segmento troncal, un disco por cada par de apéndices. En los discos se observa, según Liu y colegas (2011), una serie de finas líneas filamentosas que ellos interpretan como marcas dejadas por el tejido muscular asociado con el área de fijación de los miembros. En el extremo anterior se diferencia la cabeza como una especie de casco que parece haber sido móvil y portaba espinas laterales. La boca parece haber sido terminal. En la base de la cabeza parece haber habido un par de proyecciones tentaculares cortas, sin espinas, más delgadas que los lobópodos que quizás hayan sido sensoriales y probablemente flexibles.

Las porciones del cuerpo entre los miembros tienen hileras de espinas dispuestas transversalmente. La región posterior del cuerpo se estrecha ligeramente y tiene una protrusión o protuberancia. Los gruesos miembros espinosos parecen haber tenido cerca en su sector proximal

*marcas anulares (unas 5) y hay evidencias que sugieren que pudieron haber tenido en su interior ciegos intestinales. No parecen haber existido verdaderas garras en las patas. Los autores notaron que el ángulo entre los miembros y el tronco varía desde la región frontal hacia la parte posterior. Para ellos esto implicaría que ambas regiones pueden haber tenido una función distinta. Los anteriores están orientados más ventralmente con lo que podrían haber servido para agarrar y alimentarse del sustrato mientras que los posteriores, que están más lateralmente orientados, habrían servido para la locomoción.*

La densa cubierta espinosa de *Diania* debe haber sido su primera línea de defensa contra sus predadores.

Algunos autores no observan claras articulaciones en *Diania* así que consideran que filogenéticamente no estaba muy "artropodizada" como sucede con otras formas. Sin embargo Liu *et al.* (2011) consideran que por sus miembros este animal estaría cerca de la condición artropodiana y su análisis filogenético lo muestra así. Para ellos *Diania* tiene los miembros más robustos y de tipo artropodiano hallados en cualquier otro lobópodo hasta el presente. Interpretan que durante la evolución, la artropodización (esclerotización\* de los miembros) habría sido anterior a la artrodización (esclerotización del cuerpo). Liu y sus colegas consideran a *Diania* como el grupo hermano de Arthropoda. Sin embargo otros científicos consideran que *Diania* no tenía miembros artropodizados (Ou y Mayer, 2018 por ejemplo). (Edgecombe y Legg, 2014) obtuvieron también análisis filogenéticos muy diferentes al de Liu y colegas, y no consideran a este animal tan estrechamente relacionado con los artrópodos. Ma *et al.* (2014) analizaron la información disponible sobre *Diania* usando nuevo material aparecido más recientemente y son enfáticos al ubicar a este invertebrado como mucho más alejado de ese clado, lo que indicaría que la morfología de los miembros no es informativa sobre la cercanía con la gran agrupación de los animales con patas articuladas y exoesqueleto quitinoso que son el phylum más numeroso en la actualidad.

*Diania podría también estar cercanamente relacionada con Hallucigenia.* Quizás entonces una forma más comprensible, menos precisa, pero igualmente acorde con lo que sabemos hasta ahora sobre *Diania* es considerarla simplemente como un probable integrante ancestral del gran clado Panartropoda que actualmente incluye a los ositos de agua, los gusanos de terciopelo y los artrópodos *sensu stricto* (en conjunto alrededor del 80% de los animales vivientes).

*Diania cactiformis* **habría sido probablemente una especie epifaunal\* caminadora**. Liu (2011) considera que como no se han encontrado partes duras o mandíbulas en *Diania* y tiene una proboscis, solo existirían dos posibilidades: *puede haberse alimentado cribando sedimentos y succionando pequeños organismos mientras caminaba en el barro o quizás capturaba presas más grandes ayudándose con sus patas espinosas*.

Como curiosidad, Ou y Mayer mencionan un par de ejemplares de *Diania* ubicados uno sobre el otro y lo consideran o una coincidencia o la evidencia de un rápido enterramiento durante la copulación que se conservó, para así decirlo, para la eternidad.

Poco más se sabe sobre este animal producto de la Explosión Cámbrica, lo que no sorprende teniendo en cuenta lo reciente de su descubrimiento, lo restringido de su ámbito paleobiogeográfico conocido hasta ahora y el relativamente escaso número de ejemplares recuperados de los yacimientos.

## Glosario

- \* **esclerotización:** proceso por el que determinados tejidos se vuelven crecientemente rígidos y duros.
- \* **epifaunal:** referente a organismos que viven sobre los sedimentos depositados en el fondo de cuerpos de agua dulce o del océano.
- \* **Lagerstätte:** rocas sedimentarias que conservan restos fósiles preservados de una calidad excepcional. Literalmente, "lugar de depósito" en alemán.



Mapa 4. Procedencia de *Diania*. Planisferio de Free Vector Maps.com



Foto 2. Afloramientos de Maotianshan Shale, lugar del descubrimiento de la Biota de Chengjiang, que ahora es preservado como sitio del patrimonio mundial por la UNESCO.

Fuente: Martín Smith, CC BY-SA 4.0, <https://commons.wikimedia.org/w/index.php?curid=42916110>

# Anomalocaris



Figura 5. *Anomalocaris* patrullando el fondo marino cámbrico en busca de presas.  
Ilustración de Julieta Caglianone.

- **E**timología: del griego, “cangrejo anómalo”
- **H**allado en: Canadá, Groenlandia, Estados Unidos, China y Australia.
- **E**cosistema: marino
- **E**dad: Cámbrico, Terreneuviano y Época 2, entre 525 y 515 millones de años
- **L**ongitud: 50 cm-1 m

Este verdadero gigante de los mares del Paleozoico temprano, *Anomalocaris*, es considerado el predador más grande de todo el Cámbrico y vivió en un momento del desarrollo de la vida animal en que la mayoría de estos organismos no pasaban de unos pocos centímetros de longitud y muchos eran formas blandas, no acorazadas.

Inicialmente, la comprensión de los paleontólogos de que estaban tratando con un gran predador cámbrico, vino en cuotas: pedazos aislados de *Anomalocaris* fueron interpretados como pertenecientes a varios tipos de artrópodos e incluso a medusas... ya que la boca fue considerada originalmente una medusa (Hagadorn, 2002), los brazos, grandes camarones y el cuerpo como una parte integrante del cuerpo de una esponja. Luego se descubrieron ejemplares más completos en los afloramientos de Burgess Shale (Canadá), Chengjiang (China) y Emu Bay Shale (Australia) por ejemplo, que permitieron tener una idea más clara de la anatomía de este emblemático invertebrado.

*La estructura de Anomalocaris (fig. 5) recuerda desde cierta distancia a algún tipo de crustáceo pero desde cerca su apariencia es distinta a la de cualquier crustáceo que podamos conocer actualmente. La cabeza, que estaba bien definida, era redondeada y tiene ventralmente una boca ventral de contorno circular con tres grandes placas espinosas y otras medianas, pequeñas y afiladas con la que habría atacado a trilobites y otras presas de caparazón duro. Esa boca rodeada por placas define al grupo de los Radiodonta (Collins, 1996) que incluye a otras formas que estarían emparentadas con Anomalocaris como Hurdia o Laggania.*

*Además existen dos grandes tentáculos o brazos articulados proyectados frontalmente desde la cabeza que tienen agudas y afiladas extensiones, como púas en cada segmento, con la función de agarrar y trozar las presas que capturaba. Según Ortega-Hernández (2014) este clado muestra las primeras señales de artropodización de los miembros y artrodización (esclerotización y articulación del exoesqueleto) corporal debido a los apéndices frontales espinosos y la presencia de escleritos\**

aislados en el sector dorsal y lateral de la cabeza.

Daley y Bergström (2012) en su estudio de la boca de *Anomalocaris* mencionan que esta tiene una morfología funcional que sugiere que *fue la succión más que la mordida lo que usaba para la ingestión de alimento*. Estos autores consideran a este invertebrado cámbrico como **un generalista\* que ocupaba distintos nichos ecológicos, desde la emboscada durante el desplazamiento pelágico\* hasta el carroñeo al explorar en busca de comida los sedimentos del fondo marino**.

*De la cabeza surgen látero-dorsalmente un par de ojos compuestos pedunculados y por lo tanto bastante móviles aunque en general los pedúnculos son relativamente cortos*. Los ojos de *Anomalocaris* han merecido muchos estudios por tratarse de estructuras visuales complejas y antiguas. *Paterson et al. (2011), estudiaron originalmente restos de Anomalocaris presentes en una localidad del sur de Australia y pudieron estudiar sus ojos compuestos -en forma de pera, de hasta 4 centímetros y con muchas facetas como los de una mosca o una mariposa actual- y concluyeron que sus facetas (hexagonales) superaban las 16.000 (dieciseis mil) por ojo. Más recientemente Paterson et al. (2020) reportaron que en cada ojo de A. canadensis, posible cazador de grandes presas a plena luz del día, había 24.000 (veinticuatro mil) facetas, mientras su congénere A. briggsi, adaptado a condiciones de luz más tenues y posible planctófago, los ojos tenían unas 13.000 facetas, poseían un sector ligeramente protuberante y no habrían sido pedunculados*. En el primer caso, estos sistemas visuales le proporcionarían a nuestra criatura cámbrica una aguda visión que lo hacía un cazador eficaz y dinámico ubicado en el tope máximo de los predadores de hace más de quinientos millones de años. Strausfeld et al. (2016) señalan que hay por lo menos tres grupos actuales de artrópodos que son voraces predadores también y que tienen ojos de similar tamaño: **los camarones mantis o pistola (uno de los animales más extraordinarios que existen en la actualidad), los caballitos del diablo y un grupo especial de moscas llamadas ladronas o asesinas**. Para estos autores, la clase de grandes ojos compuestos montados sobre pedúnculos existentes en radiodontos (como los anomalocáridos) deberían ser considerados primitivos para el linaje principal de los artrópodos. Paterson y colegas consideran que la presencia de este tipo de voraz predador, tan capacitado visualmente, en el Cámbrico ayudó a acelerar una "carrera armamentística", armas ofensivas-medidas defensivas, entre los animales de los

mares de aquella remota época. Esto habría tenido un impacto evolutivo muy grande.

*Entre los ojos de Anomalocaris, dorsalmente, puede haber una especie de parche redondeado o caparazón que recuerda a un solideo sacerdotal.*

*Más atrás de la cabeza existe una hilera de lóbulos móviles y algo solapados a lo largo de cada lado del cuerpo, teniendo los tres o cuatro pares anteriores un tamaño reducido. El número de lóbulos varía pero puede llegar hasta 13 pares y en A. canadensis se documenta que los lóbulos tienen finas estriaciones ornamentando sus bordes anteriores. Para Daley et al. (2013) estas estriaciones son compatibles con elementos de refuerzo estructural de cada uno de los lóbulos. Además existen tres pares de pequeños lóbulos cefálicos en esa forma canadiense. Los lóbulos generaban la propulsión que permitía la natación del animal. En la cola, una serie de lóbulos alargados y orientados latero-dorsalmente probablemente ayudaban a fijar la dirección de marcha como una especie de timón. En A. saron también se ha descrito una furca caudal. También en esa especie se describieron conjuntos de setas como cerdas asociadas con cada lóbulo natatorio (Daley y Edgecombe, 2014) aunque algunos investigadores consideran esas posibles setas como branquias. Esas setas a veces están plegadas lo que revela su consistencia flexible en vida. En ejemplares de anomalocaris de Australia se puede ver que estas setas o sedas\* forman una maraña de hilos altamente texturados y a veces delgadas láminas. Una línea oscura que corre a lo largo del cuerpo y que se angosta distalmente es interpretada como perteneciente al intestino (Briggs y Robinson, 1984). En A. canadensis fueron identificados distintos sectores del tubo digestivo asociados con glándulas pares. Así Vannier et al. (2014) señalan en A. canadensis la presencia de probablemente seis pares de glándulas digestivas. También se registran en esta forma canadiense manojos o haces musculares que posiblemente apoyaban el movimiento natatorio de los lóbulos corporales. El abanico caudal en esta especie tiene los tres pares de hojas laterales y también una hoja o lámina central.*

Usami (2006), efectuó simulaciones computarizadas con *Anomalocaris* y logró resultados que sugieren que los lóbulos laterales algo solapados hacían más eficiente el desplazamiento nadando libremente. También interpreta que al moverse esos mismos lóbulos habrían hecho moverse al animal de una manera que recordaría al movimiento generado por las aletas pectorales de la manta raya actual.

Nedin (1999) menciona evidencias de que *Anomalocaris* podía flexio-

nar a trilobites de caparazón duro durante la predación mediante el uso de sus apéndices frontales. Los trilobites capturados habrían sido introducidos en la boca donde habrían sido flexionados repetidamente hasta lograr romper el exoesqueleto. Se han encontrado trilobites con marcas de heridas curadas y compatibles con una boca como la de *Anomalocaris*. Al respecto Bicknell y Holland (2020) detallan el hallazgo de diferentes ejemplares del trilobite *Ogygopsis klotzi* del Cámbrico depositados en el Royal Tyrrel Museum de Alberta, Canadá con heridas infligidas probablemente por *Anomalocaris*. Por lo menos en siete casos se documentan mordeduras en forma de "U", de "V" y de "W", alguna incluso curada.

Entre las presas de *Anomalocaris* podrían haber estado los trilobites- muchos como ya se contó aparecen con deformaciones y aplastamientos que pudieron ser producidos por nuestra bestia- y otros animales de cuerpo blando entre los que pudo estar nuestro lejano pariente con cuerda dorsal, *Pikaia*. Sin embargo Daley y Bergström (2012), analizando la anatomía de *Anomalocaris* sugieren que su boca, de formato irregular y de pequeño tamaño, era incapaz de producir marcas y daños en la coraza de trilobites. Estos autores consideran que probablemente era una boca succionadora adaptada para ingerir alimentos blandos. Así con esta línea de evidencia esta criatura cámbrica pudo también cribar el fondo marino en busca de partículas alimenticias y/o ser carroñero. En otra vuelta de tuerca, Daley *et al* (2013) en un estudio de nuevos ejemplares de anomalocaris australianos, *Anomalocaris briggsi* y probablemente *Anomalocaris canadensis*, llegan a la conclusión que teniendo en cuenta la morfología con débiles espinas de los apéndices frontales la primera especie pudo ser un predador de animales de cuerpo blando o con cutículas débiles -por ejemplo durante el período de relativa indefensión existente durante la muda del caparazón típica de los artrópodos y que desaparece cuando el caparazón se endurece- y solo la segunda especie pudo haber sido capaz de atacar y comer a trilobites de cuerpo duro.

También Pates *et al.* (2019), basados en las diferencias en los apéndices frontales, consideran que las diferentes especies de *Anomalocaris* pudieron explotar nichos ecológicos ligeramente distintos unos de otros. Así *A. saron* y *A. magnabasis* debido a sus espínulas ventrales habrían preferido presas blandas, mientras que en *A. canadensis* las proyecciones ventrales o enditos que emergen de los apéndices frontales son cortos lo que sería más eficaz para vérselas con presas más problemáticas.

Nedin (1999) dio a conocer un posible coprolito\* probablemente perteneciente a un anomalocárido que incluye restos de trilobites. Se adju-

dica a un anomalocárido por el tamaño del excremento (43 x 28 mm) y por la posible metodología usada para destrozar a los trilobites. Algo similar reportan Wang et al. (2013) en coprolitos con fragmentos de trilobites de Maotianshan Shale en el sur de China. Hou et al. (1995) al examinar anomalocaris chinos consideran que al estar la boca orientada hacia atrás no podrían haber atacado presas grandes y que más bien estos animales habrían manipulado sus presas con los apéndices frontales antes de llevarse trozos a la boca. Estos autores se inclinan más bien en estos casos por una dieta de gusanos y animales de cuerpo blando. También sugieren que *Anomalocaris saron* sí pudo poseer patas por lo observado en algunos ejemplares de Chengjiang en contraste con los anomalocaris de otras partes del mundo. La presencia de patas de tipo lobopodiano es apoyada por Hagadorn (2002). En cambio en el bien conocido *Anomalocaris canadensis* no hay ninguna evidencia de patas caminadoras. Al respecto Daley (2010) considera que los miembros ventrales pudieron perderse secundariamente en los anomalocáridos en general.

Se ha preservado alguna acumulación de restos de *Anomalocaris*, principalmente de los lóbulos, lo que no necesariamente indicaría la existencia de comportamiento gregario en estos antiguos animales marinos (O'Brien et al., 2014).

En cuanto al parentesco de *Anomalocaris*, se trataría según Bergström y Xian-Guang (2003) de una forma cercanamente relacionada con los orígenes de los artrópodos (animales como los insectos, arañas o cangrejos actuales). Es cercano filogenéticamente al gigantesco filtrador *Aegirocassis*, que ya veremos.

Hasta el momento se reconocen seis especies:

- *Anomalocaris briggsi*
- *A. canadensis*
- *A. pennsylvanica*
- *A. saron*
- *A. magnabasis*
- *A. kunmingensis*

Esta relativa abundancia de especies parece indicar que *Anomalocaris* fue un género exitoso que pudo diversificarse con relativa facilidad, posiblemente adaptándose a variaciones menores de su rol ecológico dentro de las faunas cámbricas.

El mundo de *Anomalocaris* era muy distinto al nuestro. El planeta tenía dos océanos principales con unas pocas grandes islas parte de cuyo suelo constituyen hoy Europa, Siberia y China mientras el resto estaba

aglutinado en una gran masa de tierra, Gondwana y una isla-continente menor, Laurentia, que corresponde a la actual Norteamérica y Groenlandia (Scotese, 2001; Scotese y McKerrow, 1990; McKerrow et al., 1992).

**Sobre los continentes todavía ninguna planta buscaba al sol ni ningún animal se movía tierra adentro.** Solo algunos rastros en las playas como *Climactichnites* evidencian la presencia de arriesgados pioneros a escasos metros del agua (Getty y Hagadom, 2008). Aunque un muy reciente registro de China meridional (Gan et al., 2021) sugiere que desde fines del Precámbrico (hace alrededor de unos 635 millones de años) *pueden haber existido en áreas continentales formas microscópicas similares a hongos colonizando intrépidamente áreas de la superficie terrestre.*

En cambio los mares bullían de vida en lo que ha sido llamado “La Explosión Cámbrica”. Sin embargo muchos de esos animales nos parecerían extraños, difícilmente clasificables como pertenecientes a alguno de los grupos de animales actuales. Todavía no había tiburones o rayas, peces óseos o anfibios, reptiles, aves o mamíferos. Faltaban millones de años para que el “relojero ciego” de la evolución produjera esos animales familiares para nosotros.

Es probable que durante la época en que vivió *Anomalocaris* el clima haya sido mayormente templado con temperaturas medias bastante más altas que las actuales, constituyendo una de las varias etapas “greenhouse” o invernadero de la historia de la Tierra.

## Glosario

- \* **coprolito:** excremento fosilizado.
- \* **esclerito:** parte endurecida del cuerpo debido a la presencia de quitina u otras sustancias.
- \* **generalista:** animal que puede vivir en variadas condiciones ambientales o que tiene una dieta amplia.
- \* **pelágico:** de aguas superficiales abiertas o que no está restringido al fondo del mar.
- \* **sedas:** estructuras parecidas a pelos o cerdas presentes en algunos organismos.



Fotografía 3. Afloramientos de Emu Bay Shale, que ha brindado restos de *Anomalocaris*, en la isla Canguro en el sur de Australia. Es el único lugar de Australia que tiene una fauna del tipo de Burgess Shale.  
Fuente: David Simpson, EmuBayloc.



Mapa 5. Procedencia de *Anomalocaris*.

Fuente: Planisferio de Free Vector Maps.com

# Aegirocassis



Figura 6. Un par de aegirocasis filtrando plancton en el mar del Ordovícico de Marruecos.  
Ilustración de Julieta Caglianone.

- **E**timología: Aegir, de una lengua germano-escandinava antigua, un gigante y dios del mar; cassis, del latín, casco, en referencia al enorme y elaborado escudo cefálico.
- **H**allado en: Marruecos
- **E**cosistema: marino
- **E**dad: Ordovícico Temprano, alrededor de 478 millones de años.
- **L**ongitud: alrededor de 2 metros (hasta dos metros y medio).

Este invertebrado marroquí proviene de la Formación Fezouata Inferior en la región de Zagora, en el sureste del país. Las rocas portadoras, depositadas en un ambiente marino, son silíceas y tienen un grano muy fino siendo en general la forma de preservación de la fauna en este lugar muy similar a la de los animales de Burgess Shale (Van Roy *et al.*, 2015). Saleh *et al.* (2021) consideran que la mayoría de los animales de Fezouata ya estaban muertos y en descomposición en el fondo del mar cuando fueron enterrados *in situ* por depósitos de sedimentos causados por tormentas ocasionales.

Van Roy *et al.* (2015) describen a *Aegirocassis benmoulai*, única especie, como un anomalocárido con caparazón frontal cefálico tripartito con un elemento central que es por lo menos tan largo como el mismo tronco (fig. 6). Ese elemento central tiene una especie de carena o quilla axial con la punta aguzada mientras que el margen posterior es redondeado. Existen extensiones triangulares póstero-ventrales que se angostan hacia atrás y se solapan con elementos laterales del caparazón. Los elementos laterales del caparazón son ovales. En el sector cefálico ventral existen siete apéndices segmentados anteriores el primero de los cuales es el más largo que tiene una espina corta ventral parecida a un peine. Los apéndices que siguen hacia atrás tienen cada uno una espina ventral alargada dispuesta en un ángulo medial, interno, con unas 80 sedas robustas, flexibles, lateralmente aplanadas y móviles en su margen anterior que a su vez sostienen una doble hilera de pequeñas y finas espínulas formando una "V" en su margen dorsal. Esta especie de cesta filtradora del plancton sería, según los investigadores, una estructura homóloga de los apéndices frontales o tentáculos de *Anomalocaris*, por ejemplo.

No se han encontrado ojos o cono oral en *Aegirocassis* aunque las reconstrucciones lo muestran con un par de ojos. La interpretación de Van Roy y colegas (2015) es que al tratarse de animales filtradores de

masas dispersas de plancton no eran necesarios ojos muy desarrollados, un hecho similar quizás parecido a lo que vemos hoy en día en nuestras actuales ballenas misticetas filtradoras que poseen ojos relativamente pequeños.

*El tronco es ancho y más bien aplanado con once segmentos. Hay dos pares de solapas o lóbulos por segmento. Las solapas o lóbulos ventrales y dorsales no se imbrican y están separados entre sí por la pared del cuerpo. Existen, segmentalmente dispuestas, bandas de láminas con sedas delgadas fijadas en la base de los lóbulos o solapas dorsales. No hay evidencia de que haya existido un abanico o alguna estructura especial de timoneo en la cola. **Se interpreta que las solapas o lóbulos ventrales más grandes de A. benmoulai son homólogos de los miembros lobopodianos caminadores y los lóbulos dorsales serían homólogos de similares estructuras presentes en los lobópodos branquiados (como Pambdelurion, por ejemplo) y de la rama superior de las patas en artrópodos modernos (Van Roy et al., 2015, Van Roy, 2015). Es el primer anomalocárido en el que se registra esta morfología con lóbulos o solapas inferiores y superiores.***

*Según Pates et al. (2021a) este tipo de animales habrían utilizado las solapas superiores o dorsales para estabilizar el cuerpo durante la natación y las solapas inferiores o ventrales habrían suministrado la propulsión para el desplazamiento de todo el animal. Los mismos autores sugieren que posiblemente su natación no era demasiado ágil teniendo en cuenta el limitado desarrollo de las solapas propulsoras.*

Los autores ubican a este increíble invertebrado dentro del tronco principal de los artrópodos.

Tanto Van Roy et al., (2015) como Daley (2016) consideran que *Aegirocassis* muestra un importante estadio evolutivo de los artrópodos donde todavía había ciertas estructuras muy separadas, como los dos pares de lóbulos o solapas emergiendo independientemente de la pared del cuerpo. **Estas solapas presentes en el tronco ancestral de los artrópodos con el paso del tiempo se fusionarían y darían origen al miembro birrámeo documentado ya en el Cámbrico y que luego derivaría en el miembro birrámeo presente en algunos artrópodos modernos (crustáceos). Luego, quizás por una nueva fusión, se formaría el conocido miembro unirrámeo ampliamente distribuido en otros artrópodos actuales como insectos o miriápodos (ciempiés y milpiés). Así que nuestro**

**anomalocárido marroquí documentaría el estado ancestral de los constituyentes de las patas que hoy podemos ver en muchos artrópodos que nos rodean. Por eso también es tan importante evolutivamente** *Aegirocassis* ¡Un fotograma afortunadamente conservado de la gigantesca película -mayormente desaparecida- de la evolución de los animales!

En un reciente trabajo, Moysiuk y Caron (2021) utilizaron un índice de Especialización Funcional Apendicular como una herramienta para determinar el grado en el cual las diferentes regiones de los apéndices frontales en panartrópodos ancestrales estuvieron especializados para desarrollar diferentes tipos de tareas. Los autores consideran que en los radiodontos los valores de este índice son en general los más bajos pero en *Aegirocassis* y en otros radiodontos cercanos filogenéticamente a él se dan los valores más bajos quizás debido a su forma de alimentación filtradora.

Este gigantesco (para el Ordovícico) filtrador es el ejemplo más temprano de los animales de gran tamaño con este tipo de alimentación, algunos de los cuales podemos ver hoy en nuestros mares con formas como el tiburón peregrino, el tiburón ballena o las propias ballenas del clado de los misticetos.

Con lógica, los descriptores de este animal argumentan que la propia existencia de este gran filtrador mostraría que ya en el Ordovícico Temprano se habían establecido ecosistemas planctónicos altamente desarrollados capaces de sustentar a grandes animales especializados en este tipo de alimentación como *Aegirocassis*. Al respecto Lerosey-Aubril y Pates (2018), consideran que nuestro planctófago marroquí se alimentaba de mesoplancton, compuesto por pequeños invertebrados que iban desde alrededor de 1 mm hasta los 5 mm.

Como sucede tantas veces en la Paleontología, uno no puede menos que admirarse al ver una arquitectura corporal tan extraña y magnífica y que funcionó con éxito en una época tan pero tan remota que los últimos australopitecos, nuestros ancestros no-humanos más recientes, parecen haber desaparecido la semana pasada. ¡Cuanto daría uno, ni que hablar sus descubridores, por ver solo durante unos minutos a *Aegirocassis* con su cuerpo de gigante moviéndose activamente en los mares del Ordovícico Temprano filtrando y comiendo su cosecha de plancton paleozoico...!

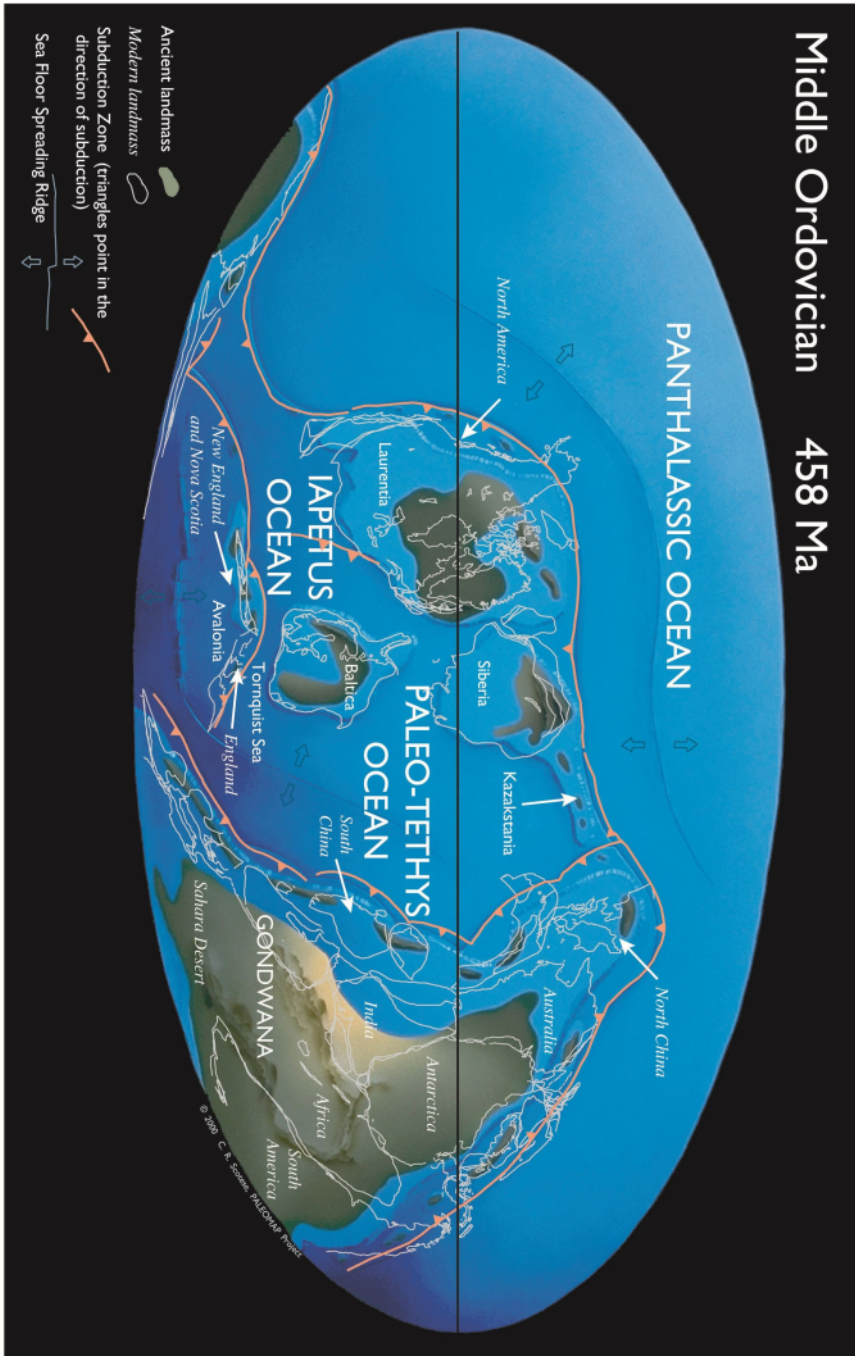
Con comprensible orgullo el Reino de Marruecos ha lanzado rápidamente una emisión filatélica especial en homenaje a este maravilloso animal que vivió en lo que es hoy su territorio.



Mapa 6. Procedencia de *Aegirocassis*. Planisferio de Free Vector Maps.com



Fotografía 4. Afloramientos de la formación Fezouata, región centro-oriental de Marruecos, que han brindado los restos de *Aegirocassis benmoulai*. Fuente: Dra. Alycia L. Stigall. Ohio Center for Ecology and Evolutionary Studies. Ohio University.



Paleomapa 2. El planeta durante el Ordovícico Medio, unos 20 millones de años después del registro de *Aegirocassis*. Reconstrucción paleogeográfica del Dr. Christopher Scotese (2001). Publicada con la expresa autorización del autor.

# Wiwaxia



Figura 7. Wiwaxias en el mar cámbrico. En primer plano a la izquierda y sobre la espina de una wiwaxia el braquiópodo *Nisusia*. La fauna acompañante incluye esponjas y también, nadando lejos del fondo, cordados ancestrales y medusas. Ilustración de Julieta Caglianone.

- **E**timología: de *Wiwaxy*, nombre de varios pequeños picos montañosos, en la Columbia Británica, Canadá que en lenguaje de los pueblos indios de la región significa "ventoso".
- **H**allado en: Australia, Canadá, China, República Checa, Colombia, España, Estados Unidos y Rusia.
- **E**cosistema: marino
- **E**dad: Cámbrico, Época 2-Miaolingiano, entre 520 y 505 millones de años.
- **L**ongitud: 5 cm

Se reconocen cuatro especies hasta el momento:

- *Wiwaxia corrugata*
- *foliosa*
- *papilio*
- *taijiangensis*

El aspecto general de *Wiwaxia* recuerda a un molusco de tipo babosa y quizás también un poco a un quitón como los presentes en nuestras costas (fig. 7). *La región dorsal de su cuerpo está cubierta por escleritos huecos y espinas. El contorno corporal es ovalado sin segmentación. Hay un número variable de hileras de escleritos no mineralizados imbricados como escamas, hasta 50, que son estructuras endurecidas de forma variada, foliar incluso, que podrían haber mudado periódicamente (Bengtson y Conway Morris, 1984), hecho negado por Smith (2014). Estos escleritos podrían ser estructuras homólogas de las quetas o setas presentes en otros grupos de invertebrados (Thomas et al., 2020). A veces están dispuestos simétricamente en hileras, como por ejemplo en *W. foliosa* donde hay ocho hileras de escleritos (nueve en *W. papilio*) dispuestas transversalmente además de escleritos más pequeños hacia los bordes. En apariencia cuanto más grande es un ejemplar más escleritos poseía. Además hay dos hileras de largas espinas dorso-laterales de estructura laminar y que aparentemente estaban ausentes en estadios juveniles. Estas estructuras dorsales podrían haber servido como protección contra predadores o bien como órganos respiratorios.*

*Para alimentarse este animal tenía placas dentarias dispuestas en varias hileras sobre una estructura parecida a una lengua que podrían formar una especie de rádula\* ancestral, como es sostenido por muchos científicos, o relacionarse con las mandíbulas de los anélidos (animales*

como las actuales lombrices, sanguijuelas y poliquetos), como defienden otros. Se habrían alimentado procesando el sedimento del fondo, ramoneando algas o atacando animales de muy lento movimiento (Bengtson y Conway Morris, 1984). En un ejemplar se ha observado parte del tubo digestivo con una mancha asociada que podría ser una glándula digestiva (Smith, 2014). En general se considera que estos enigmáticos organismos eran bentónicos y se arrastraban sobre el fondo marino sobre su pie, que ocupaba la mayor parte de su superficie ventral, de una manera similar quizás al de algunos moluscos actuales.

*Topper et al. (2014) describen un caso de comensalismo\*, el más antiguo registrado, entre el braquiópodo Nisusia, el transportado, y un ejemplar articulado de Wiwaxia, el transportador.* Esta relación simbiótica sugeriría que nuestro animal no habría desarrollado un modo de vida excavador en el fondo marino ya que de otra manera no se hubiera fijado sobre él un organismo sésil\* como *Nisusia*. *Wiwaxia* parece haber sido muy abundante y estar muy ampliamente distribuido en los mares tropicales de su tiempo. Fue un organismo verdaderamente cosmopolita y si tuviéramos en cuenta solo el registro de las espinas atribuidas a él, el listado de países con wiwaxias sería bastante más amplio.

Las relaciones filogenéticas de *Wiwaxia* son controvertidas. Algunos autores los consideran lofotrocozoos\* más relacionados con moluscos que con anélidos o definitivamente integrantes del tronco ancestral de los moluscos, quizás relacionados con los moluscos aculíferos como los actuales aplacóforos y los quitones y aún los monoplacóforos (Yang et al., 2014) debido a la estructura de su posible rádula, su posible metamería\*, su pie y su cercanía con *Odontogriphus* otro animal de afinidades próximas a los moluscos.

Smith (2012) en su estudio de los aparatos bucales de más de ciento cuarenta ejemplares de *Wiwaxia* encontró que existen de dos a tres hileras de dientes en cada aparato o " rádula", un diente central flanqueado a cada lado por entre seis y once dientes en cada hilera. **Más de media docena caracteres específicos de este aparato bucal hacen que el investigador considere que la cercanía filogenética con los moluscos sea indudable.** Si esto es cierto, la falta de mineralización indicaría que ese era el estado original en el tronco ancestral de los moluscos (Murdock, 2020) lo que tendría implicancias relevantes para evaluar las relaciones entre los moluscos actuales. Más recientemente Zhang et al (2015) consideran que *Wiwaxia* estaría próxima al ancestro común de anélidos y moluscos. Por eso tiene características compatibles con

ambos grupos de invertebrados. Toda esta discusión científica refleja muy bien la relevancia que tiene este organismo para el estudio de la evolución de grupos animales actualmente muy importantes. Debido a estas posibles vinculaciones filogenéticas, *Wiwaxia* no figura en el esquema de relaciones de la figura 10.

Generalmente el color de estos y otros animales conocidos únicamente por sus fósiles no ha sido un objeto de interés particularmente frecuentado por la investigación científica pero Parker (1998) incursionó en ese tema tan complejo en un estudio sobre un puñado de animales cámbricos incluyendo a *Wiwaxia*. **El investigador reporta la presencia de reticulados que producen difracción en las partes duras de *Wiwaxia* (escleritos y espinas) y por lo tanto las wiwaxias podrían haber sido iridiscentes en su ambiente natural.** La luz al tocar las crestas o surcos paralelos en la cubierta dura del animal se dividiría en sus componentes y los colores se reflejarían en distintas direcciones. El estudio de los científicos en animales actuales muestra que a profundidades no demasiado grandes este reticulado permitiría la exhibición de color plateado y otros tonos metálicos según el ángulo de la luz solar y el movimiento del animal, la *wiwaxia* en este caso. El uso que *Wiwaxia* hacía de estos juegos de colores podría haber estado vinculado con sus relaciones con otros congéneres o con potenciales enemigos, como sucede con los animales actuales.

*Parker propone que la exhibición de colores puede haber sido uno de los factores que dispararon el "Big Bang" cámbrico, por la introducción de predadores y ojos -es decir- la introducción de la luz como un factor muy importante en el desarrollo de los sistemas de control del comportamiento en los metazoos.*

## Glosario

- \* **comensalismo:** relación simbiótica donde una especie obtiene beneficios y la otra ni es beneficiada ni perjudicada.
- \* **lofotrocozoo:** es un clado monofilético que incluye, entre otros, a varios importantes phyla de invertebrados como los anélidos, moluscos y lofoforados.
- \* **metamería:** repetición serial de partes corporales a lo largo del eje longitudinal. Presente en anélidos, artrópodos, cordados, etc.
- \* **rádula:** órgano dentado con denticulos duros utilizado por los moluscos para alimentarse.

\* **sésil:** organismo que se fija en un sitio determinado y queda inmóvil allí.



Mapa 7. Procedencia de *Wiwaxia*. Planisferio de Free Vector Maps.com



Figura 8. Escena en el mar cámbrico de Burgess Shale. Una opabinia captura un ejemplar del cordado basal *Pikaia* mientras sobre ella se cierne a su vez la figura del depredador supremo *Anomalocaris*. A distancia, esponjas, medusas y probables crustáceos basales del género *Waptia* son impasibles testigos del drama. Ilustración de Julieta Caglianone.

## Pseudoescorpiones gigantes

Los euriptéridos fueron artrópodos acuáticos, con la apariencia de escorpiones, que probablemente en algunos casos podían incursionar en ambientes terrestres. Así en estos animales, las cámaras branquiales abdominales podrían haber permitido la respiración de aire fuera del agua. Al respecto sabemos por pisadas fosilizadas que se han conservado en diversas partes del mundo que algunas especies de estos artrópodos caminaban por tierra aunque no parece no haber sido el caso de nuestro próximo animal a examinar, *Jaekelopterus*, por lo menos si hablamos de las formas adultas. El estudio tomográfico de Lamsdell et al. (2020) de un ejemplar de *Adelophtalmus* revela la presencia de trabéculas con laminillas respiratorias. Esto, sumado a la presencia de espermátóforos\* y las conocidas huellas fosilizadas, son hechos que sugieren fuertemente que los euriptéridos podían respirar aire.

Con estos pseudoescorpiones, por lo que sabemos, los artrópodos llegaron a su máximo tamaño registrado. Sus restos han sido descubiertos en muchas partes del mundo **incluyendo la Argentina** (Megarachne servinei, **del Carbonífero Superior del Bajo de Veliz en la provincia de San Luis**). La presencia de algunas formas gigantes de euriptéridos ha sido esgrimida como argumento para explicar el desarrollo de corazas en ciertas formas de placodermos.

### Glosario

\* **espermátóforo**: cápsula o envoltorio conteniendo espermatozoides producida por machos de diferentes animales, como artrópodos, peces o anfibios.

# Jaekelopterus



Figura 9. El gigantesco *Jaekelopterus*, el artrópodo más grande que ha existido, desplazándose por un curso de agua del Devónico en Euramérica. Ilustración de Julieta Caglianone.

- **E**timología: del griego *pteron*, ala, por la gran expansión caudal del telson y en homenaje al paleontólogo alemán Otto Jaekel, o sea "ala de Jaekel"
- **H**allado en: Alemania y Estados Unidos
- **E**cosistema: marino, de agua dulce y salobre. Quizás ocasionalmente terrestre en juveniles.
- **E**dad: Devónico Temprano, alrededor de entre 420 y 395 millones de años antes del presente.
- **L**ongitud: alrededor de dos metros y medio (*J. rhenaniae*) y ochenta centímetros (*J. howelli*).

*Jaekelopterus* tiene dos especies reconocidas hasta el momento:

- *rhenaniae*
- *howelli*

El gigantesco artrópodo *J. rhenaniae*, **el más grande registrado en toda la larga historia del clado hasta el momento**, se asemeja superficialmente a un escorpión (Fig. 9) cuyo cuerpo, cubierto por una cutícula fina y no mineralizada, estaba dividido en dos grandes partes o tagmas, la cabeza y el abdomen. La cabeza estaba protegida por una especie de coraza o caparazón y en ella estaban ubicados un par de ojos compuestos y también ojos simples u ocelos. Tenía seis pares de apéndices que eran articulados y surgían de la zona cefálica. El primer par estaba ubicado delante de la boca y son los quelíceros (serían homólogos de los quelíceros de los arácnidos). Estos quelíceros eran grandes y largos (en *J. rhenaniae* medían 46 cm, Briggs y Roach, 2020) muy esclerotizados y tenían una especie de garras llamadas quelas que funcionaban como estructuras dentadas que permitían aplastar y perforar a sus presas y llevar trozos a la boca. Más hacia atrás seguían las patas caminadoras de contorno cilíndrico (más pequeñas) y el último par se agrandaba nuevamente a manera de paletas natatorias. El abdomen tenía doce segmentos y el segmento posterior es el telson, de forma laminar y orientado transversalmente al eje mayor del cuerpo para dirigir la dirección de avance como un timón- de *Jaekelopterus* durante la natación. La reconstrucción que de esta "cola" hacen Briggs et al. (1991) recuerda un poco a la aleta caudal de un cetáceo con un resalte o quilla central pero sin escotadura terminal. Los mismos autores mencionan que este diseño debe haberle permitido a estos artrópodos nadar ondulatoriamente, de forma axial, en vez de hacerlo ayudado por sus apéndices pares como ocurre en la mayo-

ría de los crustáceos en la actualidad. Ese tipo de natación inferido para *Jaekelopterus* está presente en algunos vertebrados. El papel del sector caudal de *Jaekelopterus* como estabilizador debe haber sido muy importante también.

En el abdomen, ventralmente, están las cámaras branquiales. También abdominal es el apéndice genital reproductivo.

*Jaekelopterus* habría sido un predador con una excelente visión estereoscópica. Los ojos de los euriptéridos han sido objeto de detallados estudios y se han encontrado similitudes muy cercanas con el sistema visual de las actuales cacerolas de las Molucas o cangrejos herradura (*Xiphosura*) que también pertenecen al subphylum Chelicerata como los euriptéridos por lo que el tipo de ojo compuesto presente en ambos grupos sería ancestral para el clado (Schoenemann et al., 2019). Sus ojos tenían más de 3.500 facetas por ojo con una superficie de hasta 949 mm<sup>2</sup>. Estos autores consideran que los fotorreceptores de los ojos compuestos de *Jaekelopterus* están entre los más grandes del reino animal, como sucede en *Limulus* uno de los géneros vivientes de cangrejos herradura y probablemente estaban equipados con un sistema neuronal de mejoramiento del contraste dándoles a estos gigantes acuáticos una muy efectiva capacidad visual, eficiente, aguda y adaptada a la predación. Esta capacidad es perfectamente comparable a la de los modernos artrópodos predadores (McCoy et al., 2015). Para finalizar con este tema, Feller et al. (2020) en su estudio de la capacidad visual de los ojos compuestos le adjudican a *Jaekelopterus* un índice de agudeza visual de 0,66, la más alta entre todos los euriptéridos estudiados.

El tema del gigantismo de estos predadores devónicos también ha sido abordado por diversos autores. Braddy et al. (2008) consideran que aunque siempre se menciona un elevado contenido de oxígeno en la atmósfera como causante del gigantismo, esto funcionaría quizás en los animales terrestres del Carbonífero (con hasta un 35% de oxígeno en lugar del 21% actual) pero en los animales acuáticos puede ser atribuido a otros factores como recursos, predación y competición. Los mismos autores piensan que *Jaekelopterus* pudo cazar vertebrados ancestrales y artrópodos más pequeños en aguas continentales, ríos y lagos, y ambientes marinos marginales. Rastros de pisadas atribuidas a euriptéridos y que podrían haber sido en algunos casos producidas por *Jaekelopterus* juveniles han sido descritas en el Devónico Temprano en rocas sedimentarias correspondientes a ambientes intermareales de las Tierras Altas Renanas en Alemania (Poschmann y Braddy, 2010).

Braddy (2001) propone, basado en la abundante acumulación de exuvias\* y también en registros de abundantes asociaciones de pisadas en varios yacimientos con euriptéridos en todo el mundo que en estos artrópodos, pudo ser el caso de *Jaekelopterus*, pudo existir una "mass-moult-mate" (masa-muda-compañero). Esas tres palabras hacen referencia al posible comportamiento de traslado en masa de machos y hembras cerca de la playa y en ambientes lagunares y al procedimiento de dedicarse a mudar y reproducirse. Actividades similares se registran también en la actualidad en xifosuros como las cacerolas de las Molucas y en muchos otros cangrejos.

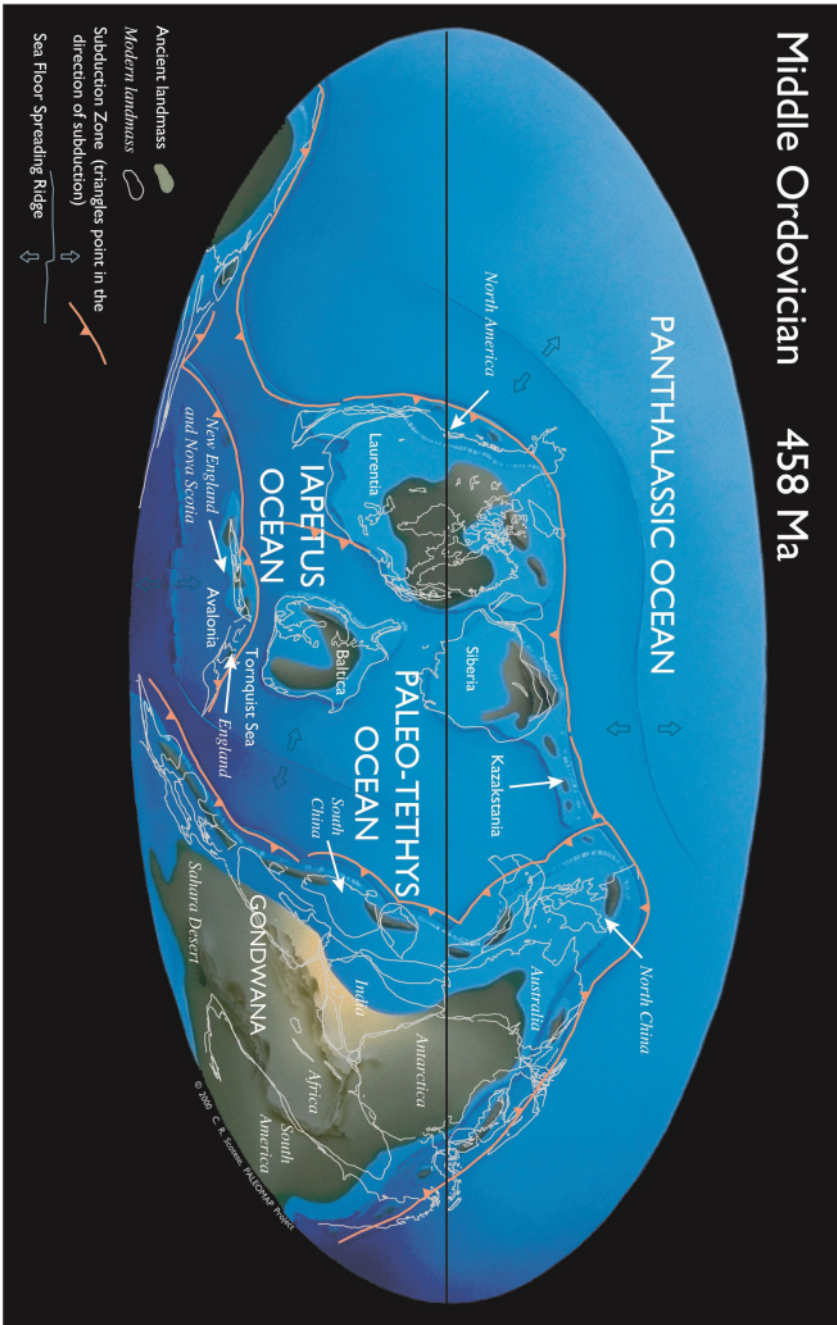
Después de la extinción de los últimos jekelopteros, a finales del Devónico Temprano, la exitosa estirpe de los euriptéridos siguió desarrollándose todavía durante unos 140 millones de años más en los ambientes acuáticos del planeta hasta que los últimos son registrados a finales del Pérmico, en los umbrales de la gran catástrofe.

## Glosario

- \* **exuvias:** restos del exoesqueleto que quedan luego de la muda en algunos grupos de invertebrados, típicamente en los artrópodos.



Mapa 8: Procedencia de *Jaekelopterus*. Planisferio de Free Vector Maps.com



Paleomapa 3. El planeta durante el Devónico Temprano, aproximadamente en la época en que vivió *Jaekelopterus* cuyos yacimientos se depositaron en Euramérica. Reconstrucción paleogeográfica del Dr. Christopher Scotese (2001). Publicado con la expresa autorización del autor.



Figura 10. Esquema simplificado del gran clado Panarthropoda mostrando los géneros *Pambdelurion*, *Opabinia*, *Anomalocaris*, *Aegirocassis*, *Diania*, *Hallucigenia* y *Jaekelopterus* a la izquierda y los grupos actuales, lejanamente relacionados con las formas paleozoicas, a la derecha. En letras de color celeste se mencionan las formas ancestrales cámbricas y del Ordovícico; en letras verdes los artrópodos actuales y el quelicerado devónico *Jaekelopterus*; en letras violetas dos phylums actuales de panartrópodos no artrópodos: los onicóforos o gusanos de terciopelo y los tardígrados u ositos de agua. Modificado de varios autores.

## El linaje de los cordados

Desde *Haikouichthys* y continuando con *Anglaspis* y otras formas hasta el final de estas páginas, continuaremos ahora viendo algunos organismos ubicados filogenéticamente dentro del clado de los cordados, nuestro propio clado, que son animales caracterizados por la presencia de una cuerda dorsal o notocorda\* en algún momento de su desarrollo, un tubo neural en posición dorsal en relación a la notocorda, hendiduras branquiales en algún momento de su desarrollo, un endostilo o su homólogo la glándula tiroides y una cola post-anal. Dentro de cordados estaremos pronto hablando de vertebrados, porque la notocorda comienza -con excepciones puntuales- a ser reemplazada por vértebras, y también existen originalmente branquias para respirar y un sistema nervioso centralizado; este último va a experimentar desarrollos de creciente complejidad *después* del Paleozoico. Así saldremos de las aguas en las siguientes páginas gracias a *Ichthyostega*, un tetrápodo\* ancestral groenlandés. Y tendremos por fin con *Dimetrodon* un huevo amniota que nos independizará definitivamente de las aguas y al mismo tiempo un animal que está situado en el linaje ancestral de los mamíferos cuyo modesto comienzo en el amanecer de la época de los dinosaurios no presagiaba el extraordinario éxito que alcanzarían en el Cenozoico, luego de la desaparición de los gigantes mesozoicos.

### Glosario

- \* **notocorda:** barra flexible presente en la región dorsal de los cordados que en vertebrados va a ser reemplazada por vértebras. Puede ser sitio de fijación muscular y determina la simetría bilateral típica del clado. Está ubicada bajo el tubo nervioso dorsal y sobre el tubo digestivo.
- \* **tetrápodos:** animales con cuatro patas. Entre los vertebrados actuales, los tetrápodos son los anfibios, reptiles, aves y mamíferos.

## Haikouichthys

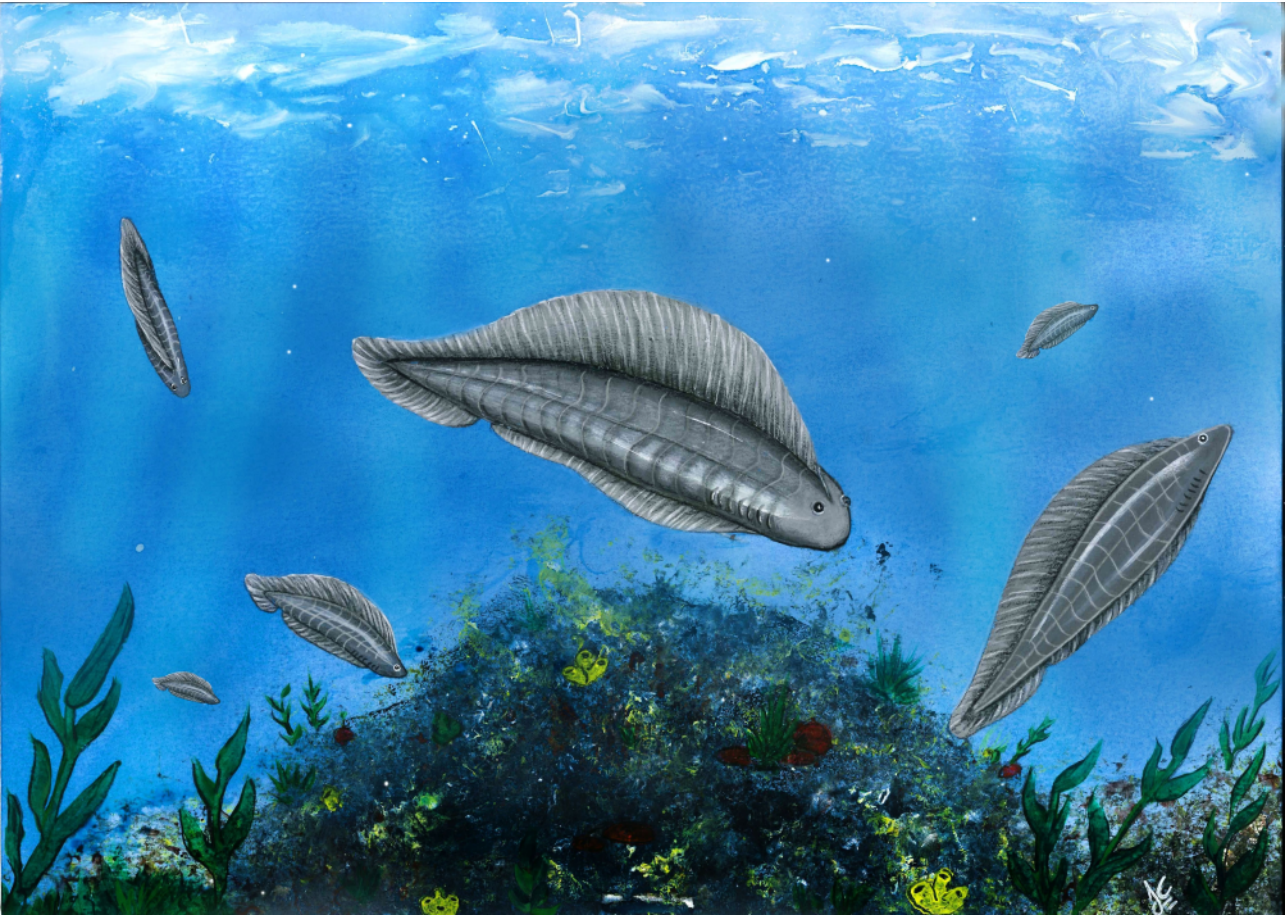


Figura 11. Grupo de *Haikouichthys* nadando en el mar de Haikou.  
Ilustración Julieta Caglianone.

- **E**timología: por Haikou, zona de China de donde proviene el hallazgo y del griego *ichthys*, pez.
- **H**allado en: China
- **E**cosistema: marino
- **E**dad: Cámbrico, Terreneuviano, alrededor de 525 millones de años.
- **L**ongitud: unos 2,5 cm

Existe una sola especie *Haikouichthys ercaicunensis*

Este pequeño animal también es un producto de la Explosión Cámbrica como que proviene de la Formación Qiongzhusi del Cámbrico Inferior de Haikou pero no ha sido tratado en ese apartado con el fin de dejar establecida una línea filogenética general más coherente para el lector entre un cordado basal como *Haikouichthys* en un extremo y un amniota\* "mamiferoide" como *Dimetrodon* en el otro extremo.

*Haikouichthys*, que tenía la apariencia de un pequeño pez, (Fig. 11) vivió nadando en mares poco profundos y se describe (Shu et al., 1999) como un animal de cuerpo fusiforme, desnudo, dividido en una región cefálica y otra correspondiente al tronco. En la zona anterior, que podría tener cartílagos craneales, hay un par de ojos y existen entre 6 y 9 pares de arcos branquiales junto con bolsas ubicadas ventrolateralmente. Esos arcos forman una cesta branquial constituida por pequeñas varillas que anatómicamente es más elemental que los elementos branquiales que tienen las lampreas que son vertebrados actuales muy basales. Sin embargo Shu sugiere que algunos rasgos de esta misma cesta branquial revelarían semejanzas con los arcos branquiales de los gnatostomados, es decir con los vertebrados que poseen mandíbulas.

También hay una aleta dorsal con radios prominentes, una aleta caudal y una aleta ventral mediana que en realidad se puede describir también como un único repliegue que se extiende desde la región dorsal hasta la ventral (Zhang y Hou, 2004). Este tipo de estructuras podrían reflejar el modelo original a partir del cual se originaron las aletas medianas (dorsales, caudal y anal) en los vertebrados pisciformes que surgirán y dominarán desde el Devónico.

La notocorda es visible parcialmente. Bajo lo que parece haber sido una piel muy fina existen miómeros o paquetes musculares que parecen tener una forma en W, como en los craneados\*, una cavidad pericárdica, el intestino y un ano que está ubicado entre la aleta ventral mediana y la

aleta caudal. Sobre los miómeros Lacalli (2012) señala que en *Haikouichthys* estos paquetes de músculos muestran una creciente inclinación hacia la región caudal, precisamente en la zona que tendría mayor estrés si se requiriera una respuesta de escape que involucrara un poderoso golpe propulsor muscular de la región caudal. El científico piensa que esto refleja que las maneras lentas de nadar de otras épocas durante el amanecer de los tiempos cámbricos, quizás más benignas en cuanto a la rapidez de respuesta, ya iban quedando atrás rápidamente por la urgencia que estaban imprimiendo en la lucha diaria de vida o muerte nuevas generaciones de predadores más veloces y mortales.

Existen en *Haikouichthys* estructuras que se interpretan como gónadas metaméricas\* , unas 13 pares, dispuestas ventralmente a lo largo del tronco. Una interpretación alternativa a estas estructuras metaméricas es que se trate en realidad de glándulas productoras de mucus como sucede en la actualidad en los mixines, que son craneados pisciformes sin mandíbulas que viven, por ejemplo, en nuestro mar patagónico.

Se ha sugerido que *Haikouichthys* posee repliegues ventrales a modo de aletas pares lo que no es aceptado por la mayoría de los científicos.

Shu y colegas consideran inicialmente en su estudio de 1999, basado solo en dos ejemplares (Janvier, 2003), que *Haikouichthys* pertenecería al clado de los craneados. Otro estudio posterior obtiene el mismo resultado (Shu *et al.*, 2003) brindando nuevos detalles sobre este cordado tan importante gracias al hallazgo de centenares de nuevos ejemplares. Así se pudo documentar la presencia en el margen anterior de la cabeza de lóbulos pares que se asemejan al esqueleto interno del labio superior de la larva ammocoetes\* de nuestras actuales lampreas. También además de los grandes ojos, existe una única narina tras la cual había un par de cápsulas nasales probablemente de función olfatoria y podrían existir cápsulas óticas. Además existía una notocorda bien desarrollada con lo que se interpretó como "elementos metaméricos vertebrales diferenciados" como arcualias\* algo similar a lo que encontramos también en las actuales lampreas. La presencia de ojos, cápsulas nasales y posibles cápsulas óticas sugiere la presencia de un cerebro bien desarrollado (Shu, 2003). Janvier (2003) señala que alrededor de las cápsulas sensoriales hay una superficie lisa que sugeriría la presencia de algún tipo de caja craneana fibrosa o cartilaginosa. Atrás de las posibles cápsulas óticas observa además una conspicua constricción coherente con lo que sería la parte posterior del estuche craneano...

Se considera que reproductivamente este animal podría haber reteni-

do rasgos primitivos de no-craneados, como las que se interpretan como las gónadas pares metaméricamente dispuestas presentes en *Haikouichthys*, que lo asemejan a los actuales anfibios de nuestros mares que tienen sus gónadas con esa disposición general. Es decir este animal, si hubiera sido efectivamente un craneado, todavía podría haber poseído rasgos presentes en cordados invertebrados.

En resumen Shu y colegas consideran que la presencia de ojos y quizás sacos nasales sugieren que *Haikouichthys* era un craneado y en conjunto con la posible existencia de gónadas metaméricamente dispuestas son rasgos todos que ubicarían a este extraordinario animal en el tronco ancestral de los craneados.

Un animal proveniente de los mismos estratos, que es menos conocido, y también considerado un craneado con un nivel evolutivo similar al de *Haikouichthys* es *Myllokunmingia*. Se ha sugerido que ambos cordados son en realidad una misma especie pero esto ha sido en general rechazado. Las "arcualias", los órganos sensoriales cefálicos y elementos derivados de la cresta neural\* (aleta dorsal y lo que serían branquias y arcos branquiales) ubicarían también a *Haikouichthys* entre los vertebrados, en el tronco ancestral de los craneados.

Janvier señala (2003) que animales como este sugieren fuertemente que la divergencia entre los cefalocordados (como nuestros actuales anfibios) y los vertebrados ocurrió *antes* del Cámbrico.

Es interesante señalar que Baden *et al.* (2019) al contestar su pregunta ¿Desarrollaron estos animales (*Haikouichthys* y otro género emparentado) retinas capaces de formar imágenes? en su revisión de las bases retinales de la visión de los vertebrados y extrapolando la información obtenida de la visión de las actuales lampreas sugieren que la retina de tres capas de los vertebrados pudo haber evolucionado en un lapso de tiempo que va entre 530 y 500 millones de años. De esa manera ojos con esa capacidad pudieron estar presentes, aunque con rasgos arcaicos, ya en esa época en el tronco ancestral de los vertebrados y por lo tanto en *Haikouichthys*.

Cualquiera sea la interpretación de este o aquel rasgo existen muy pocas dudas que *Haikouichthys* es una forma basal que muestra que en una época tan remota como el Cámbrico Temprano ya estaban prosperando en esos mares arcaicos, craneados cuyos descendientes, con el tiempo, invadirían los continentes, los cielos y, con el surgimiento de la consciencia gracias a su cerebro, dominarían todo el planeta y empezarían a explorar el Sistema Solar y más allá. En este pequeño ser podemos ver

entonces un reflejo de como fueron nuestros propios y humildes comienzos, un pequeño organismo no muy llamativo seguramente nadando desapercibido entre los espectaculares anomalocaris, trilobites y pambdeluriones dominantes. Sin duda alguna, en los pliegues químicos más recónditos de los genes de *Haikouichthys*, de su maquinaria genética, había información utilizada para construir nuevos haikouictis que hoy, con el sedimento biológico inevitable de quinientos veinticinco millones de años de evolución orgánica, portamos nosotros los humanos, **los primeros animales que no son ciegos instrumentos de la evolución.**

## Glosario

- \* **amniota:** tetrápodos que poseen un huevo con un amnios, membrana que recubre al embrión y que los independiza del agua para reproducirse.
- \* **ammocoetes:** larva de las lampreas. Su anatomía es muy diferente a la de los adultos así como su alimentación. Durante este estadio la larva vive enterrada en el fondo de ríos durante varios años antes de alcanzar la adultez.
- \* **arcualia:** elementos cartilagosos próximos a la notocorda y precursores de las vértebras.
- \* **Craneado:** clado de cordados que poseen un cráneo cartilaginoso o de hueso. Incluye a los mixines y a los vertebrados.
- \* **Cresta neural:** es una población transitoria de células de los vertebrados durante el desarrollo embrionario que va a originar regiones del cráneo y la cara, cierta musculatura y ciertos tejidos nerviosos entre otros.



Mapa 9. Procedencia de *Haikouichthys*. Planisferio de Free Vector Maps.com

## Anglaspis



Figura 12. Ejemplar de *Anglaspis* desplazándose en el mar de comienzos del Devónico.

Ilustración de Julieta Caglianone.

- **E**timología: del griego, escudo anglo
- **E**dad: Silúrico Tardío-Devónico Temprano (hace entre 420 y 415 millones de años)
- **H**allado en: Gran Bretaña, Francia, Bélgica, Noruega, Rusia, Estados Unidos
- **E**cosistema: marino
- **L**ongitud: 5-9 cm

Se han reconocido siete especies de *Anglaspis* hasta ahora:

- *elongata*
- *gjelsviki*
- *heintzi*
- *insignis*
- *expatriata*
- *macculloughi*
- *platostrata*

Con *Anglaspis* seguimos en el Devónico, el llamado "período de los peces" debido a la evolución y dominio de esos vertebrados en los ríos, lagos y mares devónicos. Según Joachimsky *et al.* (2009) durante el Devónico Inferior los mares eran mayormente cálidos.

El hermoso y extraño *Anglaspis* pertenece a una agrupación no monofilética de vertebrados basales pisciformes, acorazados, en general de pequeño tamaño, que todavía no habían adquirido mandíbulas. Colectivamente son conocidos como Ostracodermos (del griego "piel acorazada") y abundaban en ambientes de agua dulce y marinos durante el Ordovícico, Silúrico y el Devónico. Andando el tiempo algún grupo de estos peces no mandibulados habría de dar origen a los vertebrados con mandíbulas, clado que nos incluye a nosotros los humanos. También en los ostracodermos se registra por primera vez la presencia de cintura pectoral y aletas pectorales. Hacia finales del Devónico desaparecieron pero su importancia evolutiva global, teniendo en cuenta sus innovaciones, es evidente.

La vista lateral de *Anglaspis* y los rasgos de su cara nos hacen recordar vagamente a una imagen hierática en bajorrelieve del Egipto faraónico o también al mascarón de proa de un navío de la Grecia clásica (fig. 12). Sin embargo, si viéramos a *Anglaspis* de frente, la carencia de mandíbulas haría que tuviéramos ante nosotros un rostro desconcertante con un agujero relativamente pequeño como boca. La elección de este animal

para el libro tiene que ver más con el gusto estético del autor, adquirido desde que era un estudiante universitario, que en la real trascendencia evolutiva del propio género *Anglaspis*.

*Anglaspis* pertenece al clado de los Heterostraceos, grupo de peces acorazados con esqueleto mineralizado que se caracterizaban por tener un escudo óseo céfalo-torácico de una sustancia llamada isopedina\*, con delicadas crestas de dentina\* y formado por una placa dorsal larga y ancha y una placa ventral además de un par de placas branquiales más pequeñas. El sector dorsal tiende a ser aplanado y el ventral a ser convexo. *Anglaspis* poseía un par de ojos pequeños situados antero-lateralmente, un par de aberturas nasales abriéndose en el techo de la boca (Watson, 1954) y más arriba un órgano pineal\* situado dorsalmente sobre la cabeza. La boca es transversa y asociada con ella existen 5 placas orales o menos moderadamente grandes alineadas en una única fila (Soehn y Wilson, 2010). En el oído interno existen dos conductos semicirculares\* para el control del equilibrio. Este pequeño pez tenía bolsas branquiales pares con aberturas exhalantes ubicadas postero-dorsalmente en las placas branquiales. La parte posterior del cuerpo está cubierta de grandes placas con espinas dorsales y ventrales. Esta cubierta posterior de placas y escamas se disponía como un elaborado encaje, y su cola dificerca\* no desentona con la armonía y belleza general del diseño. Esta aleta caudal estaba cubierta de pequeñas escamas y Soehn y Wilson la describen como un poco rechoncha, ligeramente asimétrica y probablemente bastante inflexible. *Anglaspis* no tenía aletas pares ni aletas dorsales. A lo largo del cuerpo poseían una línea lateral\* bien desarrollada y formada por hileras de pequeños poros (Flower y Wayland-Smith, 1952 ). Este órgano sensorial es como un sentido del tacto a distancia que le permitía a *Anglaspis* percibir las más pequeñas vibraciones transmitidas por el agua.

En *Anglaspis insignis*, Purnell (2002) encuentra tapizando el borde superior de la boca y las placas orales, denticulos puntiagudos microscópicos sin evidencia de desgaste y orientados en dirección anterior, hacia afuera. La evidencia de los denticulos orales es coherente con un género de alimentación suspensívoro micrófago o sea estos peces estaban limitados a filtrar pequeños organismos como sucede hoy, a veces con otros mecanismos, en diversos grupos de peces óseos.

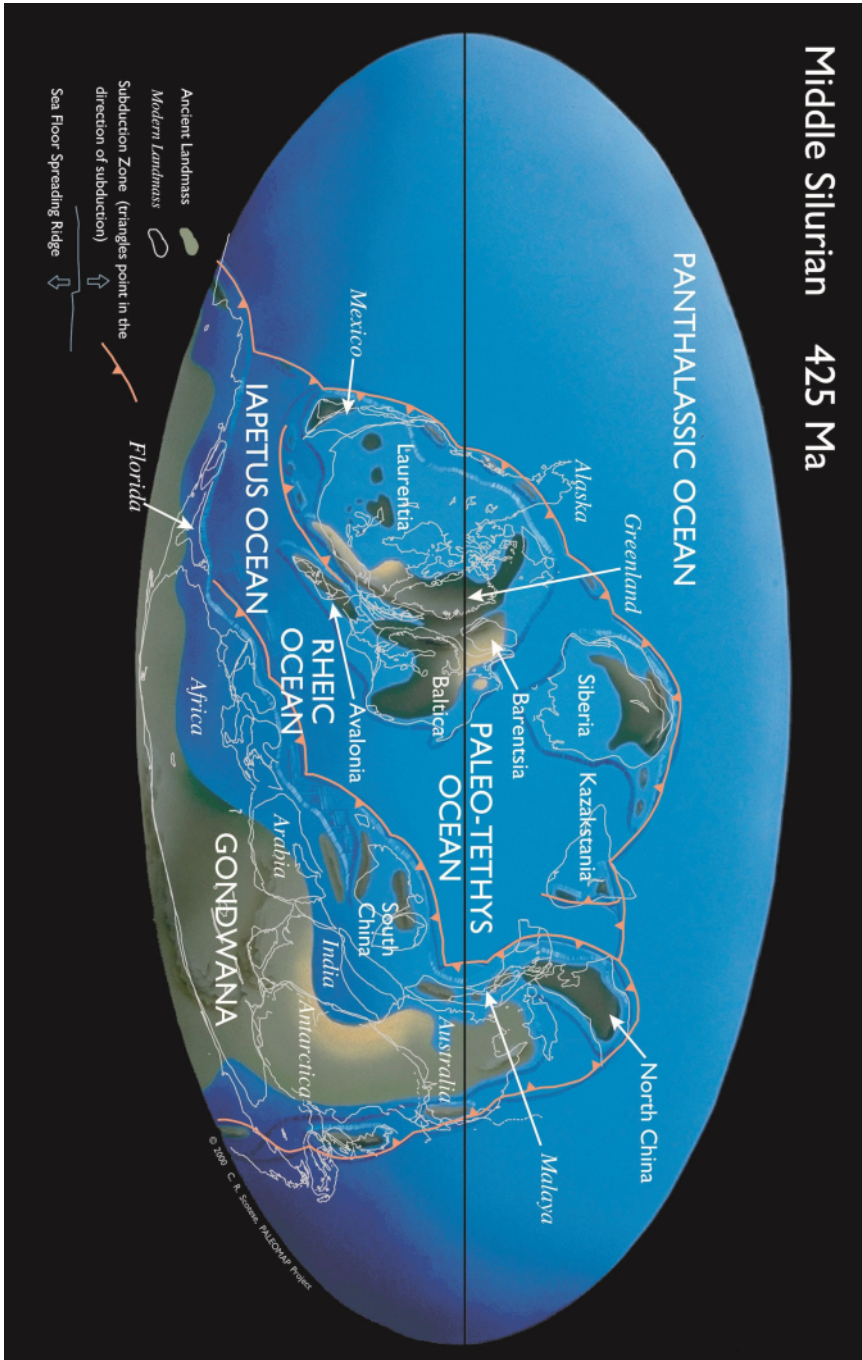
*Anglaspis* ha sido registrado en ambientes marinos únicamente.

## Glosario

- \* **dentina:** tejido calcificado que es uno de los mayores componentes en la construcción de los dientes.
- \* **dificerca:** aleta caudal de algunos peces óseos que se estrecha más o menos simétricamente hacia la punta y donde la columna vertebral llega hasta su extremo más distal.
- \* **isopedina:** hueso estratificado y sin células, con pocos minerales. Presente en las escamas ganoideas, por ejemplo.
- \* **línea lateral:** órgano sensorial presente en vertebrados acuáticos para detectar vibraciones.
- \* **órgano pineal:** pequeña glándula endocrina presente en el cerebro de la mayoría de los vertebrados. Ancestralmente probablemente tuvo una función fotoreceptora.
- \* **conductos semicirculares:** del oído interno de los craneados. Le informan al animal sobre su posición y orientación en el espacio. Son tres pares en mamíferos pero en vertebrados basales como lampreas y mixines puede haber solo dos pares o un par.



Mapa 10. Procedencia de *Anglaspis*. Planisferio de Free Vector Maps.com



Paleomapa 4. El planeta durante el Silúrico Medio, aproximadamente poco antes de la época en que vivió *Anglaspis*. Reconstrucción paleogeográfica del Dr. Christopher Scotese (2001). Publicada con la expresa autorización del autor.

## Dunkleosteus



Figura 13. Un par de dunkleosteos tratando de capturar un tiburón. Ilustración de Julieta Caglianone.

- **E**timología: del griego, "osteus" hueso y "dunkle" en homenaje al investigador David Dunkle
- **E**dad: Devónico Tardío, alrededor de 380 millones de años
- **H**allado en: Canadá, Estados Unidos, Bélgica, Polonia y Marruecos
- **E**cosistema: marino
- **L**ongitud: hasta 10 metros.

*Dunkleosteus*, el predador supremo de los mares devónicos, ya tenía, en comparación con *Anglaspis*, y formas similares, una innovación fundamental que precisamente surgió en algún grupo de peces sin mandíbulas. Gracias a la flexión del soporte esquelético anterior de la región branquial, **los vertebrados pudieron por primera vez morder con sus flamantes mandíbulas**. Esta novedad evolutiva les abrió el dominio del mar primero y de todo el planeta con el tiempo.

*Dunkleosteus* pertenece a un clado de vertebrados acuáticos llamados placodermos artrodiros, que han sido registrados también en aguas dulces y salobres. La cabeza, mandíbulas y cintura pectoral de este animal estaban recubiertas por numerosas placas articuladas entre sí y que a menudo se desarticulaban después de la muerte. Se caracterizan por tener dos grandes escudos óseos articulados que son el cefálico y el torácico (fig. 13). La región cefálica está recorrida por una profunda línea lateral que era un órgano sensorial extremadamente importante. Ventralmente el escudo torácico poseía dos espinas bien desarrolladas proyectadas hacia atrás. Los escudos permitían cierto movimiento entre sí. La parte posterior del cuerpo estaba cubierta con escamas o dentículos dérmicos. La parte anterior del cuerpo, acorazada, podía alcanzar los tres metros mientras que el resto del cuerpo podía tener hasta siete metros de longitud (House, 1975). En la boca *Dunkleosteus* no tenía dientes pero sí poseía un mecanismo supletorio consistente en dos placas óseas afiladas como dientes. Estas placas eran hojas aguzadas que encastraban la superior con la inferior (afilándose mutuamente), generando un mecanismo de cizalla que debió ser a la vez eficiente y terrorífico puesto que podían cortar carne y romper huesos con facilidad.

Sus ojos poseían en su parte posterior una esclerótica\* osificada formada por cuatro osículos inmóviles en cada ojo. Tradicionalmente se ha interpretado este tipo de estructura como dadora de soporte y modeladora de ojos en vertebrados pero también puede servir para estabilizar la distancia focal liberándola de fuerzas externas como corrientes de agua

(el caso de *Dunkleosteus*) o corrientes de aire (Fischer y Schoenemann, 2019).

El cuerpo ya tenía aletas pares y pélvicas bien desarrolladas. Su aleta caudal era probablemente heterocerca\*. Al respecto, el trabajo de Ferrón et al. (2017), basado en estudios paleoecológicos y en comparaciones con tiburones pelágicos actuales sugiere la presencia de un gran pedúnculo o lóbulo dorsal y un lóbulo ventral menor pero bien desarrollado configurando una importante envergadura caudal propulsora. También tenía el sistema de la línea lateral bien desarrollado.

Anderson y Westneat (2006) que estudiaron el mecanismo de la boca de *Dunkleosteus terrelli* encontraron que este animal está entre los primeros vertebrados en usar la apertura rápida de la boca y una poderosa mordedura para capturar a su presa. Al respecto señalan que la apertura máxima de la boca de un dunkleósteo habría sido de 45° con una acción ultra-rápida, en solo fracciones de segundo, lo que provocaba una fuerza de succión muy importante. Su estudio de la kinesis\* cranial de este placodermo llevó a la conclusión de que la fuerza de la mordedura de *Dunkleosteus* fue la más poderosa entre todos los peces, extinguidos y actuales, (alrededor de 400 - 500 kilos en el borde agudo de la mandíbula que funcionaba como los dientes para un dunkleósteo de una tonelada) y está entre la más poderosa de todos los vertebrados (la más aplastante hoy es la de los grandes cocodrilos actuales como el de agua salada, *Crocodylus porosus* que superan los 1700 kilos medidos a nivel de los dientes que ejercen la mayor fuerza de mordida- Erickson et al., 2012-). En declaraciones a un medio británico, estos científicos consideraron que en *Dunkleosteus* las estructuras óseas que funcionaban como dientes cuando focalizaban su fuerza en un área pequeña, la "punta de los colmillos", podrían haber alcanzado la increíble presión de once toneladas por pulgada cuadrada en los individuos más grandes aunque estas cifras podrían ser menores según otros autores. **De lo que no hay dudas es que *Dunkleosteus* tenía una de las mordeduras más poderosas registradas hasta el presente en cualquier vertebrado.**

En relación con su alimentación hay que señalar que sus fósiles a menudo se encuentran asociados con bolos alimenticios semidigeridos con huesos de peces lo que sugeriría que estos eran regurgitados para eliminar restos indigeribles, por estrés o por otros motivos (algo parecido a lo que hacen hoy muchos tiburones y por supuesto algo similar a las ega-gópilas de las lechuzas) (Balcombe, 2016).

Según Carr (2010), *Dunkleosteus terrelli* era un organismo pelágico y

nectónico\* teniendo en cuenta las formaciones rocosas donde fue encontrado y es el fósil más abundante registrado en los niveles del Devónico Tardío del noreste de Estados Unidos. El hallazgo frecuente de dunkleosteos desarticulados indicaría que los animales muertos flotaban y entonces eran probablemente atacados y despedazados por los carroñeros en la superficie. Es interesante señalar que el mismo autor cree que el estudio estadístico de los hallazgos de dunkleosteos indicaría la posible existencia de carcasas flotando hasta que se depositaban en el fondo y eran posteriormente enterradas. **Esto a su vez sugiere que quizás Dunkleosteus tenía algún mecanismo de flotación adicional que si no era un saco de aire podría ser un reservorio de grasa como sucede en la actualidad en muchos tiburones** que carecen de vejiga natatoria pero usan en cambio su enorme hígado rico en un aceite de baja densidad, el escualeno, para contrarrestar su tendencia al hundimiento.

*D. terrelli* en particular ¿de qué se alimentaba? En los niveles Cleveland Shale donde se lo ha encontrado se han registrado otros placodermos, tiburones de tamaño pequeño a medio, peces óseos primitivos, crustáceos y amonites\* (Anderson y Westneat, 2009). Estos investigadores piensan que al tener una rápida apertura de la boca y una mordedura poderosa podía capturar presas escurridizas y penetrar y destruir corazas protectoras lo que le permitía a *Dunkleosteus* comer cualquier cosa, incluyendo otros placodermos. Anderson (2008) señala que la diferencia en la morfología "dental" entre los dunkleosteos juveniles y los adultos puede indicar un cambio dietario durante la ontogenia\*.

Coatham et al., 2020, en su estudio del placodermo *Titanichthys*, midieron el Índice de Tensión de von Mises o sea la resistencia a la deformación, de la mandíbula inferior del placodermo en cuestión junto con otro placodermo y también con *Dunkleosteus* además de vertebrados acuáticos actuales como tiburones y cetáceos. **Los resultados sugieren que la robustez de la mandíbula inferior de Dunkleosteus era muy similar al del actual tiburón blanco (Carcharodon carcharias)**. Por eso los investigadores sugieren que nuestra bestia devónica pudo ocupar un nicho ecológico similar al del tiburón blanco aunque quizás explotándolo menos eficazmente debido a la locomoción más eficiente de nuestro tiburón contemporáneo.

Carr sugiere que la natación de *Dunkleosteus* era de tipo anguiliforme, como las anguilas o las morenas actuales, un tipo de desplazamiento relativamente primitivo. Su nado habría sido relativamente lento; quizás lo

podríamos comparar al del actual tiburón de Groenlandia (*Somniosus microcephalus*).

Comparando con el peso seco de tiburones modernos, un dunkleósteo de 4,6 metros podría haber pesado alrededor de 660 kilos (Carr, 2010). La región donde vivía *D. terrelli* en Estados Unidos era subtropical hacia finales del Devónico.

Los placodermos son los primeros vertebrados en los que se ha documentado la capacidad de dar a luz crías vivas (viviparidad). Esto se ha logrado gracias al hallazgo del ptictodóntido\* *Materpiscis attenboroughi* (Long *et al.*, 2008), en el que se ha conservado, en perfecto estado a pesar de los aproximadamente trescientos ochenta millones de años transcurridos, un embrión rodeado por el saco vitelino\*. También Long *et al.* (2009) comprobaron la presencia de embriones y agarraderas o claspers\* en el placodermo artrodiro *Incisoscutum ritchiei* descubierto en Australia. Las agarraderas están presentes en los peces cartilagosos actuales o sea tiburones, rayas y quimeras. Teniendo en cuenta los rasgos presentes en *Materpiscis* y en *Incisoscutum* es posible que *Dunkleosteus* haya tenido agarraderas y haya sido también vivíparo.

Herbst *et al.* (2019) mencionan en una placa dorsal de nuestro placodermo una herida curada y tejido óseo nuevo remodelando la zona afectada, uno de los registros más antiguos de este tipo de recuperación y un proceso que los autores consideran ancestral para los vertebrados. Como este leviatán era una criatura dominante en su tiempo y estaba en el tope de la cadena trófica es probable que el ataque haya sido obra de otro dunkleósteo, sugiriendo comportamientos canibalísticos, como han propuesto algunos autores (Hall *et al.* 2016).

Además se ha descrito en ejemplares de dunkleósteos la fusión de elementos óseos de la parte anterior de la columna vertebral (Johanson *et al.*, 2019) formando una estructura conocida como sinarcual\* y que es un fenómeno registrado posteriormente en vertebrados más derivados, incluso en algunos mamíferos.

Es interesante señalar que en 2003, Smith y Johanson describieron el hallazgo de verdaderos dientes en artrodiros avanzados lo que significaría que los dientes podrían haber aparecido por lo menos dos veces en el curso de la evolución de los vertebrados.

Hasta el momento han sido descritas unas 8 especies válidas de *Dunkleosteus*:

- *D. terrelli*
- *D. denisoni*

- *D. marsaisi*
- *D. magnificus*
- *D. missouriensis*
- *D. newberryi*
- *D. amblyodoratus*
- *D. raveri*

En el pasado fósiles de *Dunkleosteus* fueron incluidos en el género *Dinichthys*, pero más recientemente este último género ha quedado restringido a una sola especie: *Dinichthys herzeri*. Parece estar pendiente entonces una revisión del pobre holotipo\* de *Dinichthys* para determinar si es sinónimo o no de *Dunkleosteus* (Schultze, 1973).

Según Joachimsky et al. (2009) durante el Devónico Tardío la temperatura del mar era ligeramente menor, en general, a los 30°. Las masas terrestres, incluyendo Gondwana, estaban situadas principalmente en el Hemisferio Sur (Scotese, 2004).

Recuerdo una exposición de vertebrados marinos extinguidos y actuales en Madrid. Cada vertebrado extinguido estaba replicado en tamaño natural y además un pequeño motor interno efectuaba los movimientos de natación de cada especie. El público se agolpaba asombrado ante el enorme *Dunkleosteus* del que la mayoría nunca antes había tenido noticias. Los grandes tiburones, ballenas, mosasaurios y plesiosaurios empalidecían ante el magnífico diseño de esta terrible criatura devónica.

Los placodermos se extinguieron al final del Devónico, hace unos 359 millones de años.

## Glosario

- \* **amonites:** clado de moluscos marinos con concha extinguidos e incluidos en la clase Cephalopoda (que también agrupa a formas actuales como los pulpos y calamares).
- \* **claspers o agarradera:** estructura copuladora en machos de los condricios o peces cartilaginosos. Se desarrolla a partir de las aletas pélvicas. Estructuras probablemente homólogas se han registrado en algunos placodermos.
- \* **esclerótica:** membrana gruesa que recubre externamente el globo del ojo.
- \* **heterocerca:** aleta caudal en la que las vértebras se extienden dentro del lóbulo superior de la cola de un pez, haciéndolo más largo que el inferior. Está presente en peces cartilaginosos como los tiburones y también en algunos peces óseos basales.

- \* **holotipo:** ejemplar de una especie utilizado para describir formalmente la misma.
- \* **kinesis:** movimiento
- \* **nectónico:** animales acuáticos que nadan activamente, sin depender en general de la energía de las corrientes.
- \* **ontogenia:** origen y desarrollo de un organismo determinado.
- \* **ptictodóntido:** orden de peces placodermos. Recuerdan a las actuales quimeras y tienen estructuras similares a los claspers.
- \* **sinarcual:** cartílago o hueso de algunos peces formado por la fusión de cartílagos o huesos menores, como vértebras, por ejemplo..
- \* **saco vitelino:** estructura embrionaria que suministra al embrión nutrientes, oxígeno y elimina sus desechos.



Mapa 11. Procedencia de *Dunkleosteus*. Planisferio de Free Vector Maps.com



Foto 5. Cleveland Shale, que ha brindado restos de *Dunkleosteus* (abajo) y Berea Sandstone de la Formación Bedford en Great Falls of Tinkers Creek cerca de Bedford, Ohio, Estados Unidos. Foto, Tim Evanston (<https://www.flickr.com/photos/timevanson/364163934725/>)

# Stethacanthus

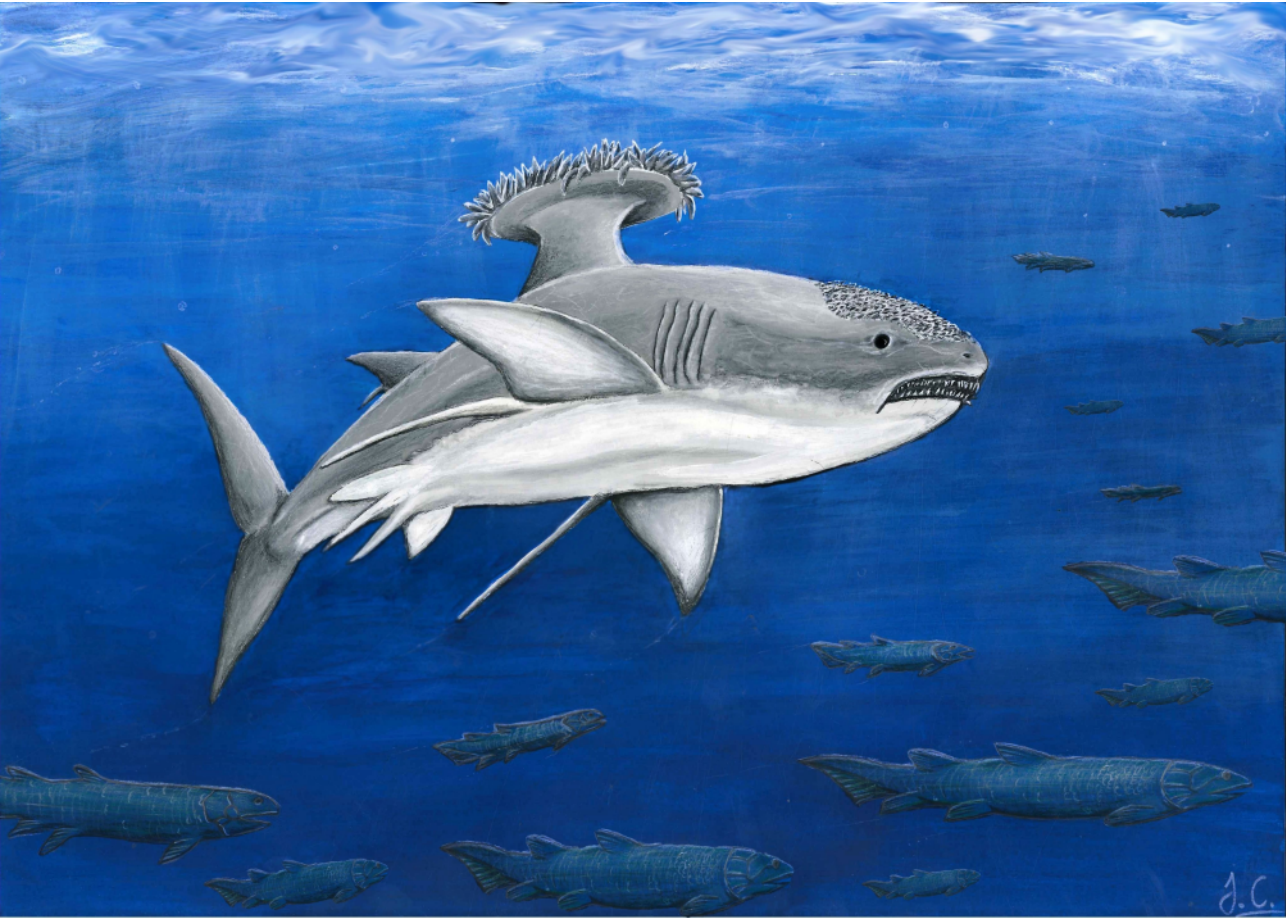


Figura 14. *Stethacanthus* desplazándose en el mar devónico con peces óseos basales nadando a cierta distancia. Ilustración Julieta Caglianone.

- **E**timología: del griego, "púa en el pecho".
- **E**dad: Devónico Tardío-Carbonífero Temprano
- **H**allado en: Australia, China, Escocia, Estados Unidos y Rusia
- **E**cosistema: marino
- **L**ongitud: alrededor de 70 cm

Los condríctios o peces cartilagosos han sido registrados por primera vez en el Devónico Medio con un diseño que ha cambiado relativamente poco en los últimos 390 millones de años. Con capacidades sorprendentes de detección y captura de las presas, han llegado hasta nuestros días perfectamente adaptados a las exigencias cambiantes del medio ambiente. Su mayor enemigo es cierto primate africano que se ha adueñado del planeta y mata cien de millones de tiburones por año.

Actualmente existen dos clados principales de peces cartilagosos, elasmobranquios (que incluye a los tiburones y rayas) y holocéfalos (incluye a las quimeras y a nuestros bien conocidos peces elefantes del mar argentino). Los primeros tiburones han dejado preservados en las rocas sus esqueletos calcificados, la impresión de la piel y el contorno de las aletas. También sus excrementos fosilizados (coprolitos) se han conservado en algunos casos lo que nos ha permitido conocer la dieta de estos antiquísimos habitantes de los mares paleozoicos.

El tiburón que ahora nos interesa, *Stethacanthus*, pertenece a un grupo de escualos extinguidos llamados simoriformes. Su cuerpo en sí parece bastante similar al de muchos tiburones (fig. 14), con aletas pectorales y pélvicas relativamente pequeñas, hasta que reparamos que en el lugar de la primera aleta dorsal y adosado o articulado a una robusta espina surge una especie de gran "cepillo" elevado cubierto de escamas. Al observar con más detenimiento se observa además un gran parche de escamas monocuspidadas, agrandadas, apuntando mayormente hacia adelante sobre la cabeza, entre los ojos.

Además, desde el borde posterior de las aletas pectorales surge una estructura llamada látigo de aleta que como un largo radio alcanza la altura de las aletas pélvicas. A Kuznetsov (2020) esta estructura le recuerda a los claspers utilizados para la fecundación interna durante el apareamiento en algunos placodermos y en peces cartilagosos en general. Sugiere que, aunque no pudieron ser usados para conducir esperma en una posición tan anterior, pudiera tratarse de relictos morfológicos de

un estadio anterior de la evolución cuando los apéndices pectorales aparecieron en los machos cerca de la cloaca para la copulación.

La boca es subterminal o terminal como pasa hoy en los grandes tiburones filtradores como el tiburón ballena (*Rhincodon*), tiburón peregrino (*Cetorhinus*) y el tiburón boquiancho (*Megachasma*) pero esta disposición no es tan común en tiburones pequeños actuales de menos de un metro, como *Stethacanthus*, que tienen la típica boca ventral de los escaulos. La pequeña espina horizontal situada atrás de la segunda aleta dorsal en este pez devónico contrasta con los actuales tiburones con espinas en las aletas dorsales como nuestro actual tiburoncito espinoso *Squalus acanthias*, que tiene una espina vertical antes de cada aleta dorsal. Algo parecido a la espina asociada con el cepillo de *Stethacanthus*.

Una forma cercana a *Stethacanthus*, *Falcatus*, se caracterizaba también por tener en lugar de la primera aleta dorsal una estructura desconcertante que es como una gran espina que surge verticalmente y luego se dobla hacia adelante, horizontalmente, hasta casi alcanzar el hocico. En *Damocles serratus* (Lund, 1986) pasa lo mismo que en *Falcatus* pero la superficie ventral de la parte de la espina que está sobre la cabeza tiene escamas placoides. Sin embargo el "cepillo" y la espina tienen estructuras distintas y se discute si son homólogas (Maisey, 2009).

El resto del cuerpo estaba mayormente desnudo salvo alguna zona puntual sobre la línea lateral ya que en este clado de tiburones, los esteacántidos, las escamas se disponen solo en algunas áreas del cuerpo.

*Stethacanthus* tenía un cráneo corto, los ojos grandes y su aleta caudal era externamente simétrica, como sucede hoy en algunas formas como el el gran tiburón blanco aunque internamente es una aleta heterocerca típica. Los pequeños dientes de *Stethacanthus* son de tipo cladodonto\*.

En el importante estudio de Zangerl (1984), se documentó que el "cepillo" consiste en una serie de tubos membranosos paralelos que forman un intrincado sistema interno de cavidades. Debe haber sido una estructura fibrosa y relativamente firme. En sección, la estructura recuerda un poco al tejido eréctil, cavernoso, de un pene de mamífero. Si es así, entonces el "cepillo" habría sido inflable sugiere Zangerl. Además probablemente existieron músculos que hacían móvil a toda la estructura. La homología entre el complejo del "cepillo" y la primera aleta dorsal de los peces cartilagosos es disputada. Así la robusta espina asociada con el cepillo es considerada por muchos autores como filogenéticamente relacionada con la primera espina dorsal presente en muchos otros tiburones aunque esta interpretación no es unánime.

Con ingenio Zangerl sugiere que el "cepillo" y el parche de grandes escamas en la cabeza pudieron funcionar juntos para adoptar una postura de amenaza simulando el despliegue de una amplia boca abierta tachonada de dientes de un pez mucho más grande, lo que parece muy razonable y habría sido muy efectivo ante cualquier predador que intentara atacarlo. Al respecto, distintos mecanismos de amenaza que permiten simular al portador ser mucho más grande y agresivo están ampliamente distribuidos hoy en invertebrados y vertebrados. El mismo autor (1981) consideró posible que el cepillo fuera utilizado para el cortejo y el apareo también. Maisey (2009) y Frey (2019) hacen una objeción fundamental al uso exclusivamente intimidante y disuasivo del cepillo y del parche cefálico, ya que destacan que esas estructuras y otras comparables en formas emparentadas, no están presentes en estetacantos hembras.

Tampoco el látigo de las aletas pectorales ha sido registrado en hembras por lo que está en la misma situación que el cepillo dorsal y el parche. Frey sugiere, como lo hicieron otros autores, que son estructuras que pudieron estar relacionadas con el apareamiento aunque es bastante difícil imaginarse cómo. Pero si es así uno inmediatamente relacionaría estas grandes y aparatosas estructuras con un ejemplo actual: el humilde ctenáculo presente hoy en la zona frontal de la cabeza en las quimeras machos como sucede en el pez elefante *Callorhynchus* de nuestras costas. Se trata de una estructura filiforme destinada a asegurar firmemente la gran espina de la primera aleta dorsal de la hembra durante la cópula.

Casualmente, o no tanto, los quimeriformes son un clado de peces cartilagosos estrechamente relacionados con los tiburones y rayas y es posible que *Stethacanthus* y formas relacionadas estén vinculados filogenéticamente con las actuales quimeras (Coates y Sequeira, 2010).

Por su estructura corporal general *Stethacanthus* habría sido un lento habitante de los fondos marinos (Zangerl, 1984).

Hasta el momento se han registrado 8 especies:

- *S. altonensis*
- *S. gansuensis*
- *S. neilsoni*
- *S. praecursor*
- *S. resistens*
- *S. thomasi*

- *S. productus*
- *S. concavus*

## Glosario

\* **cladodonto, diente:** dientes multicuspidados una cúspide mayor principal y cúspides laterales reducidas, de tiburones del Devónico Temprano.



Mapa 12. Procedencia de *Stethacanthus*. Planisferio de Free Vector Maps.com

## Ichthyostega



Figura 15. Un par de ictiostegas desplazándose por el ambiente pantanoso transicional del Devónico groenlandés. Ilustración Julieta Caglianone.

- **E**timología: del griego, "techo de pez" en referencia a la bóveda craneal.
- **H**allado en: Groenlandia
- **E**cosistema: de agua dulce y salobre.
- **E**dad: Devónico Tardío, alrededor de 360 millones de años.
- **L**ongitud: 1,5 metro

Existen por lo menos tres especies de *Ichthyostega*:

- *stensioei*
- *eigili*
- *watsoni*

*Ichthyostega* es un tetrápodo basal, es decir una de las formas con patas descendientes de los peces de aletas lobuladas y que conquistarían la tierra firme en el nuevo ambiente aéreo. **La invasión de la tierra durante el Paleozoico por estos vertebrados, hace unos 380 millones de años, es un hito fundamental en la historia de la vida.**

Nuestro tetrápodo (fig. 15) tenía un cráneo aplanado, de hocico redondeado, con un par de orificios nasales y con los ojos ubicados dorsalmente, poseyendo canales de la línea lateral y una treintena de dientes laberintodontos\* recurvados de distintos tamaños en cada dentario y en la mandíbula superior, premaxilar y maxilar. Además existen otros pequeños dientes marginales en otros huesos mandibulares. La potencia de su mordedura no habría sido muy eficiente (Neenan et al., 2014) aunque es considerado en general un animal predador (Larsen et al., 2008). Analizando nuevos materiales ictiosteganos hallados en 1998 y utilizando tomografías de alta resolución Clack *et al.* (2003) estudiaron la caja craneana y el oído de este precursor y encontraron que están muy modificados por la presencia de cámaras de aire y que el oído está adaptado para la audición subacuática de una manera única; esto es por su columela, el huesito que transmitirá las ondas sonoras aéreas al oído interno de los tetrápodos (homólogo de nuestro estribo mamíferiano), que posee una forma única entre los vertebrados terrestres. Estos autores interpretan que la audición de *Ichthyostega* podría haber funcionado con alguna semejanza a como lo hace actualmente en los peces ostariofisos\* conformando así un tipo de oído único en nuestra bestia devónica. Los investigadores esperaban encontrar simplemente oídos internos de un tamaño similar al de los peces de aletas lobuladas ancestrales pero hallaron en *Ichthyostega* un rasgo que consideran una combinación única, un oído pequeño asociado con un sector posterior del cerebro alargado.

El oído de *Acanthostega gunnari*, otro tetrápodo proveniente de niveles similares a *Ichthyostega* y filogenéticamente cercano a él, pareciera estar más vinculado con el formato desarrollado posteriormente por tetrápodos más avanzados. **Como remarcan estos investigadores solo diez millones de años separan el espiráculo no modificado de los peces con aletas lobuladas, de los filogenéticamente relacionados oídos de Ichthyostega y Acanthostega que ya estaban cambiando para enfrentar los desafíos del medio aéreo.**

Las columna vertebral de *Ichthyostega* ya está dividida en las regiones cervical, torácica, lumbar, sacra y caudal y tenía unas 26 vértebras (Ahlberg *et al.*, 2005).

Las costillas se solapaban, imbricaban, entre sí, y cada una podía hacerlo con las tres o cuatro posteriores formando una especie de estructura en forma de barril en el tórax de este animal. Esto sugeriría que *Ichthyostega* no podría haber flexionado su cuerpo lateralmente sino que lo hacía más bien dorsoventralmente (Ahlberg *et al.*, 2005; Clack, 2006). **Para los autores primero citados esto último indicaría que Ichthyostega no estaba especialmente adaptado para la natación lo que es sugerido también por su arquitectura vertebral.** Janis *et al.* (2020), en su estudio paleofisiológico de los tetrápodos consideran que la caja costal de estos primeros aventureros terrestres estaba robustamente diseñada, más bien como un soporte y de ninguna manera construída para asistir a la respiración pulmonar. Consideran que las costillas son aplanadas con poca curvatura y sin las articulaciones apropiadas con las vértebras y en el extremo distal como para dar movilidad ventilatoria a toda la estructura. Jarvik (1996), basado en la estructura interna de las costillas sugiere que nuestro tetrápodo pudo tener respiración cutánea, como sucede hoy en día en muchos anfibios.

*Ichthyostega* tenía, también, canales de la línea lateral bien desarrollados incluso en la cabeza.

Sus cinturas eran relativamente pesadas y la pectoral ya está separada de la parte posterior del cráneo dándole más movilidad al sector anterior del animal. Tenía cuatro patas con dedos aunque la mano de este animal y por lo tanto su estructura digital no se ha logrado documentar hasta ahora. Los miembros anteriores eran algo más cortos que los posteriores. En el pie al menos había siete dedos, tres pequeños, uno diminuto, en el sector más anterior y cuatro más grandes y robustos ubicados más posteriormente. Clack (2006a) considera que los cuatro dedos más grandes estaban unidos por una membrana rígida de tejido blando y que los tres

dedos más pequeños anteriores sufrían un fenómeno de sindactilia o fusión. En reposo los pies tenían una posición vertical y se orientaban en dirección posterior (Larsen *et al.*, 2008). Mednikov (2014) en su estudio sobre el origen de los miembros de los tetrápodos considera que nuestro amigo paleozoico retenía en sus pies muchos rasgos primitivos típicos de los peces devónicos de aletas carnosas o lobuladas, sus (y nuestros por lo tanto) ancestros. Clack considera que la aparición posterior de la penta-dactilia (posesión de 5 dedos) y su estabilización estuvo estrechamente ligada a la terrestreización de estos primeros tetrápodos.

Molnar *et al.* (2020) en base a sus estudios sugieren que en estos tetrápodos basales los miembros pélvicos retuvieron muchas características parecidas a rasgos que están presentes en las aletas natatorias de los peces aunque los miembros pectorales, más avanzados evolutivamente, se habían transformado ya en estructuras más similares a patas.

Un estudio de Pierce *et al.* (2012) sugiere que *Ichthyostega* carecía del movimiento rotatorio necesario en sus miembros para levantar el peso de su cuerpo del suelo y mover sus miembros alternadamente. Otro estudio de Pierce *et al.* (2013) sobre la evolución del aparato locomotor en tetrápodos basales y los peces ancestrales examinó el desempeño de *Ichthyostega* comparando su anatomía con cinco animales actuales semiacuáticos (cocodrilo, salamandra, ornitorrinco, foca y nutria) y sus resultados sugieren que la movilidad de la articulación del hombro y de la pelvis estaban limitadas en comparación con esas formas modernas.

El cuerpo terminaba con una pesada cola con radios óseos como sucede en los peces.

**Así este antiguo tetrápodo devónico habría tenido un tipo de vida anfibio y se habría movido en fondos barrosos poco profundos elevando la parte anterior del cuerpo y apoyándose en sus poderosos miembros anteriores de manera algo similar a como lo hacen hoy los saltarines del barro, peces del género *Periophtalmus*, en las costas del sudeste asiático y otras regiones. También se ha comparado su desplazamiento con el de los actuales elefantes marinos (Clack, 2006).**

El ambiente natural en el que habría vivido *Ichthyostega*, según el registro de sus fósiles, habría sido dulceacuícola -de planicies de inundación- y de aguas salobres también, El clima habría sido, en la época y lugar en que vivió *Ichthyostega*, de tipo monzónico con períodos de fuertes precipitaciones y períodos de sequía donde solo los cursos de agua más grandes seguían activos (Bendix-Almgreen *et al.*, 1990).

Desde el punto filogenético hay mucha discusión sobre si *Acanthostega* o su coetáneo *Ichthyostega* es el género más basal y no hay acuerdo al respecto aunque si hay consenso mayoritario en que **son los tetrápodos más basales registrados hasta el momento y que probablemente ambas formas tenían requerimientos ecológicos diferentes.**

Es interesante señalar que un ingenioso trabajo de investigación de Organ *et al.* (2016) se atrevió a tratar de inferir el tamaño del genoma, o sea la cantidad de material genético -de ADN- contenido en cromosomas y mitocondrias, durante el tránsito del agua a la tierra en formas extinguidas como peces de aletas lobuladas y los primeros tetrápodos, entre ellos nuestro *Ichthyostega*. Estos científicos utilizaron estudios histológicos y filogenéticos comparativos entre 8 formas extinguidas y 62 animales actuales (peces, anfibios, reptiles, aves y mamíferos).

Sus resultados sugieren que el tamaño del genoma de *Ichthyostega* y el de los primeros tetrápodos permaneció estable, sin cambios dramáticos a pesar del gran logro evolutivo que estaban protagonizando, y era todavía muy similar al de los peces de aletas lobuladas ancestrales.

Hay por lo menos un registro de *Ichthyostega* y *Acanthostega* viviendo juntos al mismo tiempo en una localidad en la Formación Aina Dal (Ahlberg y Clack, 2020).

*Ichthyostega* sería una rama lateral del tronco principal de los tetrápodos que finalmente acabarían dominando los ecosistemas terrestres (Ahlberg *et al.*, 2005).

El mismos Ahlberg (2018), basado en series de pisadas de tetrápodos, algunas hechas caminando en aguas poco profundas pero otras ya terrestres, descubiertas en el Eifeliano\* de Polonia y en el Givetiano\* tardío de Irlanda, sugiere que los tetrápodos tuvieron un linaje fantasma hasta ahora desconocido que se extendió durante casi 20 millones de años antes de que se registraran los primeros restos óseos de tetrápodos, en sentido amplio, como *Ichthyostega* (que es del Fameniano\*) o *Acanthostega*. Para este autor tanto los fósiles como las pisadas demuestran que el cuerpo de estos tetrápodos se reconfiguró para un mejor soporte del peso y una mejor función propulsora y de sostén de los miembros posteriores. Este caso de pisadas fósiles que preceden por millones de años al hallazgo de huesos fósiles pertenecientes al clado que originó aquellas huellas recuerda a uno inmediatamente el caso de las pisadas de dinosauromorfos registradas en el Triásico Inferior de Polonia con una edad de alrededor de 250 millones de años (Brusatte *et.al.*,

2010). Esas huellas preceden al registro de restos óseos de lo que podría ser el dinosaurio más antiguo conocido, *Nyasasaurus parringtoni* (Nesbitt *et.al.*, 2013) por unos 7 millones de años.

## Glosario

- \* **dientes laberintodontos:** dientes en los que la capa externa de esmalte está altamente plegada y debido a lo cual obtienen su nombre. Están presentes en los peces de aletas carnosas que evolucionaron para adaptarse al ambiente terrestre y en los primeros tetrápodos como *Ichthyostega* o *Acanthostega*.
- \* **Eifeliano:** es una época del período Devónico que es antecedida por el Emisiano y seguida por el Givetiano. Toma su nombre de una región de Alemania. Según la Carta Cronostratigráfica 2020 su duración se extiende entre 393 y 387 millones de años atrás aproximadamente.
- \* **Givetiano:** es una época del período Devónico que es antecedida por el Eifeliano y seguida por el Frasniano. Toma su nombre de una ciudad de Francia. Según la Carta Cronostratigráfica 2020 su duración se extiende 387 y 382 millones de años atrás aproximadamente".
- \* **ostariofisos:** gran clado de peces óseos cuyo monofiletismo es discutido. Se caracterizan por poseer el aparato de Weber, relacionado con la audición.



Mapa 13. Procedencia de *Ichthyostega*. Planisferio de Free Vector Maps.com



Foto 6. Esqueleto reconstruido de *Ichthyostega* expuesto en el Museo Paleontológico de Moscú, Rusia. Foto de Oleg Tarabanov - Own work, CC BY-SA 3.0 <https://commons.wikimedia.org/windex.php?curid=30408738>



Foto 7. Isla Ymer, Groenlandia nororiental. En sus estratos devónicos ha sido registrado *Ichthyostega*. Foto de Jerzystrzelecki - Own work, CC BY-SA 3.0 <https://commons.wikimedia.org/windex.php?curid=23653182>

## Diplocaulus



Figura 16. Un diplocaulo acercándose a la superficie del agua en su ambiente pantanoso del Pérmico de Pangea. Se observa una coloración de tipo aposemático\* Ilustración de Julieta Caglianone.

- **E**timología: del griego, "doble capucha"
- **E**dad: Pérmico Temprano-Pérmico Tardío, entre 300 y 250 millones de años antes del presente.
- **H**allado en: Estados Unidos y Marruecos
- **E**cosistema: de agua dulce
- **L**ongitud: hasta un metro de longitud
- **P**eso: alrededor de 5 kilos

Entre los lepospóndilos, un grupo de tetrápodos de gran importancia evolutiva pero no especialmente llamativos o espectaculares encontramos a *Diplocaulus* un animal caracterizado por su extraña cabeza triangular (algunos la llaman "en forma de bumerang") debido al alargamiento de los huesos tabulares del cráneo a manera de cuernos o alas en flecha de un avión a reacción (fig. 16). De extremo a extremo los cráneos más grandes tenían alrededor de 40 cm y eran aplanados con los ojos ubicados dorsalmente y un pequeño foramen pineal. El borde superior de la boca (premaxilar y maxilar) y el borde inferior (dentario) estaban provistos de dientes cónicos (los juveniles tenían dientes más delgados) y eso también pasaba en el techo de la boca, en la región de los vómeres.

El resto del cuerpo tiene aspecto salamandroide, es corto, con cinturas con bastante cartílago, miembros ligeramente construidos y que en apariencia no habrían tenido mucha utilidad, con cuatro dedos en las manos y cinco en los pies y cola larga. Tenían un sistema de línea lateral, como sucede hoy en algunas salamandras muy acuáticas.

La fisiología de estos animales fue quizás similar a la de los anfibios actuales, ranas, salamandras o cecilias, respirando por pulmones y por la piel húmeda además de depender todavía del agua para reproducirse y con un período larvario presente.

Parecen haber preferido las aguas quietas de lagunas, pantanos y estanques.

La extraña apariencia de la cabeza de *Diplocaulus* dió origen a variadas teorías para explicar la función de las expansiones tabulares. Un estudio muy importante de Cruickshank y Skews (1980) que analizaron las proyecciones o "cuernos" de *Diplocaulus* y del género relacionado *Diploceraspis*, consideran que es probable que en la región ventro-lateral del cráneo ambas formas hayan tenido bolsas faríngeas desarrolladas como órganos respiratorios accesorios. Además su evaluación del significado funcional de las proyecciones cefálicas de *Diplocaulus*, apunta a un me-

joramiento del deslizamiento a modo de planeo subacuático debido al alto nivel de maniobrabilidad de la cabeza por sus propiedades hidrodinámicas lo que habría permitido conseguir una más eficiente captura de los pequeños animales de los que se alimentaba. Consideran que nuestro animal se movería cazando en profundidades medias y no era un habitante de los fondos como se pensó previamente. También Skews (2016) considera el diseño de *Diplocaulus* como básicamente inestable lo que le habría dado un alto grado de maniobrabilidad.

El estudio histológico de Witzmann (2009) sugiere una masa esquelética craneal reducida en *Diplocaulus* lo que ciertamente mejoraría la agilidad del animal y su capacidad de acelerar rápidamente.

Rinehart y Lucas (2001) en su estudio del crecimiento en *Diplocaulus*, sugieren que aunque no hay evidencia de una metamorfosis del tipo de la que hoy vemos en muchos de los anfibios actuales, en el clado Nectridea al que pertenece *Diplocaulus* parece que existían durante la vida dos estadios ontogenéticos, de desarrollo, cuyo significado evolutivo todavía no es claro.

*Diplocaulus* fue coetáneo, durante cierto tiempo, con el sinápsido\* *Dimetrodon* ya mencionado. Y de esa época se ha preservado el registro de un drama animal isucedido hace tantos millones de siglos! que por los azares de la preservación y la buena fortuna de los paleontólogos descubridores nos permiten ver la interacción entre estas especies diferentes de vertebrados. En lo que parece haber sido un ambiente de madrigueras de *Diplocaulus* en sedimentos barrocos superficiales en épocas de estación seca, en Texas, Bakker y colegas (Pappas, 2013) descubrieron un grupo de ocho diplocaulos compartiendo una madriguera. Tres de ellos parecen haber sido atacados desde el exterior, uno incluso perdió la región de la nariz y parte del cerebro, por la mordedura de un gran predador que por las marcas de los dientes era un *Dimetrodon*. Los mismos autores mencionan que es posible que los diplocaulos pasaran la estación seca enterrados en el barro hasta la llegada de la nueva temporada de lluvias como sucede hoy con muchos anfibios. Un pequeño diplocaulo que parece haber sido un juvenil fue hallado en depósitos de lo que fue una charca o estanque del Pérmico temprano en Texas (Chaney et al., 2005). Solo le falta el extremo de la cola y algunos elementos de los miembros.

La flora asociada con este animal incluye a las esfenópsidas, plantas conocidas como colas de caballo, posibles coníferas y cícadras y otras plantas ya extinguidas. Su fauna acompañante incluye moluscos bivalvos,

crustáceos, tiburones y peces óseos.

El clima parece haber sido húmedo y estacionalmente seco.

Se han mencionado coprolitos espiralados de pequeño tamaño atribuidos a *Diplocaulus* hallados en Texas (Hoernes, 1904).

Se han descrito varias especies de *Diplocaulus* aunque varias son dudosas y discutidas. Las siguientes cinco parecen tener más consenso:

- *magnicornis*
- *salamandroides*
- *brevirostris*
- *recurvatus*
- *minimus*

Los diplocaulos norteamericanos son bien conocidos pero en relación a los únicos otros diplocaulos descubiertos fuera de Estados Unidos, los encontrados en Marruecos, un estudio de Germain (2010) plantea dudas sobre su real pertenencia genérica. Así *Diplocaulus minimus* del Pérmico Tardío de Marruecos podría pertenecer al cercanamente emparentado género *Diploceraspis*, también un lepospóndilo neotrópico como *Diplocaulus*. Son los únicos lepospóndilos registrados en Gondwana.

Lo que es curioso es que las proyecciones de la cabeza de algunas de estas formas marroquíes son marcadamente asimétricas. En un caso por ejemplo el cuerno izquierdo es delgado y aguzado mientras que el derecho es más corto y redondeado y eso no parecería deberse a factores que hayan afectado a la cabeza después de la muerte y enterramiento.

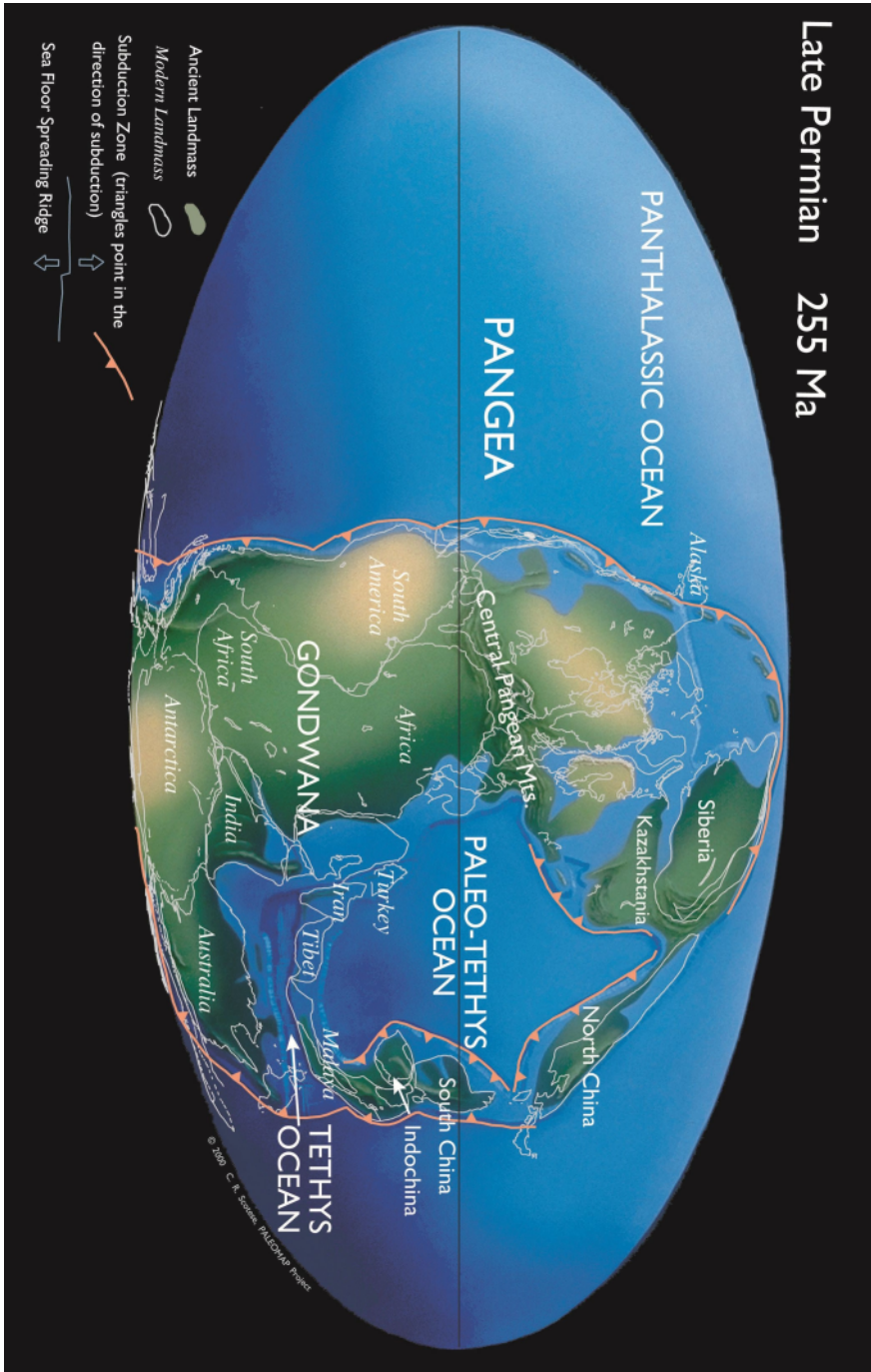
Según Germain, cuando vivían los diplocaulos marroquíes ya se habían extinguido los diplocaulos estadounidenses.

## Glosario

- \* **aposemático:** señal de advertencia de algunos animales hacia eventuales predadores que intenten atacarlos informando que no es bueno hacerlo debido a su naturaleza venenosa, agresiva, etc. Pueden ser colores llamativos, olores u otros mecanismos.
- \* **sinápsido:** vertebrados amniotas que tienen una fenestra temporal en posición inferior en el cráneo. Incluye a los llamados pelicosaurios, que en general no se considera que formen un grupo natural, y que originaron a los terápsidos que a su vez originaron a los mamíferos durante el Triásico.



Mapa 14. Procedencia de *Diplocaulus*. Planisferio de Free Vector Maps.com



Paleomapa 5. El planeta durante el Pérmico Tardío, aproximadamente en la época en que vivió *Diplocaulus* y unos 15 millones de años después del último registro de *Dimetrodon*. Reconstrucción paleogeográfica del Dr. Christopher Scotese (2001). Publicada con la expresa autorización del autor.

# Dimetrodon



Figura 17. Dos dimetrodones luchando en su ambiente del Pérmico. Ilustración de Julieta Caglianone.

- **E**timología: del latín y del griego, "dientes de dos medidas"
- **E**dad: Pérmico, Cisuraliano\* y Guadalupiano muy temprano, entre 295 y 270 millones de años antes del presente.
- **H**allado en: Estados Unidos y Alemania.
- **E**cosistema: terrestre
- **L**ongitud: hasta 4,5 metros.
- **P**eso: hasta 250 kilos (Romer y Price, 1940)

*Dimetrodon* es uno de los tetrápodos más fascinantes del Paleozoico. Su aspecto tan llamativo ha hecho que muchas veces haya sido incluido en diversos medios de difusión masiva como integrante del exitoso clado de los dinosaurios. **En realidad cuando desaparecieron los últimos dimetrodotes faltaban todavía unos 20 millones de años para que los primeros dinosaurios dejaran sus huellas en nuestro planeta.**

*Dimetrodon* es un integrante del gran clado de los sinápsidos, rama de los amniotas que nos incluye a nosotros, los mamíferos y no tiene ninguna relación con los primeros reptiles. (Abdala, 2018).

Generalmente se reconocían dos grupos entre los sinápsidos, los pelicosaurios\* -entre los que se encuentra nuestro animal- y los terápsidos. Los pelicosaurios no son considerados hoy en día como un grupo monofilético\* sino como un grupo parafilético\*. *Dimetrodon* pertenece a la familia de los esfenacodóntidos, que en general son carnívoros terrestres de gran tamaño.

En el cuerpo de *Dimetrodon*, del que afortunadamente se preservaron muchos ejemplares, lo primero que llama la atención es la gran "vela" (fig. 17, foto 8) que se extiende desde la cintura pélvica hasta el cuello y que está producida por los arcos neurales extremadamente alargados de las vértebras, sobre todo en el sector dorsal. La gran cabeza de esta bestia pérmica es relativamente alta sobre todo en la región de los premaxilares y maxilares, formando un hocico "inflado" muy característico. Detrás del ojo se abre una abertura o fenestra temporal inferior que está presente en todos los sinápsidos y que en los más tardíos se expande y migra dorsalmente (Abdala, 2018). Entre los parietales, en el tope de la cabeza existe un foramen pineal. En el oído medio de *Dimetrodon* existe un único hueso transmisor del sonido que es la columela\*, huesito homólogo del estribo en los mamíferos actuales. La columela de *Dimetrodon* es particularmente masiva según Hotton (1959) y su tímpano pudo haber medi-

do entre 20 y 30 mm de diámetro. Las narinas\*de su nariz son muy grandes. Si nos acercamos a su boca vemos de inmediato que el animal es heterodonte\* al observar los dientes incisiviformes, los grandes dientes caniniformes, cónicos, en el frente de la boca que se diferencian de los otros dientes más bajos hacia atrás. Los dientes están insertos en alvéolos. Entre el premaxilar y el maxilar existe una especie de escalón producido porque los premaxilares son más cortos que los maxilares, lo que forma un hocico muy característico.

Los últimos dientes se hacen más pequeños. En general los dientes son robustos, bastante recurvados, comprimidos labio-lingualmente y con los bordes cortantes finamente aserrados. La presencia de dentículos en los dientes sería una novedad evolutiva registrada por primera vez entre los amniotas en *Dimetrodon* (Brink y Reisz, 2014). Esos dentículos, que hacen mecánicamente muy eficiente la mordedura, están ampliamente distribuidos en otros vertebrados como los dinosaurios carnívoros, ciertos reptiles marinos, algunos cocodrilos extinguidos y también en algunos lagartos actuales. Brink y Reisz al respecto consideran que la presencia de dientes serrados o denticulados reduciría la energía requerida para cortar los tejidos a través de la presa, logrando una alimentación más eficiente y permitiendo al agresivo animal alimentarse de presas grandes, incluso presas más grandes que el propio predador, mejorando al mismo tiempo una mordedura que de por sí ya era muy fuerte. Además algunos dimetrodotes tienen capas de dentina (dientes plicidentinos) muy plegadas en las raíces. Sin embargo no todos los dimetrodotes tuvieron dentículos ni raíces dentarias plegadas. Los más antiguos carecían de dentículos, aunque tenían las raíces dentarias plegadas y los más modernos tenían dentículos y carecieron de raíces dentarias con dentina muy plegada. Estos cambios morfológicos habrían estado asociados con cambios en el estilo de la alimentación también (Brink *et al.*, 2014, Brink y Reisz, 2014).

En el esqueleto postcranial se destacan las vértebras que son anficélicas, o sea tienen la superficie articular de los centros cóncavos y están perforadas en su centro como si se tratase de un carretel de hilo de coser. Esa perforación permite el paso de la notocorda entre las vértebras cervicales, dorsales y caudales. Agliano *et al.* (2020) en su estudio histológico de *Dimetrodon* y su primo herbívoro *Edaphosaurus* han obtenido dos datos interesantes. El primero es que el tejido vertebral sugiere que *Edaphosaurus* crecía a una tasa más lenta que *Dimetrodon*, que parece haber crecido más rápido por poseer un metabolismo más elevado que la mayoría de los pelicosaurios. Los autores sugieren que esto podría de-

berse al estilo de vida predador de los dimetrodotes en contraste con los pacíficos edafosaurios.

El segundo es que en una vértebra dorsal, en el centro, los investigadores encontraron un tubo óseo con el diámetro del foramen de la notocorda y que estaba situado entre dos centros vertebrales con una longitud de solo dos milímetros. Los autores interpretan a este pequeño tubo, que la mayoría de las veces no se preserva durante la fosilización, como posibles restos de la notocorda osificada. Si esto fuera así creen que la columna vertebral de *Dimetrodon* habría sido rígida y no habría estado muy implicada en los movimientos locomotores laterales del cuerpo. Esto habría estado acompañado por una creciente importancia de los miembros en la locomoción.

El extremo distal de los arcos neurales tiene pequeños surcos por donde habrían corrido vasos sanguíneos (Romer, 1927) Se considera que esos arcos neurales alargados sostenían en vida una piel relativamente fina **que podría haber sido utilizada como un mecanismo de termorregulación** (Romer y Price, 1940) tanto para captar calor como para eliminarlo al orientar el animal la vela en relación con el sol. **También es probable que sirviera como un elemento de exhibición para la defensa o incluso de exhibición sexual.** Esta estructura incrementaría hasta en un 44 % la superficie corporal del animal (Florides *et al.*, 2001). El hecho de que ambos sexos tengan vela no impide que los machos o las hembras hayan podido exhibir una coloración transitoria durante la época del apareamiento para atraer al sexo opuesto. Para tener una idea de las dimensiones de esta cresta podemos señalar que en un ejemplar de mediano tamaño de *Dimetrodon limbatus*, Baur y Case (1899) mencionan que Cope en 1878, midió la longitud de un centro vertebral en 3,5 cm mientras que la longitud de la espina dorsal de ese mismo centro era de 90 cm.

Florides *et al.* (1999), teniendo en cuenta factores como el comportamiento del animal, ganancias y pérdidas de energía debido al metabolismo, evaporación, calor solar, convección y radiación, llegan a la conclusión de que las velas en esfenacodontes como *Dimetrodon* brindaban una ventaja cierta al animal funcionando como un colector solar, **calentándolo rápido en la mañana en ambientes fríos y estabilizando luego su temperatura.** Por lo tanto *Dimetrodon* no habría sido un animal homeotermo como las aves o mamíferos actuales aunque podía regular la temperatura interna de su cuerpo con ciertas limitaciones.

Haack (1986) estima que la "vela" dorsal solo podía subir la temperatura entre 3 y 6 grados; el mismo autor minimiza los riesgos de sobrecalentamiento y, aún en el caso de llegar a producirse, piensa que la utilidad de la estructura dorsal sería mínima.

Faure Brac y Cubo (2020) analizaron distintos estudios previos para simular los intercambios de calor y el rol específico de la vela y por su cuenta realizaron estudios histológicos no solo de *Dimetrodon* sino de los principales clados de amniotas. Concluyen que *Dimetrodon* era ectotérmico como muchos reptiles actuales y extinguidos. Es interesante señalar que el desarrollo de "velas" más o menos similares a las de *Dimetrodon* está presente también en otros esfenacodontos y en otros clados muy distintos, como en el arcosaurio\* basal *Ctenasauriscus*, u otros arcosaurios como, los dinosaurios (el carnívoro *Spinosaurus* o el herbívoro *Ouiranosaurus*, por ejemplo) así que el "relojero ciego" de la Evolución recurrió a esta estructura en diferentes épocas y linajes.

Entre sus coetáneos con una vela muy desarrollada estaba el ya citado gran herbívoro *Edaphosaurus* (que alcanzaba los 3 metros de longitud), que por ser contemporáneo de *Dimetrodon* aparece con él en las clásicas reconstrucciones, pero se lo puede diferenciar claramente por tener *Edaphosaurus* un cráneo diferente y más pequeño y por tener la vela otras proporciones.

Mann y Reisz (2020) señalan que como esta hiperelongación de las espinas neurales para formar una vela sucedió repetidamente en los sinápsidos tempranos, este rasgo le pudo haber dado a estas formas una ventaja importante sobre otros amniotas tempranos, como otros reptiles por ejemplo.

En cambio Tomkins *et al.* (2010) rechazan la hipótesis térmica y otras y **defienden la existencia de ese rasgo por la selección sexual como un carácter sexual secundario**. Lo comparan a las astas de los cérvidos y mencionan la existencia de un marcado dimorfismo sexual en la robustez del esqueleto y en la altura de las espinas neurales y debido a todo eso y a otros argumentos consideran que **lo más parsimonioso es ver a la vela de *Dimetrodon* como el más temprano y más extremo ejemplo documentado de la presencia de rasgos sexuales secundarios en vertebrados terrestres**.

Sin embargo creo no equivocarme al pensar que la teoría más peculiar de todas sobre la vela en pelicosaurios y algunos dinosaurios fue la formulada por Mazurek (2017). **Él plantea que la vela pudo ser usada también para atraer peces y cazarlos de una manera parecida a**

**como lo hace hoy la garza negra, *Egretta ardesiaca*, en aguas poco profundas de África: los peces buscan la sombra que provoca adrede el ave sobre el agua con sus alas a manera de sombrilla para luego capturarlos.**

La cintura pectoral está más desarrollada que la pélvica lo que le da a *Dimetrodon* en las reconstrucciones su clásica postura elevada sobre los miembros anteriores. Los miembros son cortos y robustos.

Kriloff *et al.* (2008) consideran que la microanatomía ósea puede registrar varias propiedades fisiológicas o ecológicas de individuos o taxones\* tanto actuales como extinguidos. Analizando huesos largos de *Dimetrodon* los autores consideran que era un animal con un estilo de vida plenamente terrestre (aunque seguramente a veces pudo haberse aventurado en el agua).

Angielczyk y Schmitz (2014) consideran que *Dimetrodon milleri* fue probablemente nocturno. Su estudio se basó en los huesitos escleróticos\* y en las dimensiones de la órbita del pelicosaurio. Esto plantea interrogantes sobre todo lo anteriormente mencionado acerca de la fisiología térmica de nuestro animal.

Rubidge y Sidor (2001) consideran que este esfenacodonte probablemente estuvo entre los primeros carnívoros terrestres en atacar y comer animales de su propio tamaño y fue un predador supremo en su tiempo.

En algunos lugares donde se encontraron restos de *Dimetrodon* se documentaron ambientes cercanos a pantanos, estanques y planicies de inundación con una fauna asociada compuesta de tiburones, peces pulmonados y otros peces óseos primitivos, anfibios primitivos y otros sínapsidos (Sander, 1989).

Según Brink *et al.* (2019) los restos de *Dimetrodon* (desde restos aislados hasta esqueletos casi completos articulados) son abundantes en muchas localidades fosilíferas del Pérmico Temprano del sudoeste de los Estados Unidos, con un rango de tiempo para el género de entre 295 y 272 millones de años aproximadamente.

Como todo ser viviente *Dimetrodon* también estaba expuesto a las enfermedades y traumas. Prueba de esto lo tenemos en el estudio de Moodie (1923) que **documenta un caso de osteomielitis**, infección ósea causada por bacterias y hongos, en la base de una espina neural vertebral en un dimetrodonte. También, por lo menos siete espinas neurales contiguas y pertenecientes a la gran vela de un dimetrodonte que se fracturaron y luego soldaron -sanaron- en vida han sido documentadas por Rega *et al.* (2012). Los autores han calculado que la fractura y la re-

paración de estas vértebras rotas sucedieron por lo menos cinco temporadas antes de la muerte del animal.

Huellas que pudieron haber sido dejadas por *Dimetrodon* han sido registradas en diversos yacimientos del Carbonífero Tardío y Pérmico Temprano de los Estados Unidos (fig. 9) y posiblemente también en el Cáucaso septentrional ruso y están nominadas como pertenecientes al icnogénero *Dimetropus* (Lucas *et al.*, 1999; Lucas *et al.*, 2016). El estudio de huellas atribuidas a *Dimetrodon* indicaría, según Jones *et al.*, 2021, que la flexión lateral del cuerpo fue un componente importante en la locomoción de los pelicosaurios y probablemente de los sinápsidos ancestrales en general cuando caminaban a baja velocidad.

El dimetrodonte más pequeño registrado, siendo quizás el tamaño un carácter derivado, fue el único hallado fuera de los Estados Unidos, *Dimetrodon teutonis*, del Pérmico Inferior de Alemania (foto 10) y según sus autores (Berman *et al.*, 2001) pesaba alrededor de 14 kilos un valor lejano al casi cuarto de tonelada que pesaba *D. grandis*.

Con el transcurso del tiempo parientes cercanos de estas criaturas de apariencia reptiliana dieron paso a formas cada vez con más rasgos mamíferianos, hasta que los verdaderos mamíferos comenzaron su andadura tímidamente desde el Triásico y con mucha fuerza después del evento K/T\*, logrando así su oportunidad de expandirse por todo el planeta.

Por ahora se han identificado las siguientes especies:

- *Dimetrodon angelensis*
- *booneorum*
- *dollovianus*
- *giganhomogenes*
- *grandis*
- *limbatus*
- *loomisi*
- *macrospodylus*
- *milleri*
- *natalis*
- *occidentalis*
- *teutonis*

## Glosario

- \* **arcosaurio:** clado de amniotas diápsidos dominantes en los ecosistemas terrestres mesozoicos. Actualmente solo están representado por los cocodrilos y las aves.
- \* **Cisuraliano:** primera época del período Pérmico que corresponde a la parte más temprana del mismo. Su nombre deriva de ciertas regiones de Rusia donde fue identificada. Según la Carta Cronoestratigráfica 2020/03 su duración se extiende, entre 299 y 273 millones de años atrás aproximadamente.
- \* **columela:** estructura que transmite el sonido en el oído de anfibios, reptiles y aves. En los mamíferos se transforma en el estribo del oído medio.
- \* **evento K/T:** el gran evento de extinción que marcó el fin del Mesozoico hace unos 66 millones de años. Entre las causas probables está el impacto de un meteorito. Cerca del 75% de la vida en el planeta desapareció en un lapso relativamente muy corto.
- \* **heterodonte:** animal que tiene más de un tipo de dientes, como pasa en los mamíferos que típicamente tienen incisivos, caninos, premolares y molares.
- \* **huesitos escleróticos:** huesos de sostén de la capa más externa del ojo. En algunos vertebrados esa capa puede tener elementos cartilagosos u óseos.
- \* **monofilia:** condición compartida por los integrantes de un clado que tienen un ancestro común y poseen una serie de caracteres derivados.
- \* **narinas:** orificios externos de los canales de la nariz.
- \* **parafilético:** grupo que incluye al último ancestro común pero no a todos los descendientes de ese antecesor.
- \* **pelicosaurio:** sinápsido basal. Es un grupo parafilético y por lo tanto no natural. Dieron origen a los terápsidos grupo monofilético que dio paso a los mamíferos.
- \* **taxones o taxa:** grupo de seres vivos considerados por los científicos como formando una unidad o categoría taxonómica. Puede ser una familia, un género, una especie, por ejemplo.



Mapa 15. Procedencia de *Dimetrodon*. Planisferio de free Vector Maps.com

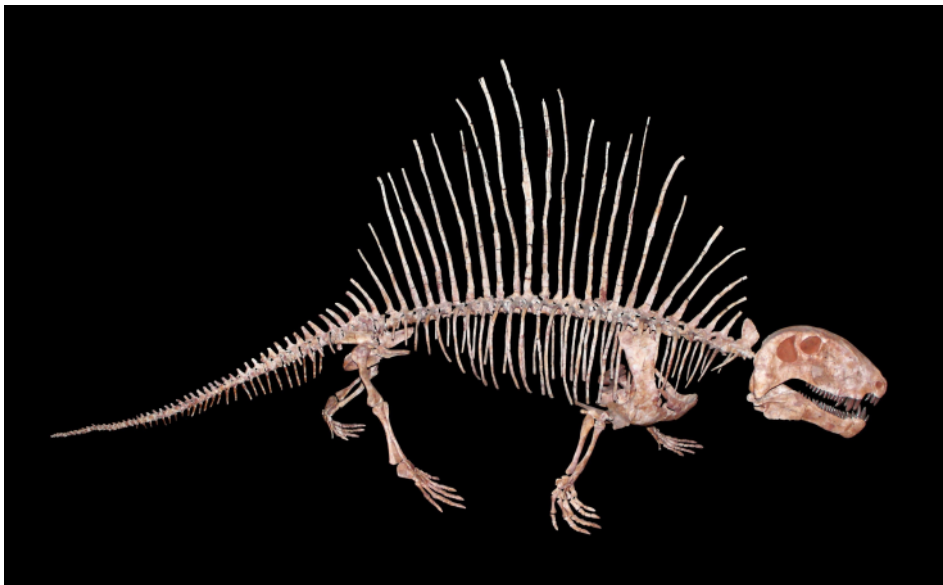


Foto 8. Esqueleto de *Dimetrodon incisivum*, del Pérmico de Texas, Estados Unidos, expuesto en el Museo de Historia Natural de Karlsruhe, Alemania. Foto de H. Zell -Own work, CC BY-SA 3.0, <https://commons.wikimedia.org/w/index.php?curid=12214271>



Foto 9. Posible huella de *Dimetrodon*. Prehistoric Trackways National Monument, Pérmico Temprano de Nuevo México, Estados Unidos. Foto de Medtrails - Own work, CC BY-SA 3.0, <https://commons.wikimedia.org/w/index.php?curid=16056231>



Foto 10. Yacimiento fosilífero pérmico en la Cuenca Saher Nahe, cerca de Tamba-ch-Dietharz, Alemania. Esa cuenca es la única, fuera de los Estados Unidos, que ha brindado restos de *Dimetrodon*. Foto de Erwin Meier -Own work, CC BY-SA 3.0, <https://commons.wikimedia.org/w/index.php?curid=48710350>



Figura18. Esquema simplificado del clado Chordata mostrando los géneros *Haikouichthys*, *Anglaspis*, *Stethacanthus*, *Dunkleosteus*, *Ichthyostega*, *Diplocaulus* y *Dimetrodon* a la izquierda y los grupos actuales, lejanamente relacionados con esas formas paleozoicas, a la derecha.

## Un Cataclismo Devastador

Luego de *Dimetrodon*, unos 18 millones de años después de su último registro, se produjo la gran extinción de fines del Pérmico, hace unos 250 millones de años, evento que hizo desaparecer a cerca del 90% de todas las formas de vida. Este evento fue mucho peor que el que unos 188 millones de años después exterminaría a alrededor del 75% de las formas de vida a finales del Cretácico, entre ellas a los dinosaurios no avianos.

**Las causas posibles de la extinción pérmica son muy discutidas e incluyen el impacto de un meteorito, la liberación de gases de invernadero y el desarrollo de un gran vulcanismo entre otras.** Cualesquiera que hayan sido las causas, los tiempos pérmicos acabaron con un evento demoledor para la vida terrestre y marina. Como se ha mencionado **es probable que la causa del evento Pérmico-Triásico hayan sido las erupciones masivas de los** Siberian Traps, que cubrieron millones de kilómetros cuadrados de lo que es hoy Siberia con millones de kilómetros cúbicos de basalto, y que habrían disparado un efecto invernadero descontrolado con la consiguiente destrucción de ecosistemas a nivel global. Es importante destacar que actualmente se postula que además del impacto del vulcanismo, se asoció una catástrofe adicional que fue **el incendio de ingentes cantidades de carbón y vegetación debido a ese mismo vulcanismo** (Elkins-Tanton *et al.*, 2020).

Una explicación alternativa o complementaria se ha propuesto recientemente. **Rocca et al., (2017) han documentado el posible impacto de un asteroide que habría caído al noroeste de las Islas Malvinas con una anomalía de alrededor de 250 kilómetros.** Los autores llegaron a este sitio por las anomalías magnéticas asociadas con el supuesto impactor en el fondo marino aunque ahora esté sepulta-

do por kilómetros de sedimentos. Su datación, aunque no es precisa, se considera del Paleozoico tardío posiblemente del Pérmico. Otros científicos han rechazado el posible impacto debido a una serie de características del hallazgo (McCarthy, 2017). La anomalía sigue sin una explicación universalmente aceptada. Sin embargo es bastante emocionante pensar que un acontecimiento tan importante en la historia de nuestro planeta pudiera haber sucedido aquí, en el ámbito de nuestra región, aunque estemos hablando de una época tan remota.

Los registros provenientes de Australia oriental documentan la existencia de cuevas excavadas inmediatamente después de la catástrofe probablemente por pequeñas formas mamíferoides ancestrales (McLoughlin *et al.*, 2020). Esta empecinada supervivencia cercana a un evento tan ampliamente letal nos recuerda la inquebrantable tenacidad de la vida incluso en organismos tan complejos como estos amniotas australianos. Y en un sentido muy real (aunque remoto en el tiempo) es debido a esa tenacidad que tanto el lector como el autor de este libro estamos en el mundo... *simplemente porque algunos terápsidos lograron superar esa brutal extinción y sus descendientes posteriormente desarrollaron caracteres mamalianos durante el Triásico.*

Los tiempos mesozoicos por venir serían testigos de una gran recuperación biológica que produciría, a partir de los supervivientes paleozoicos, linajes de vertebrados cuyos descendientes llegan hasta nuestros días como tortugas, cocodrilos, aves y mamíferos. Antes deberían pasar la dura prueba que significó la extinción de finales del Cretácico que, aunque de menor alcance que la de fines del Paleozoico, marcó decisivamente el desarrollo de nuestro clado, el de los mamíferos. Durante los tiempos cenozoicos nuestros parientes de sangre caliente se diversificarían exitosamente en todos los ambientes terrestres, en el mar e incursionarían en el medio aéreo también. Siempre llevando, como no, la lejana pero indeleble impronta de sus humildes orígenes paleozoicos.

## Agradecimientos

En primer lugar a Julieta Caglianone por sus hermosas, artísticas y precisas ilustraciones de los animales del bestiario. Al Geólogo Jorge F. Rodríguez por su lectura crítica del texto y sus constructivas y enriquecedoras sugerencias. A la Geóloga Andrea de Sosa Tomas, por sus amables comentarios y consejos. Al Dr. Christopher Scotese por sus magníficas reconstrucciones paleogeográficas. A la Dra. Alycia Stigall por su fotografía de los afloramientos de Fezouata. A la Editorial Universitaria de la Patagonia de la U.N.P.S.J.B. A la Facultad de Ciencias Naturales y Ciencias de la Salud de la Universidad Nacional de la Patagonia San Juan Bosco en Comodoro Rivadavia.

## Glosario

- \* **agarradera o claspers:** estructura copuladora en machos de los condricios o peces cartilagosos. Se desarrolla a partir de las aletas pélvicas. Estructuras probablemente homólogas se han registrado en algunos placodermos.
- \* **aleta caudal heterocerca:** las vértebras se extienden dentro del lóbulo superior de la cola de un pez, haciéndolo más largo que el inferior. Esta presente en peces cartilagosos como los tiburones y también en algunos peces óseos basales.
- \* **ammocoetes:** larva de las lampreas. Su anatomía es muy diferente a la de los adultos así como su alimentación. Durante este estadio la larva vive enterrada en el fondo de ríos durante varios años antes de alcanzar la adultez.
- \* **amniota:** tetrápodos que poseen un huevo con un amnios, membrana que recubre al embrión, que los independiza del agua para reproducirse.
- \* **amonites:** clado de moluscos marinos con concha extinguidos e incluidos en la clase Cephalopoda (que también agrupa a formas actuales como los pulpos y calamares).
- \* **anfioxo:** cordado basal arquetípico presente en los mares templados y tropicales de todo el mundo.
- \* **aposemático:** señal de advertencia de algunos animales hacia eventuales predadores que intenten atacarlos informando que no es bueno hacerlo debido a su naturaleza venenosa, agresiva, etc. Pueden ser colores llamativos, olores u otros mecanismos arcosaurio.
- \* **arcosaurio:** clado de amniotas diápsidos dominantes en los ecosistemas terrestres mesozoicos. Actualmente solo están representado por los cocodrilos y las aves.
- \* **arcualia:** elementos cartilagosos próximos a la notocorda y precursores de las vértebras.
- \* **Burgess Shale:** nombre de una formación geológica canadiense famosa por sus fósiles del Cámbrico que documenta organismos de la llamada "Explosión Cámbrica" muy bien preservados.
- \* **Cenozoico:** Era geológica que comenzó hace unos 66 millones de años, con la extinción de los dinosaurios no-avianos y otros grupos de organismos y se extiende hasta la actualidad. Entre los vertebrados terrestres es una época de auge de los mamíferos y de las aves.
- \* **Cisuraliano:** primera época del período Pérmico que corresponde a la parte más temprana del mismo. Su nombre deriva de ciertas regiones de Rusia donde fue identificada. Según la Carta Cronoestratigráfica 2020/03 su

duración se extiende, entre 299 y 273 millones de años atrás aproximadamente.

- \* **clados:** grupo de seres vivos que comprende a todos los descendientes de un ancestro común. Es decir es un grupo natural.
- \* **cladodonto, diente:** dientes multicuspidados una cúspide mayor principal y cúspides laterales reducidas, de tiburones del Devónico Temprano.
- \* **cladograma:** diagrama que muestra las posibles relaciones de parentesco entre un grupo de organismos.
- \* **columela:** estructura que transmite el sonido en el oído de anfibios, reptiles y aves. En los mamíferos se transforma en el estribo del oído medio.
- \* **comensalismo:** relación simbiótica donde una especie obtiene beneficios y la otra ni es beneficiada ni perjudicada.
- \* **compuesto (ojo):** ojo presente típicamente en artrópodos. Está constituido por miles de facetas u omatidios que están orientadas en direcciones ligeramente diferentes.
- \* **conductos semicirculares:** del oído interno de los craneados. Le infoman al animal sobre su posición y orientación en el espacio. Son tres pares en mamíferos pero en vertebrados basales como lampreas y mixines puede haber solo dos pares o un par.
- \* **coprolito:** excremento fosilizado.
- \* **Craneado:** clado de cordados que poseen un cráneo cartilaginoso o de hueso. Incluye a los mixines y a los vertebrados.
- \* **cresta neural:** es una población transitoria de células de los vertebrados durante el desarrollo embrionario que va a originar regiones del cráneo y la cara, cierta musculatura y algunos tejidos nerviosos entre otros.
- \* **dentina:** tejido calcificado que es uno de los mayores componentes en la construcción de los dientes.
- \* **dientes laberintodontos:** dientes en los que la capa externa de esmalte está altamente plegada y debido a lo cual obtienen su nombre. Están presentes en los peces de aletas carnosas que evolucionaron para adaptarse al ambiente terrestre y en los primeros tetrápodos como *Ichthyostega* o *Acanthostega*.
- \* **dificerca:** aleta caudal de algunos peces óseos que se estrecha más o menos simétricamente hacia la punta y donde la columna vertebral llega hasta su extremo más distal.
- \* **Eifeliano:** es una época del período Devónico que es antecedida por el Emisiano y seguida por el Givetiano. Toma su nombre de una región de Alemania. Según la Carta Cronotestratigráfica 2020 su duración se extiende entre 393 y 387 millones de años atrás aproximadamente.
- \* **eón:** gran período de tiempo geológico que se divide en eras y que

normalmente puede durar centenares de millones de años. Son eones el Fanerozoico o el Proterozoico, por ejemplo.

- \* **epifaunal:** referente a organismos que viven sobre los sedimentos depositados en el fondo de cuerpos de agua dulce o del océano.
- \* **Época 2:** es una época del Cámbrico que no tiene nombre oficial. Como serie está ubicada sobre el Terreneuviano y bajo el Miaolingiano. Corresponde al Cámbrico temprano y su duración se extiende, según la Carta Cronoestratigráfica 2020/03, entre 521 y 509 millones de años atrás, aproximadamente.
- \* **esclerito:** parte endurecida del cuerpo debido a la presencia de quitina u otras sustancias.
- \* **esclerótica:** membrana gruesa que recubre externamente el globo del ojo.
- \* **esclerotización:** proceso por el que determinados tejidos se vuelven crecientemente rígidos y duros.
- \* **esclerotizado:** rigidez incrementada de la cutícula en artrópodos debido a la presencia de quitina y determinadas proteínas.
- \* **espermatóforo:** cápsula o envoltorio conteniendo espermatozoides producida por machos de diferentes animales como artrópodos, peces o anfibios.
- \* **estribo:** hueso del oído medio de los mamíferos. Es homólogo de la columela.
- \* **estructuras homólogas:** estructuras que comparten un origen común. Como el estribo mamíferiano deriva de la columela ancestral de aves, reptiles y anfibios que a su vez deriva del hueso hiomandibular de los peces. Esos tres elementos son homólogos.
- \* **evento K/T:** el gran evento de extinción que marcó el fin del Mesozoico hace unos 66 millones de años. Entre las causas probables está el impacto de un meteorito. Cerca del 75% de la vida en el planeta desapareció en un lapso relativamente muy corto.
- \* **exuvias:** restos del exoesqueleto que quedan luego de la muda en algunos grupos de invertebrados, típicamente en los artrópodos.
- \* **generalista:** animal que puede vivir en variadas condiciones ambientales o que tiene una dieta amplia.
- \* **Givetiano:** es una época del período Devónico que es antecedida por el Eifeliano y seguida por el Frasniano. Toma su nombre de una ciudad de Francia. Según la Carta Cronoestratigráfica 2020 su duración se extiende 387 y 382 millones de años atrás aproximadamente".
- \* **grupo extinguido:** +
- \* **grupos hermanos:** grupos o clados que comparten un ancestro común
- \* **grupo monofilético:** grupo natural o clado que incluye a un ancestro común y todos sus descendientes.

- \* **grupo parafilético:** un grupo determinado que incluye al ancestro común pero no a todos sus descendientes.
- \* **Guadalupiano:** es una época del período Pérmico que es antecedida por el Cisuraliano y seguida por el Lopingiano. Toma su nombre de una región al sur de los Estados Unidos. Según la Carta Cronoestratigráfica 2020/03 su duración se extiende entre 273 y 259 millones de años atrás aproximadamente.
- \* **heterocerca:** aleta caudal en la que las vértebras se extienden dentro del lóbulo superior de la cola de un pez, haciéndolo más largo que el inferior. Está presente en peces cartilaginosos como los tiburones y también en algunos peces óseos basales.
- \* **heterodonte:** animal que tiene más de un tipo de dientes, como pasa en los mamíferos que típicamente tienen incisivos, caninos, premolares y molares.
- \* **holotipo:** ejemplar de una especie utilizado para describir formalmente la misma.
- \* **homólogo:** rasgo o estructura presente en diferentes organismos que deriva de la existencia de un ancestro común.
- \* **huesitos escleróticos:** huesos de sostén de la capa más externa del ojo. En algunos vertebrados esa capa puede tener elementos cartilaginosos u óseos.
- \* **isopedina:** hueso estratificado y sin células, con pocos minerales. Presente en las escamas ganoideas, por ejemplo.
- \* **kinesis:** movimiento.
- \* **Lagerstätte:** rocas sedimentarias que conservan restos fósiles preservados de una calidad excepcional. Literalmente, "lugar de depósito" en alemán.
- \* **línea lateral:** órgano sensorial presentes en vertebrados acuáticos para detectar vibraciones.
- \* **limolita:** roca sedimentaria detrítica. Está constituida mayormente por partículas de tamaños definidos como granos de 1/16 a 1/256 mm.
- \* **lobópodo:** panartrópodos usualmente de cuerpo blando con patas robustas. También referido a patas gruesas en general con garras.
- \* **lofotrocozoo:** es un clado monofilético que incluye, entre otros, a varios importantes phyla de invertebrados como los anélidos, moluscos y lofoforados.
- \* **lutita:** roca sedimentaria detrítica. Está constituida por grano fino y una contribución mayor de partículas de tamaños menores a 1/16 mm.
- \* **Mesozoico:** era geológica que comenzó hace 252 millones de años y terminó hace 66 millones de años, con la extinción de los dinosaurios noavianos y otros grupos de organismos. Entre los vertebrados es una época de auge de los reptiles y cuando se originan las aves y mamíferos.

- \* **metamería:** repetición serial de partes corporales a lo largo del eje longitudinal. Presente en anélidos, artrópodos, cordados, etc.
- \* **Miaolingiano:** es una época del período Cámbrico que es precedido por la innominada Época 2 y seguida por el Furongiano. Toma su nombre de una cadena montañosa de China. Según la Carta Cronoestratigráfica 2020/03 su duración se extiende entre 509 y 497 millones de años atrás aproximadamente.
- \* **monofilia:** condición compartida por los integrantes de un clado que tienen un ancestro común y poseen una serie de caracteres derivados.
- \* **narinas:** orificios externos de los canales de la nariz.
- \* **nectónico:** animales acuáticos que nadan activamente, sin depender en general de la energía de las corrientes.
- \* **notocorda:** barra flexible presente en la región dorsal de los cordados que en vertebrados va a ser reemplazada por vértebras. Puede ser sitio de fijación muscular y determina la simetría bilateral típica del clado. Está ubicada bajo el tubo nervioso dorsal y sobre el tubo digestivo.
- \* **ontogenia:** origen y desarrollo de un organismo determinado.
- \* **órgano pineal:** pequeña glándula endocrina presente en el cerebro de la mayoría de los vertebrados. Ancestralmente probablemente tuvo una función fotoreceptora.
- \* **ostariofisos:** gran clado de peces óseos cuyo monofiletismo es discutivo. Se caracterizan por poseer el aparato de Weber, relacionado con la audición.
- \* **Panartrópodos:** gran clado que incluye a los actuales tardígrados (ositos de agua), onicóforos (gusanos de terciopelo) y a los artrópodos propiamente dichos, trilobites (extinguidos), dinocáridos (*Anomalocaris*, *Aegirocassis*, *Opabinia* y *Pambdelurion* entre otros, todos extinguidos), quelicerados (arañas y escorpiones), miriápodos (cienpiés y milpiés), crustáceos e insectos.
- \* **parafilético:** grupo que incluye al último ancestro común pero no a todos los descendientes de ese antecesor.
- \* **peces ostariofisos:** gran clado de peces óseos cuyo monofiletismo es discutido. Se caracterizan por poseer el aparato de Weber, relacionado con la audición.
- \* **pelágico:** de aguas superficiales abiertas o que no está restringido al fondo del mar.
- \* **pelicosaurio:** sinápsido basal. Es un grupo parafilético y por lo tanto no natural. Dieron origen a los terápsidos grupo monofilético que dio paso a los mamíferos.
- \* **phylum:** rango taxonómico superior a clase. Existen más de treinta phyla animales.

- \* **ptictodóntido:** orden de peces placodermos. Recuerdan a las actuales quimeras y tienen estructuras similares a los **claspers** o **agarraderas**.
- \* **rádula:** órgano dentado con denticulos duros utilizados por los moluscos para alimentarse.
- \* **saco vitelino:** estructura embrionaria que suministra al embrión nutrientes, oxígeno y elimina sus desechos.
- \* **sedas:** estructuras parecidas a pelos o cerdas presentes en algunos organismos.
- \* **sésil:** organismo que se fija en un sitio determinado y queda inmóvil allí.
- \* **Siberian Traps:** gran región de Siberia, de varios millones de kilómetros cuadrados, cubierta por una gruesa capa de rocas volcánicas (basaltos) producto de las masivas erupciones que marcaron el fin del Paleozoico con la gran extinción del límite Pérmico-Triásico.
- \* **sinápsido:** vertebrados amniotas que tienen una fenestra temporal en posición inferior en el cráneo. Incluye a los llamados pelicosaurios, que en general no se considera que formen un grupo natural y que originaron a los terápsidos que a su vez originaron a los mamíferos durante el Triásico.
- \* **sinarcual:** cartílago o hueso de algunos peces formado por la fusión de cartílagos o huesos menores, como vértebras, por ejemplo.
- \* **tagmosis:** conjunto de varios segmentos que forman una unidad morfofuncional. Cabeza, tórax o abdomen de un insecto, por ejemplo.
- \* **taxones o taxa:** grupo de seres vivos considerados por los científicos como formando una unidad o categoría taxonómica. Puede ser una familia, un género, una especie, por ejemplo.
- \* **Terreneuviano:** es la época más antigua del período Cámbrico que es seguida por la Época 2. Toma su nombre de una región del Canadá. Según la Carta Cronoestratigráfica 2020/03 su duración se extiende entre 541 y 521 millones de años atrás aproximadamente.
- \* **tetrápodos:** animales con cuatro patas. Entre los vertebrados actuales, los tetrápodos son los anfibios, reptiles, aves y mamíferos.

## Bibliografía

- Abdala, F. 2018. Origen y evolución de Synapsida y origen de Mammalia. P. 422-428. En: Montero, R.;
- Agliano, A.; Sander, P. M. y Wintrich, T. 2020. Bone histology and microanatomy of *Edaphosaurus* and *Dimetrodon* (Amniota, Synapsida) vertebrae from the Lower Permian of Texas. *Anat Rec.* 1–14.
- Ahlberg, P. E., Clack, J. A., & Blom, H. 2005. The axial skeleton of the Devonian tetrapod *Ichthyostega*. *Nature*, 437, 137–140. <https://doi.org/10.1038/nature03893>
- Ahlberg P. E., Clack J. A. 2020. The smallest known Devonian tetrapod shows unexpectedly derived features. *Royal Society Open Science* 7: 192117. <http://dx.doi.org/10.1098/rsos.192117>
- Ahlberg, P.E. 2018. Early Vertebrate Evolution. Follow the footprints and mind the gaps: a new look at the origin of tetrapods *Earth and Environmental Science Transactions of the Royal Society of Edinburgh*, 1-23.
- Albert, J. S.; Johnson, D. M. y Knouft, J. H. 2009. Fossils provide better estimates of ancestral body size than do extant taxa in fishes. *Acta Zoologica (Stockholm)* 90 (Suppl. 1): 357–384.
- Anderson, P. S. L. y Westneat, M. W. 2007. Feeding mechanics and bite force modelling of the skull of *Dunkleosteus terrelli*, an ancient apex predator. *Biology Letters* doi:10.1098/rsbl.2006.0569.
- Anderson, P. 2008. Shape variation between arthrodire morphotypes indicates possible feeding niches. *Journal of Vertebrate Paleontology* 28(4):961–969.
- Anderson, P. S. y Westneat, M. W. 2009. A biomechanical model of feeding kinematics for *Dunkleosteus terrelli* (Arthrodira, Placodermi). *Paleobiology*, 35(2), pp. 251–269.
- Angielczyk, K. D. y Schmitz L. 2014. Nocturnality in synapsids predates the origin of mammals by over 100 million years. *Proc. Biol. Sci.* doi: 10.1098/rspb.2014.1642.
- Baden, T.; Euler, T. y Berens, P. 2019. Understanding the retinal basis of vision across species. *Nature Reviews Neuroscience* <https://doi.org/10.1038/s41583-019-0242-1>
- Balcombe, J. 2016. What a fish knows. The inner lives of our underwater cousins. *Scientific American*. Primera edición. New York. ISBN 978-0-374-53709-8
- Baur, G. y Case, E. C. 1899. The History of the Pelycosauria, with a Description of the Genus *Dimetrodon*, Cope. *Transactions of the American Philosophical Society, New Series*, Vol. 20, No. 1, pp. 5-62.

- Bendix-Almgreen, W.; Clack, J. y Olsen, H. 1990. Upper Devonian tetrapod palaeoecology in the light of new discoveries in East Greenland. *Terra Nova*. Doi 10.1111/j.1365-3121.1990.tb00053.x
- Bengtson, S. y Conway Morris, S. 1984. A comparative study of Lower Cambrian *Halkieria* and Middle Cambrian *Wiwaxia*. *Lethaia*, Vol. 17, pp. 307-329.
- Bergström, J. 1986. *Opabinia* and *Anomalocaris*, unique Cambrian 'arthropods'. *Lethaia*, Vol. 19, pp. 241-246.
- Bergström, J. y Xian-Guang, H. 2003. Arthropod origins. *Bulletin of Geosciences*, Vol. 78, No. 4, 323-334. Czech Geological Survey.
- Berman, D. ; Robert R. Reisz, Thomas Martens, and Amy C. Henrici. 2001. A new species of *Dimetrodon* (Synapsida : Sphenacodontidae) from the Lower Permian of Germany records first occurrence of genus outside of North America. *Can. J. Earth Sci.* 38: 803-812.
- Bicknell, Russell D. C. and Holland, Brayden. 2020. Injured trilobites within a collection of dinosaurs: Using the Royal Tyrrell Museum of Palaeontology to document Cambrian predation. *Palaeontologia Electronica*, 23(2):a33. [https://doi.org/10.26879/1087\\_palaeo-electronica.org/content/2020/3094-injured-trilobites-in-the-tmp](https://doi.org/10.26879/1087_palaeo-electronica.org/content/2020/3094-injured-trilobites-in-the-tmp)
- Bond, D. y Grasby, S. 2020. Late Ordovician mass extinction caused by volcanism, warming, and anoxia, not cooling and glaciation. *Geology*, v. 48, p. 777-781, <https://doi.org/10.1130/G47377.1>
- Braddy, S. 2001. Eurypterid palaeoecology: palaeobiological, ichnological and comparative evidence for a "mass-moult-mate" hypothesis. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 172, 115-132.
- Braddy, S.; Poschmann, M. y Tetlie, E. 2008. Giant claw reveals the largest ever arthropod. *Biology Letters*. doi:10.1098/rsbl.2007.0491
- Briggs, D. E. y Robinson, R. 1984. Exceptionally preserved nontrilobite arthropods and *Anomalocaris* from the Middle Cambrian of Utah. *The University of Kansas Paleontological Contributions*, paper 111, pp. 1- 23.
- Briggs, D. E.; Dalingwater, J.E. y Selden, P.A. 1991. Biomechanics of locomotion of fossil arthropods. En *Biomechanics and evolution* editado por J. M. Rayner y R. J. Wootton. Cambridge University Press.
- Briggs D.E.G. 2015. Extraordinary fossils reveal the nature of Cambrian life: a commentary on Whittington (1975) 'The enigmatic animal *Opabinia regalis*, Middle Cambrian, Burgess Shale, British Columbia'. *Phil. Trans. R. Soc. B*.370: 20140313.
- Briggs, D. y Roach, B. 2020. Excavating eurypterids, giant arthropods of the Palaeozoic. *Geology Today*. Vol. 36, No. 1, p. 16-21.
- Brink, K.S.; LeBlanc, A. R.; Reisz, R. R. 2014 First record of plicidentine in

- Synapsida and patterns of tooth root shape change in Early Permian sphenacodontians. *Naturwissenschaften* <https://doi.org/10.1007/s00114-014-1228-5>
- Brink, K. S. y Reisz, R. R. 2014. Hidden dental diversity in the oldest terrestrial apex predator *Dimetrodon*. *Nature Communications*, DOI 10.1038/ncomms4269.
- Brink, K. S.; MacDougall, M. y Reisz, R. 2019. *Dimetrodon* (Synapsida: Sphenacodontidae) from the cave system at Richards Spur, OK, USA, and a comparison of Early Permian-aged vertebrate paleoassemblages. *The Science of Nature* (2019) 106: 2 <https://doi.org/10.1007/s00114-018-1598-1>
- Brusatte, S. L.; Niedzwiedzki, G. y Butler, R. J. 2011. Footprints pull origin and diversification of dinosaur stem lineage deep into Early Triassic. *Proc. R. soc. B* (2011) 278, 1107-1113 doi: 10.1098/rspb.2010.1746
- Bryse, K. 2008. From weird wonders to stem lineages: the second reclassification of the Burgess Shale fauna *Stud. Hist. Phil. Biol. & Biomed. Sci.* 39, 298-313.
- Budd, G. E. 1996: The morphology of *Opabinia regalis* and the reconstruction of the arthropod stem-group. *Lethaia* 29: 1-14. Oslo.
- Budd, G. E. , 1997. Stem group arthropods from the Lower Cambrian Sirius Passet fauna of North Greenland. En Fortey, Richard A; Thomas, Richard H (eds.). *Arthropod relationships*.
- Budd, G. E. 1998. Arthropod body-plan evolution in the Cambrian with an example from anomalocaridid muscle. *Lethaia*, Val. 31, pp. 197-210.
- Budd, G. E. y Telford, M. 2009. The origin and evolution of arthropods. *Nature*, Vol 457|12 February 2009|doi:10.1038/nature07890
- Caron, J. B. y Aria, C. 2017. Cambrian suspension-feeding lobopodians and the early radiation of panarthropods. *BMC Evolutionary Biology* 17:29.
- Carr, R. K. 2010. Paleocology of *Dunklesteus terrelli* (Placodermi: Arthrodira). *Kirtlandia*, the Cleveland Museum of Natural History kirt-57-00-04.3d.
- Carta Cronoestratigráfica Internacional 2020 / 03. <https://stratigraphy.org/ICSchart/ChronostratChart2020-03.pdf> . Actualizada a partir de: Cohen, K. M., Finney, S. C., Gibbard, P. L. & Fan, J. X. (2013; updated). The ICS International Chronostratigraphic Chart. *Episodes* 36: 199-204.
- Chaney, D.; Sues, H. y Dimichelle, W. 2005. A juvenile skeleton of the neotridean amphibian *Diplocaulus* and associated flora and fauna from the Mitchell Creek flats locality (Upper Waggoner Ranch Formation, Early Permian), Baylor County, Texas, USA. Lucas, S.G. and Zeigler, K.E., eds., *The Nonmarine Permian*, New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin No. 30.

- Chen, J., y Zhou, G. 1997. Biology of the Chengjiang fauna. Pp. 11–106 en J. Chen, Y. Cheng, y H. Van Iten, eds. *The Cambrian explosion and the fossil record*. National Museum of Natural Science, Taichung, Taiwan.
- Clack, J., Ahlberg P., Finney, S., Dominguez Alonso P., Robinson, J y Ketcham, R. 2003a. A uniquely specialised ear in a very early tetrapod. *Nature*. 425, 65-6.
- Clack, J. 2006a. The emergence of early tetrapods. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 232, 167– 189
- Clack, J. 2006. Ichthyostega. Version 09 February 2006. <http://tolweb.org/Ichthyostega/15015/2006.02.09> in The Tree of Life Web Project, <http://tolweb.org/>.
- Coates, M. y Sequeira, S. 2010. A new stethacanthid chondrichthyan from the lower Carboniferous of Bearsden, Scotland. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 21:3, 438-459.
- Coatham SJ, Vinther J, Rayfield EJ, Klug C. 2020 Was the Devonian placoderm Titanichthys a suspension feeder? *R. Soc. Open Sci.* 7: 200272. <http://dx.doi.org>
- Cohen, K.M., Finney, S.C., Gibbard, P.L. & Fan, J.-X. 2013 (actualizada). The ICS International Chronostratigraphic Chart. *Episodes* 36: 199-204.
- Collins, D. 1996. The “evolution” of Anomalocaris and its classification in the arthropod class Dinocarida (nov) and order Radiodonta (nov). *Journal of Paleontology*, 70:280–293.
- Conway Morris, S. 1977. A new metazoan from the Cambrian Burgess Shale of British Columbia *Palaeontology*, 20: 623-640.
- Conway Morris, S. 1989. Burgess Shale faunas and the Cambrian explosion. *Science*, 246, 339–346.
- Cruikshank, A. R. I. y Skews, B. W. 1980. The Functional Significance of Nectridean Tabular Horns (Amphibia: Lepospondyli). *Proceedings of the Royal Society of London B* 209:513–537.
- Dahl, T. W. y Arens S. K. M. 2020. The impacts of land plant evolution on Earth's climate and oxygenation state– An interdisciplinary review. *Chemical Geology* 547 119665
- Daley, A. C. 2010. Morphology and evolutionary significance of the anomalocaridids. Tesis. Uppsala Universitet, 40 pp.
- Daley, A. C.; Antcliffe, J.B.; Drage, H.B. y Pates, S. 2018. Early fossil record of Euarthropoda and the Cambrian Explosion. [Doi/10.1073/pnas.1719962115](https://doi.org/10.1073/pnas.1719962115). *PNAS*, vol. 115, nº 21, 5323-5331.
- Daley, A. C. y Bergström, J. 2012. The oral cone of Anomalocaris is not a classic “peytoia”. *Naturwissenschaften* 99:501–504.

- Daley, A. C., Paterson, J. R., Edgecombe, G. D., García-Bellido, D. C., y Jago, J. B.. 2013. New anatomical information on *Anomalocaris* from the Cambrian Emu Bay Shale of South Australia and a reassessment of its inferred predatory habits. *Palaeontology*, 56:971–990.
- Daley, A. C. y Edgecombe, G. D. 2014. Morphology of *Anomalocaris canadensis* from the Burgess Shale. *Journal of Paleontology*, 88(1), p. 68–91.
- Daley, A. 2016. The ecology and evolution of the anomalocaridids. 14th Swiss Geoscience Meeting, Geneva.
- Daley, AC; Antcliffe, JB; Drage, HB y Pates, S. 2018. Early fossil record of Euarthropoda and the Cambrian Explosion. [Doi/10.1073/pnas.1719962115](https://doi.org/10.1073/pnas.1719962115) . PNAS, vol. 115, n° 21, 5323–5331.
- Edgecombe, G. y Legg, D. 2014. Origins and early evolution of arthropods. *Palaeontology*, Vol. 57, Part 3, pp. 457–468.
- Elkins-Tanton, L.T., Grasby, S.E., Black, B. A., Veselovskiy, R. V., Ardakani, O. H. y Goodarzi, F. 2020. Field evidence for coal combustion links the 252 Ma Siberian Traps with global carbon disruption: *Geology*, v. 48, p. 986–991, <https://doi.org/10.1130/G47365.1>
- Erickson GM, Gignac PM, Stepan SJ, Lappin AK, Vliet KA, Brueggen JD, Inouye BD, Kledzik D, Grahame JW Webb. 2012. Insights into the Ecology and Evolutionary Success of Crocodylians Revealed through Bite- Force and Tooth- Pressure Experimentation. *PLoS ONE* 7(3): e31781. [doi:10.1371/journal.pone.0031781](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0031781)
- Fang, J.; Wua, H.; Fang, Q.; Shia, M.; Zhang, S.; Yang, T.; Lia, H. y Cao, L. 2020. Cyclostratigraphy of the global stratotype section and point (GSSP) of the basal Guzhangian Stage of the Cambrian Period. *Palaeogeography, Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 540. 109530
- Faure-Brac ,M.G. y Cubo J. 2020. Were the synapsids primitively endotherms? A palaeohistological approach using phylogenetic eigenvector maps. *Phil. Trans. R. Soc. B* 375: 20190138. <http://dx.doi.org/10.1098/rstb.2019.0138>
- Feller, K.; Sharkey, C.; McDuffee-Altekruse, A. et al., 2020. Surf and turf vision: Patterns and predictors of visual acuity in compound eye evolution, *Arthropod Structure & Development*, <https://doi.org/10.1016/j.asd.2020.101>
- Ferrón, H.; Martínez-Pérez, C. y Botella, H. et al. 2017. Ecomorphological inferences in early vertebrates: reconstructing *Dunkleosteus terrelli* (Arthrodira, Placodermi) caudal fin from palaeoecological data. *PeerJ* 5:e4081; DOI 10.7717/peerj.4081
- Fischer, O. y Schoenemann, B. 2019. Why are Bones in Vertebrate Eyes? Morphology, Development and Function of Scleral Ossicles in Vertebrate eyes-a Comparative Study. *Journal of Anatomy and Physiological Studies*, Volume 3(2).

- Florides, G. A.; Wrobel, L. C.; Kalogirou, S. A. y Tassou, S. A. 1999. A thermal model for reptiles and pelycosaurs. *Journal of Thermal Biology* 24, 1-13.
- Florides, G. A.; Kalogirou, S. A., Tassou, S. A. y Wrobel, L. C. 2001. Natural environment and thermal behaviour of *Dimetrodon limbatus*. *Journal of Thermal Biology* 26, 15-20.
- Flower, R. H. y Wayland Smith, R. 1952. Cyathaspid fishes of Vernon Shale of New York. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology at Harvard College*. Vol. 107, N° 6.
- Frey, L. 2019. A new fossil-Lagerstätte from the Late Devonian of Morocco: faunal composition, taphonomy and paleoecology. University of Zurich, Faculty of Science.
- Gabbott, S. E.; Zalasiewicz, J. y Collins, D. 2008. Sedimentation of the Phyllopod Bed within the Cambrian Burgess Shale Formation of British Columbia *Journal of the Geological Society, London*, Vol. 165, pp. 307– 318.
- Gaines, R.; Hammarlund, E.; Houe, X.; Qie, C.; Gabbott, S.; Zhaog, Y.; Peng, J. y Canfield, D. 2012. Mechanism for Burgess Shale-type preservation PNAS, vol. 109, no. 14 p. 5180–5184.
- Gámez Vintaned, J.A., Liñán, E. y Zhuravlev, A. Y. 2011. A New Early Cambrian Lobopod-Bearing Animal (Murero, Spain) and the Problem of the Ecdysozoan Early Diversification P. Pontarotti (ed.), *Evolutionary Biology – Concepts, Biodiversity, Macroevolution and Genome Evolution*, DOI 10.1007/978-3-642-20763-1\_12.
- Gan, T., Luo, T., Pang, K., Zhou, C., Zhou, G., Wan, B., Li, G., Yi, Q., Czaja, A. y Xiao, S. 2021. Cryptic terrestrial fungus-like fossils of the early Ediacaran Period. *Nature Communications*, 12:641. <https://doi.org/10.1038/s41467-021-20975-1>
- Germain, D. 2010. The Moroccan diplocaulid: the last lepospondyl, the single one on Gondwana. *Historical Biology*, Vol. 22, Nos. 1–3, 4–39.
- Getty, P. y Hagadom, J. 2008. Reinterpretation of *Climactichnites Logan* 1860 to Include Subsurface Burrows, and Erection of *Musculopodus* for Resting Traces of the Trailmaker. *Journal of Paleontology*: November 2008, Vol. 82, No. 6, pp. 1161-1172.
- Google Pro Paleogeography.
- Gould, J.S. *La vida maravillosa*. 1989. Editorial Crítica. ISBN: 9788484322695. QualityEbook v0.72
- Gradstein, F.; Ogg, J. y Hilgen, F. 2012. On the Geologic Time Scale. *Newsletters on Stratigraphy*, Vol. 45/2, 171–188.
- Haack, S. C. 1986. A Thermal Model of the Sailback Pelycosaur. *Paleobiology*, Vol. 12, N°4, 450-458.

- Hagadorn, J. W. 2002. Burgess Shale: Cambrian Explosion in Full Bloom. En Burgess Shale Type-Localities: The Global Picture. Bottjer, D.J.; Etter, W.; Hagadorn, J.W. y Tang, Cm. (eds.).
- Hall, L., Ryan, M., and E. Scott. 2016. Possible evidence for cannibalism in the giant arthropod Dunkleosteus, the apex predator of the Cleveland Shale Member (Fammenian) of the Ohio Shale. *Journal of Vertebrate Paleontology, Programs and Abstracts*, 2016, 148.
- Herbst, E.; Doube, M.; Smithson, T.; Clack, J. y Hutchinson, J. 2019. Bony lesions in early tetrapods and the evolution of mineralized tissue repair. *Paleobiology*, 45(4), pp. 676–697 DOI: 10.1017/pab.2019.31
- Hilton, A., 2014. Phylogeny of Hallucigenia. 17 pp.
- Hoernes, R. 1904. Über Koprolithen und Entherolithen: *Biologie Centralblatte*, Leipzig, v. 24, p. 566–576.
- Hotton III, N. 1959. The Pelycosaur tympanum and early evolution of the middle ear. *Evolution*, Vol. 13, No. 1, pp. 99-121-
- Hou, X.; Bergström, J. y Ahlberg, P. 1995. Anomalocaris and other large animals in the Lower Cambrian Chengjiang fauna of southwest China. *GFF*, Vol. 117 (Pt. 3, September), pp. 163-183.
- House, M. R. 1975. Faunas and time in the marine devonian. *Proceedings of the Yorkshire Geological Society*. Vol. 40. Part 40, N°27, pp. 459-490.
- Huang, H.; Gao, Y.; Jones, M. M.; Tao, H.; Carroll, A. R.; Ibarra, D. E.; Wu, H.; Wang, C. 2020. Astronomical forcing of Middle Permian terrestrial climate recorded in a large paleolake in northwestern China. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 550 (2020) 109735
- Janis CM, Napoli JG, Warren DE. 2020 Palaeophysiology of pH regulation in tetrapods. *Phil. Trans. R. Soc. B* 375: 20190131. <http://dx.doi.org/10.1098/rstb.2019.0131>
- Janvier, P. 2003. Vertebrate characters and the Cambrian vertebrates. *C. R. Palevol* 2 . 523–531
- Jarvik, E. 1996. The Devonian tetrapod Ichthyostega. *Fossils Strata* 40. 213 pp.
- Joachimsky, M. M.; Breisig, S. Buggisch, W.; Talent, S. A.; Mawson, R.; Gereke, M.; Morrow, J. R.; Day, J. y Weddige, K. 2009. Devonian climate and reef evolution: Insights from oxygen isotopes in apatite. *Earth and Planetary Science Letters* 284 (2009) 599–609.
- Johanson, Z.; Trinajstić, K.; Cumbaa, S. y Ryan, M. 2019. Fusion in the vertebral column of the pachyosteomorph arthropod Dunkleosteus terrelli ('Placodermi'). *Palaeontologia Electronica* 22.2.20A 1-13 <https://doi.org/10.26879/72>.
- Jones, K.; Dickson, B.; Angielczyk, K y Pierce, S. 2021. Adaptive landscapes

- challenge the “lateral-to-sagittal” paradigm for mammalian vertebral evolution. *Current Biology*, <https://doi.org/10.1016/j.cub.2021.02.009>
- Keating, J. N. 2013. Fossil Focus: Heterostraci. <http://www.palaeontologyonline.com/articles/2013/fossil-focus-heterostraci/>.
- Krilloff, A.; Germain, D.; Canoville, A.; Vincent, P.; Sache, M. y Laurin, M. 2008. Evolution of bone microanatomy of the tetrapod tibia and its use in palaeobiological inference. *J. Evol. Biol.* 21, 807–826.
- Kuznetsov, A. 2020. Reconstructing serial homology with a special emphasis on the nature of limbs in vertebrates and with references to Cruveilhier, Wyman, Belogolowy, and Balinsky. *Journal of Morphology*; 281:1617–1627.
- Lacalli, T. 2012. The Middle Cambrian fossil Pikaia and the evolution of chordate swimming. *EvoDevo*, 3:12, 6 pp.
- Lamsdell, J.; McCoy, V.; Perron-Feller, O.; Hopkins, M. 2020. Air Breathing in an Exceptionally Preserved 340-Million-Year-Old Sea Scorpion. *Current Biology* 30, 4316–4321 <https://doi.org/10.1016/j.cub.2020.08.034>
- Larsen, P.; Olsen, H. y Clack, J. 2008. The Devonian basin in East Greenland—Review of basin evolution and vertebrate assemblages, in Higgins, A.K., Gilotti, J.A., and Smith, M.P., eds., *The Greenland Caledonides: Evolution of the Northeast Margin of Laurentia: Geological Society of America Memoir* 202, p. 273–292, doi: 10.1130/2008.1202(11).
- Lerosey-Aubril, r. y Pates, S. 2018. New suspension-feeding radiodont suggests evolution of microplanktivory in Cambrian macronekton. *Nature Communications*, 9:3774, DOI: 10.1038/s41467-018-06229-7.
- Liu, J., Shu, D., Han, J., Zhang, Z., and Zhang, X. 2006. A large xenusiid lobopod with complex appendages from the Lower Cambrian Chengjiang Lagerstätte. *Acta Palaeontologica Polonica* 51 (2): 215–222.
- Liu, J., Shu, D., Han, J., Zhang, Z. y Zhang, X. 2008. Origin, diversification, and relationships of Cambrian lobopods. *Gondwana Research* 14, 277–283.
- Liu, J.; Steiner, M.; Dunlop, J.; Keupp, H.; Shu, D.; Ou, Q.; Han, J.; Zhang, Z. & Zhang, X. 2011. An armoured Cambrian lobopodian from China with arthropod-like appendages. *Nature*, Vol. 470, p. 526–530.
- Liu, J. 2011. Ecology of cambrian lobopodians. *En Cambrian Stratigraphy and Paleontology of Northern Arizona and Southern Nevada*. P. 291. Flagstaff, Arizona.
- Long, J. A.; Trinajstić, K.; Young, G. C. y Senden, T. 2008. Live birth in the Devonian Period. *Nature Letters*. Vol. 453. doi:10.1038/nature06966.
- Long, J. A.; Trinajstić, K. y Johanson, Z. 2009. Devonian arthropod embryos and the origin of internal fertilization in vertebrates. *Nature Letters*. Vol 457, doi:10.1038/nature07732.

- Lucas, S.; Lozovsky, V. y Shishkin, M. 1999. Tetrapod footprints from Early Permian redbeds of the Northern Caucasus, Russia. *Ichnos* 6, 277–281.
- Lucas, S., Kollar, A.; Berman, D. y Heinrich, A. 2016. Pelycosaurian-grade (Amniota; Synapsida) footprints from the Lower Permian Dunkard Group of Pennsylvania and West Virginia. *Annals of Carnegie Museum*. Vol 83, number 4, pp. 287–294
- Lund, R., 1986. On *Damocles serratus*, nov. gen. et sp. (Elasmobranchii: Cladodontida) from the Upper from the Upper Mississippian Bear Gulch Limestone of Montana, *Journal of Vertebrate Paleontology*, 6:1, 12- 19, DOI: 10.1080/02724634.1986.10011594.
- Ma, X.; Hou, X.; Aldridge, R.; Siveter, D.; Gabbott, S.; Purnell, M.; Parker, A.; y Edgecombe, G. 2012. Morphology of Cambrian lobopodian eyes from the Chengjiang Lagerstätte and their evolutionary significance. *Arthropod Structure & Development* 41, 495-504.
- Ma, X.; Edgecombe, G.; Legg, D. y Hou, X. 2014. The morphology and phylogenetic position of the Cambrian lobopodian *Diania cactiformis*. *Journal of Systematic Palaeontology*. Volume 12, Issue 4.
- Mann, A. and Reisz R. 2020. Antiquity of “Sail-Backed” Neural Spine Hyper-Elongation in Mammal Forerunners. *Front. Earth Sci.* 8:83. doi: 10.3389/feart.2020.00083
- Mazurek, D. 2017. Sails at the water: ecological convergence between sphenacodontids and spinosaurids? *PeerJ Preprints* | <https://doi.org/10.7287/peerj.preprints.2917v2>
- McCall, C. 2019. A hypothetical reconstruction of *Hallucigenia* *PeerJ Preprints*, <https://doi.org/10.7287/peerj.preprints.27551v1> | CC BY 4.0 Open Access
- McCarthy, D., Aldiss, D., Arsenikos, S., Stone, P., & Richards, P. 2017. Comment on “Geophysical evidence for a large impact structure on the Falkland (Malvinas) Plateau”, *Terra Nova*; 29:233–237.
- McLoughlin, S.; Mays, C.; Vajda, V.; Bocking, M.; Frank, T. y Fielding, C. 2020. Dwelling in the dead zone. Vertebrate burrows immediately succeeding the end permian extinction event in Australia. *Palaios*, v. 35, 342– 357. DOI: <http://dx.doi.org/10.2110/palo.2020.007>
- Maisey, J. 2009. The spine-brush complex in symmoriiform sharks (Chondrichthyes; Symmoriformes), with comments on dorsal fin modularity, *Journal of Vertebrate Paleontology*, 29:1, 14-24, DOI: 10.1671/039.029.0130
- McCoy, V.; Lamsdell, J.; Poschmann, M.; Anderson, R. y Briggs, D. 2015. All the better to see you with: eyes and claws reveal the evolution of divergent ecological roles in giant pterygotid eurypterids. *Biol. Lett.* 11: 20150564. <http://dx.doi.org/10.1098/rsbl.2015.0564>

- McKerrow, W.S.; Scotese, C. R. y Brasier, M. D. 1992. Early Cambrian continental reconstruction. *Journal of the Geological Society*, v.149; p 599-606.
- Mednikov, D. 2014. Urodelans, Ichthyostega and the Origin of the Tetrapod Limb. *Paleontological Journal*, Vol. 48, No. 10, pp. 1092–1103.
- Montañez IP, Norris RD, Algeo T, Chandler MA, Johnson KR, et al. 2011. *Understanding Earth's Deep Past: Lessons for Our Climate Future*. Washington, DC: Natl. Acad. Press. 161 pp.
- Montero, R. y Autino, A. G. 2018. *Sistemática y filogenia de los vertebrados, con énfasis en la fauna argentina*. Tercera edición. Versión optimizada para celular. Editorial Independiente, San Miguel de Tucumán, Argentina, 1580 pp. ISBN 1.978-987-42-9721
- Moodie RL. 1923. *Paleopathology: an introduction to the study of ancient evidences of disease*. Urbana, IL: University of Illinois Press.
- Moysiuk, J. y Caron, J. B. 2021. Exceptional multifunctionality in the feeding apparatus of a mid-Cambrian radiodont. *Paleobiology*, pp. 1-2. DOI: 10.1017/pab.2021.19.
- Murdock, JE.; Gabbott, S.; Mayer, G. y Purnell, MA. 2014. Decay of velvet worms (Onychophora), and bias in the fossil record of lobopodians. *BMC Evolutionary Biology*, 14:222. Doi:10.1186/s12862-014-0222-z
- Murdock, D. 2020. The 'biomineralization toolkit' and the origin of animal skeletons. *Biological Review*, doi: 10.1111/brv.12614 Cambridge Philosophical Society.
- Nedin, C. 1999. Anomalocaris predation on non mineralized and mineralized trilobites. *Geology*. V.27, N°11, p. 987-990.
- Neenan J, Ruta M, Clack J, Rayfield E. 2014. Feeding biomechanics in Acanthostega and across the fish– tetrapod transition. *Proc. R. Soc. B* 281: 20132689. <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2013.2689>
- Nesbitt, SJ; Barrett, PM; Werning, S; Sidor, CA y Charig, AJ. 2013. The oldest dinosaur? A Middle Triassic dinosauriform from Tanzania. *Biol Lett*. 9:20120949. <http://dx.doi.org/10.1098/rsbl.2012.0949>
- O'Brien, L. J., Caron, J.B. y Gaines, R. R. 2014. Taphonomy and depositional setting of the Burgess Shale Tulip Beds, Mount Stephen, British Columbia. *Palaios*, v. 29, 309–324.
- Organ, C.; Struble, M.; Canoville, A.; Buffrénil, V. y Laurin, M. 2016. Macroevolution of genome size in sarcopterygians during the water–land transition. *Comptes Rendus Palevol* 15, 65–73.
- Ortega-Hernández, J. 2014. Making sense of 'lower' and 'upper' stem-group Euarthropoda, with comments on the strict use of the name Arthropoda von

- Siebold, 1848 Biol. Rev. doi: 10.1111/brv.12168
- Ortega-Hernández, J. 2015. Lobopodians. *Curr. Biol.* 25, R873–R875.
- Ortega-Hernández, J. 2016. Making sense of ‘lower’ and ‘upper’stem-group Euarthropoda, with comments on the strict use of the name Arthropoda von Siebold, 1848. *Biological Reviews Biol. Rev.* (2016), 91, pp. 255– 273. 255. Doi: 10.1111/brv.12168
- Ortega-Hernández , J. y Budd, G.E. 2016 The nature of non-appendicular anterior paired projections in Palaeozoic total-group Euarthropoda. *Arthropod Structure & Development* 45; 185-199 .
- Ortega-Hernández, J.; Janssen, R. y Budd, G.E. 2017. Origin and evolution of the panarthropod head - A palaeobiological and developmental perspective *Arthropod Structure & Development* 46, 354-379
- Ortega-Hernández J, Lerosey-Aubril R, Pates S. 2019 Proclivity of nervous system preservation in Cambrian Burgess Shale-type deposits. *Proc. R. Soc. B* 286: 20192370. <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2019.2370>
- Ou, Q. y Mayer, G. 2018. A Cambrian unarmoured lobopodian, †*Lenisambulatrix humboldti* gen. et sp. nov., compared with new material of †*Diania cactiformis*. *Scientific Reports* 8:13667, DOI:10.1038, s41598-018-31499-y.
- Pappas, S. 2013. Finned Monster Chomped Heads Off Ancient Amphibians. *LiveScience*
- Parker, A. 1998. Colour in Burgess Shale animals and the effect of light on evolution in the Cambrian *Proc. R. Soc. Lond. B* (1998) 265, 967^972
- Paterson, J. R.; García Bellido, D. C.; Lee, M. S. Y.; Brock, G. A.; Jago, J. B. y Edgecombe, G. D. 2011. Acute vision in the giant Cambrian predator *Anomalocaris* and the origin of compound eyes. *Nature*, 480, P. 237-240.
- Paterson, J.R., Edgecombe. G.D., Garcia-Bellido, D.C. 2020. Disparate compound eyes of Cambrian radiodonts reveal their developmental growth mode and diverse visual ecology. *Science Advances*, 2020; 6 : eabc6721
- Pates, S.; Daley, A.; Edgecombe, G.; Cong, P. y Lieberman, B. 2019. Systematics, preservation and biogeography of radiodonts from the Southern Great Basin, USA, during the Upper Dyeran (Cambrian Series 2, stage 4). *Papers in Paleontology*, pp. 1-28. doi: 10.1002/spp2.1277.
- Pates S, Lerosey-Aubril R, Daley AC, Kier C, Bonino E, Ortega-Hernández J. 2021. The diverse radiodont fauna from the Marjum Formation of Utah, USA (Cambrian: Drumian). *PeerJ* 9:e10509 DOI 10.7717/peerj.10509
- Pates, S.; Wolfe, JM.; Lerosey-Aubril, R.; Daley, AC y Ortega-Hernández, J. 2021. New opabiniid diversifies the weirdest wonders of the euarthropod lower stem group <https://doi.org/10.1101/2021.03.10.434726> doi: bioRxiv preprint.

- Peel, J. S. 2017. Mineralized gutfills from the Sirius Passet Lagerstätte (Cambrian Series 2) of North Greenland, *GFF*, 139:2, 83-91, DOI: 10.1080/11035897.2016.12600514
- Pierce, S; Clack, J. y Hutchinson, J. 2012. Three-dimensional limb joint mobility in the early tetrapod *Ichthyostega*. *Nature*, Vol. 486, 523-527.
- Pierce, S.; Hutchinson, J. y Clack, J. 2013. Historical Perspectives on the Evolution of Tetrapodomorph Movement. *Integrative and Comparative Biology*, volume 53, number 2, pp. 209–223 doi:10.1093/icb/ict022.
- Piper, D. 1972. Sediments of the Middle Cambrian Burgess Shale, Canada. *Lethaia*, Vol. 5, pp. 169-175.
- Poschmann, M. & Simon J. Braddy. 2010. Eurypterid trackways from Early Devonian tidal facies of Alken an der Mosel (Rheinisches Schiefergebirge, Germany) *Palaeobio Palaeoenv* (2010) 90:111–124 DOI 10.1007/s12549-010-0024-2
- Molnar, J.; Diogo, R., Hutchinson, J. y Pierce, S. 2020. Evolution of Hindlimb Muscle Anatomy Across the Tetrapod Water-to-Land Transition, Including Comparisons With Forelimb Anatomy. *The Anatomical Record*, 303:218–234.
- Purnell, Ma. 2002. Feeding in extinct jawless heterostracan fishes and testing scenarios of early vertebrate evolution. *Proc. R. Soc. Lond. B.* 269, 83± 88- DOI 10.1098/rspb.2001.1826.
- Rakociński, M.; Marynowski, L.;Pisarzowska, A.;Bełdowski, J.; Siedlewicz, G.; Zatoń, M.; Perri, M.; Spalletta, C. y Schönlaub, H.; 2020. Volcanic related methylmercury poisoning as the possible driver of the end-Devonian Mass Extinction. *Scientific Reports*. 10:7344 | <https://doi.org/10.1038/s41598-020-64104-2> 1
- Rega, E.; Noriega, K. Sumida, S.; Huttenlocker, A.; Lee, A. y Kennedy, B. 2012. Healed Fractures in the Neural Spines of an Associated Skeleton of *Dimetrodon*: Implications for Dorsal Sail Morphology and Function. *Fieldiana Life and Earth Sciences*.5: 104-111. <https://doi.org/10.315.8/2158-5520-5.1.104>.
- Rinehart, L. y Lucas, S. 2001. A statistical analysis of a growth series of the permian nectridean *Diplocaulus magnicornis* showing two-stage ontogeny. *Journal of Vertebrate Paleontology* 21(4):803–806.
- Reichow, M.; Pringle, M.; Al'Mukhamedov, A.; Allen, M.; Andreichev, V.; Buslov, M.; Davies, C.; Fedoseev, C.; Fitton, J.; Inger, S.; Medvedev, A.; Mitchell, C.; Puchkov, V.; Safonova, I.; Scott, R.; Saunders, A. 2009. The timing and extent of the eruption of the Siberian Traps large igneous province: Implications for the end- Permian environmental crisis. *Earth and*

- Planetary Science Letters 277 (2009) 9–20
- Rocca, M.; Rampino, M. y Baez Presser, J. 2017 Geophysical evidence for a large impact structure on the Falkland (Malvinas) Plateau. *Terra Nova*; 29:233–237.
- Romer, A. S. 1927. Notes on the Permo-Carboniferous reptile *Dimetrodon*. *Journal of Geology* 35:673-689.
- Romer, A. S. y Price, L. I. 1940. Review of the Pelycosauria. *Geol. Soc. Amer. Spec. Paper*, 28.
- Rubidge, B. S. y Sidor, C. A. 2001. Evolutionary Patterns among Permo-Triassic Therapsids. *Annual Review of Ecology and Systematics*, Vol. 32, pp. 449-480.
- Saleh, F.; Vaucher, R.; Antcliffe, J.; Daley, A.; El Hariri, K.; Kouraiss, K.; Lefebvre, B.; Martin, E.; Perrillat, J.; Sansjofre, P.; Vidal, M. y Pittet, B. 2021. Insights into soft-part preservation from the Early Ordovician Fezouata Biota. *Earth-Science Reviews* 213, 103464
- Sander, M. P. 1989. Early Permian depositional environments and pond bonebeds in central Archer County, Texas. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 69: 1 21.): 1 21
- Schoenemann, B.; Poschmann, M. y Clarkson, E. 2019. Insights into the 400 million-year old eyes of giant sea scorpions (Eurypterida) suggest the structure of Palaeozoic compound eyes. *Scientific Reports*, 9:17797 <https://doi.org/10.1038/s41598-019-53590-8>.
- Schultze, Hans-Peter (1973). «Large Upper Devonian Arthrodiros from Iran.» *Geol.-Palaont. Institut, Universitat Gottingen*. Vol. 23, No. 5 pp. 21-25.
- Scotese, C. R. y Golonka, J. 1992. *Paleogeographic Atlas*. Paleomap Project.
- Scotese, C.R., 2001. *Atlas of Earth History, Volume 1, Paleogeography, PALEOMAP Project, Arlington, Texas*, 52 pp. [https://www.researchgate.net/publication/264741875\\_Atlas\\_of\\_Earth\\_History](https://www.researchgate.net/publication/264741875_Atlas_of_Earth_History)
- Scotese, C. R. 2004. A Continental Drift Flipbook. *The Journal of Geology*. volume 112, p. 729–741.
- Scotese, C.R., 2014. *Atlas of Cambrian and Early Ordovician Paleogeographic Maps (Mollweide Projection)*, Maps 81–88, vol. 5, the Early Paleozoic, PALEOMAP PaleoAtlas for ArcGIS, PALEOMAP Project, Evanston, IL. [https://www.academia.edu/16785571/Atlas\\_of\\_Cambrian\\_and\\_Early\\_Ordovician\\_Paleogeographic\\_Maps](https://www.academia.edu/16785571/Atlas_of_Cambrian_and_Early_Ordovician_Paleogeographic_Maps)
- Scotese, C. R. y Mc Kerrow, W. S. 1990. Revised World maps an introduction. *Palaeogeography and Biogeography, Geological Society Memoir No. 12*, pp. 1-21.
- Shu, D.; Luo, H.; Conway Morris, S.; Zhang, X.; Hu, S.; Chen, L.; Han, J.; Zhu,

- M.; Li, Y. y Chen, L. 1999. Lower Cambrian vertebrates from south China. *Nature*, Vol 402, 4. 42-46.
- Shu, D.; Conway Morris, S.; Han, J.; Zhang, Z.; Yasui, K.; Janvier, P.; Chen, L.; Zhang, X.; Liu, J.; Li, Y. y H. Liu. 2003. Head and backbone of the Early Cambrian vertebrate Haikouichthys. *Nature*. Vol 421, 30, p. 526-529.
- Shu, D. 2003. A paleontological perspective of vertebrate origin. *Chinese Science Bulletin*, Vol. 48 No. 8 725- 735
- Siveter DJ, Briggs DEG, Siveter DJ, SuttonMD, Legg D. 2018. A three-dimensionally preserved lobopodian from the Herefordshire (Silurian) Lagerstätte, UK. *R. Soc. open sci.* 5: 172101. <http://dx.doi.org/10.1098/rsos.172101>
- Skews, B. 2016. Hydrodynamics of an Extinct Amphibian. *Journal of Applied Fluid Mechanics*, Vol. 9, No. 6, pp. 2899-2903.
- Smith, M. M. y Johanson, Z. 2003. Separate Evolutionary Origins of Teeth from Evidence in Fossil Jawed Vertebrates. *Science* 299, 1235-1236.
- Smith, M. R. 2012. Mouthparts of the Burgess Shale fossils *Odontogriphus* and *Wiwaxia*: implications for the ancestral molluscan radula. *Proc. R. Soc. B* 279, 4287-4295 doi:10.1098/rspb.2012.1577.
- Smith, M. 2014. Ontogeny, morphology and taxonomy of the soft-bodied cambrian 'mollusc' *Wiwaxia*. *Palaeontology*, Vol. 57, Part 1, pp. 215-229.
- Smith, M.R. and Ortega-Hernández, J. 2014. 'Hallucigenia's onychophoran-like claws and the case for Tactopoda., *Nature.*, 514 (7522). pp. 363-366.
- Smith, M. R., & Caron, J. B. (2015). *Hallucigenia's* head and the pharyngeal armature of early ecdysozoans. *Nature*, 523(7558), 75-78.
- Soehn, K. y Wilson, M. 2010. A complete, articulated heterostracan from Wenlockian (Silurian) beds of the Delorme Group, Mackenzie Mountains, Northwest Territories, Canada. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 10:4, 405-419, DOI:10.1080/02724634.1990.10011825
- Steiner, M., Hu, S.-X., Liu, J. & Keupp, H. 2012. A new species of *Hallucigenia* from the Cambrian Stage 4 Wulongqing Formation of Yunnan (South China) and the structure of sclerites in lobopodians. *Bull. Geosci.* 87, 107-124.
- Strausfeld, N. J., Ma, X., Edgecombe, G., Fortey, R. A., Land, M. F., Liu, Y., Cong, P., Hou, X. 2016. Arthropod eyes: The Early Cambrian fossil record and divergent evolution of visual systems. *Arthropod Structure & Development* 45 (2016) 152e172.
- Thomas, R.; Runnegar, B.y Matt, K. 2020. *Pelagiella exigua*, an early cambrian stem gastropod with chaetae. Lophotrochozoan heritage and conchiferan novelty. *Palaeontology*, Vol. 63, Part 4, pp. 601-627.
- Tomkins, J.; LeBas, N.; Witton, M.; Martill, D. y Humphries, S. 2010. Positive

- Allometry and the Prehistory of Sexual Selection. *The American Naturalist*, Vol. 176, N°2..
- Topper, T.; Holmer, L. y Caron, J. 2014. Brachiopods hitching a ride: an early case of commensalism in the Middle Cambrian Burgess Shale. *Scientific Reports*, 4 : 6704, DOI: 10.1038/srep06704.
- Usami, Y. 2006. Theoretical study on the body form and swimming pattern of *Anomalocaris* based on hydrodynamic simulation. *Journal of Theoretical Biology* 238, p. 11-17.
- Van Roy, P. 2015. Fossils of Huge Sea Creature Shine Light on Early Arthropod Evolution. *Scientific American. The Conversation*, marzo de 2015.
- Van Roy, P.; Daley, A. y Briggs, D. 2015 *Anomalocaridid trunk limb homology revealed by a giant filter- feeder with paired flaps.* doi:10.1038/nature14256.
- Van Roy, P.; Derek E.; Briggs, D y Gaines, R. 2015. The Fezouata fossils of Morocco; an extraordinary record of marine life in the Early Ordovician. *Journal of the Geological Society.* Doi:10.1144/jgs2015-017, Vol. 172, pp. 541–549.
- Vannier, J., Liu, J., Lerosey-Aubril, R., Vinther, J. y Daley, A. C. 2014. Sophisticated digestive systems in early arthropods. *Nature Communications*, 5:3641, DOI: 10.1038/ncomms4641.
- Vinther, J.; Porras, L.; Young, F.; Budd, G. y Edgecombe, G. 2016. The mouth apparatus of the Cambrian gilled lobopodian *Pambdelurion whittingtoni*. *Palaeontology*, Vol. 59, Part 6, pp. 841-849.
- Wang, Y.Y.; Huang, D. y Hu, S. 2013. New anomalocaridid frontal appendages from the Guanshan biota, eastern Yunnan *Chinese Science Bulletin.* Vol.58 No.32: 3937-3942
- Watson, D. M. 1954. A consideration of ostracoderms. *Phil. Trans. R. Soc. Lond.* Vol. 238, N° 652, pp. 1-25-
- Whittington, H. 1975. The enigmatic animal *Opabinia regalis*, Middle Cambrian, Burgess Shale, British Columbia. *Philosophical Transactions of the Royal Society.* Vol.71, B. 910. 66 p.
- Whittington, H.B. y Briggs, D.E. 1985. The Largest Cambrian Animal, *Anomalocaris*, Burgess Shale, British Columbia. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* vol. 309 no. 1141 569-609.
- Witzmann, F. 2009. Comparative histology of sculptured dermal bones in basal tetrapods, and the implications for the soft tissue dermis. *Palaeodiversity* 2: 233–270.
- Wotte, T.; Skovsted, C.; Whitehouse, M. y Kouchinsky, A. 2019. Isotopic evidence for temperate oceans during the Cambrian Explosion. *Scientific Reports.* 9:6330 | <https://doi.org/10.1038/s41598-019-42719-4>

- Wu, H.; Zhang, S.; Hinnov L. A.; Jiang, G.; Feng, Q.; Li, H. y Yang, T. 2013. Time-calibrated Milankovitch cycles for the late Permian. *Nature Communications*. 4:2452. DOI: 10.138/ncomms3452
- Yang, J.; Smith, M.; Lan, T.; Hou, J. y Zhang, X. 2014 Articulated *Wiwaxia* from the Cambrian Stage 3 Xiaoshiba Lagerstätte *Scientific Reports*, 4 : 4643, DOI: 10.1038/srep04643.
- Yang, J.; Ortega-Hernández, J.; Gerber, S.; Butterfield, N.; Hou, J.; Lan, T. y Zhang, X. 2015. A superarmored lobopodian from the Cambrian of China and early disparity in the evolution of Onychophora. *PNAS*. Vol. 112 | no. 28, 8678–8683.
- Yang, J.; Ortega-Hernández, J.; Drage, H.B.; Du, K.; Zhang, X. 2019. Ecdysis in a stem-group euarthropod from the Early Cambrian of China. *Scientific Reports*, 9:5709, <https://doi.org/10.1038/s41598-019-41911-w>
- Young, F. J. y Vinther, J. 2017. Onychophoran-like myoanatomy of the cambrian gilled lobopodian *Pambdelurion whittingtoni*. *Palaeontology*, Vol. 60, Part 1, pp. 27–54.
- Zangerl, R. 1981. *Chondrichthyes 1: Paleozoic Elasmobranchii*. H.P. Schultze (ed.), *Handbook of Paleoichthyology*, 3A. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, New York, 115 pp.
- Zangerl, R. 1984. On the microscopic anatomy and possible function of the of the spine-"Brush" complex of *Stethacanthus* (Elasmobranchii: Symmoriida). *Journal of Vertebrate Paleontology* 4(3):372- 378.
- Zhang, X y Hou, X. 2004. Evidence for a single median fin-fold and tail in the Lower Cambrian vertebrate, *Haikouichthys ercaicunensis*. *J. Evol. Biol.* 17, 1162–1166.
- Zhang, X. y Briggs, D. 2007. The nature and significance of the appendages of *Opabinia* from the Middle Cambrian Burgess Shale. *Lethaia*, Vol. 40, pp. 161–173.
- Zhang, Z.; Smith, M. y Shu, D. 2015. New reconstruction of the *Wiwaxia* scleritome, with data from Chengjiang juveniles. *Scientific Reports* | 5:14810 | DOI: 10.1038/srep14810.



Este libro se terminó de editar en el mes de agosto de 2021.  
Editorial Universitaria de la Patagonia (EDUPA).  
Comodoro Rivadavia, Chubut, República Argentina.