



El enigmático lobopodio *Hallucigenia* y el origen de los gusanos aterciopelados

English version included

L
A
-
D
E
B
A
D
D
C
U
F



EL ENIGMÁTICO LOBOPODIO *HALLUCIGENIA* Y EL ORIGEN DE LOS GUSANOS ATERCIOPELADOS

JAVIER ORTEGA-HERNÁNDEZ Y MARTIN R. SMITH

Ortega-Hernández, J. y Smith, M.R. (2016). El enigmático lobo-podio *Hallucigenia* y el origen de los gusanos aterciopelados. *¡Fundamental!* 29, 1–46.

Este número se ha editado en el marco del 13º Premio Internacional de Investigación en Paleontología **paLeonturoLogía 15**, convocado por la Fundación Conjunto Paleontológico de Teruel–Dinópolis, la Fundación Teruel Siglo XXI y Dinópolis.

Esta publicación forma parte de los proyectos de investigación en Paleontología subvencionados por: Departamento de Educación, Cultura y Deporte del Gobierno de Aragón; Departamento de Innovación, Investigación y Universidad (Grupo de Investigación Consolidado E–62 FOCONTUR) del Gobierno de Aragón y Fondo Social Europeo; Instituto Aragonés de Fomento; Dinópolis.

EDICIÓN: © Fundación Conjunto Paleontológico de Teruel – Dinópolis

AUTORES: Javier Ortega-Hernández y Martin R. Smith

COORDINACIÓN: Luis Alcalá

DISEÑO Y MAQUETA: © Joaquín JPG

DEPÓSITO LEGAL: TE–195–2016

ISBN–13: 978–84–944167–2–9

Queda rigurosamente prohibida, sin la autorización escrita de los autores y del editor, bajo las sanciones establecidas en la ley, la reproducción total o parcial de esta obra por cualquier medio o procedimiento, comprendidos la reprografía y el tratamiento informático. Todos los derechos reservados.

13^o PREMIO INTERNACIONAL DE INVESTIGACIÓN EN PALEONTOLOGÍA



paleonturología 15

En la ciudad de Teruel, a las 20:30 horas del día 14 de diciembre de 2015, se reúnen en calidad de miembros del jurado los doctores **Laia Alegret** (Profesora Titular de Paleontología en la Universidad de Zaragoza y Vicepresidenta de la Subcomisión Internacional de Estratigrafía del Paleógeno), **María José Comas Rengifo** (Profesora Titular del Departamento de Paleontología en la Universidad Complutense de Madrid y Presidenta de la Sociedad Española de Paleontología) e **Ismael Coronado** (colaborador honorífico de cátedra en la Universidad Complutense de Madrid y premiado en Paleonturología 14) y, en calidad de secretario, el doctor Luis Alcalá (Director Gerente de la Fundación Conjunto Paleontológico de Teruel-Dinópolis).

Después de examinar los 17 artículos científicos participantes en la fase final del Decimotercer Premio Internacional de Investigación en Paleontología **Paleonturología 15** (convocado por la Fundación Conjunto Paleontológico de Teruel-Dinópolis, la Fundación Teruel Siglo XXI y la Sociedad Gestora del Conjunto Paleontológico de Teruel) y tras las oportunas deliberaciones

acuerdan conceder el Premio **Paleonturología 15**, dotado con 4.500 euros y una edición divulgativa del trabajo premiado, al artículo:

Hallucigenia's onychophoran-like claws and the case for Tactopoda

cuyos autores son

Martin R. Smith y Javier Ortega-Hernández

Department of Earth Sciences, Downing Site, University of Cambridge, Cambridge, UK

publicado en ***Nature*, 514: 363-366. 2014**

El trabajo premiado trata sobre unos enigmáticos animales de cuerpo blando que vivieron hace unos 500 millones de años en lo que actualmente es Canadá.

Estos sorprendentes fósiles, tan singulares que se les dio el nombre de *Hallucigenia* (“alucinación”) y que han motivado diversas controversias científicas durante decenios, han permitido a los investigadores identificar que poseían garras y mandíbulas cubiertas por un solapamiento de escamas mineralizadas, así como determinar que su cuerpo estaba segmentado. Gracias al estudio de estos ejemplares, los autores han caracterizado el grupo ancestral al que pertenecieron y establecido sus relaciones de parentesco con uno de los grupos de animales actuales más diverso, el de los artrópodos.

De todo lo cual doy constancia a las 11:35 horas del día 14 de diciembre de 2015.

El Secretario

Luis Alcalá

Javier

Ortega-Hernández



Javier Ortega-Hernández es un paleobiólogo de invertebrados interesado en el origen de los animales durante la Explosión del Cámbrico, así como en la historia evolutiva de los artrópodos y otros organismos cercanamente relacionados con ellos. Originario de la Ciudad de México, Javier es Licenciado en Biología por la Facultad de Ciencias de la Universidad Nacional Autónoma de México. En 2008 se trasladó al Reino Unido para estudiar una Maestría en Paleobiología en la Universidad de Bristol y desde 2009 a 2013 realizó su Doctorado en Ciencias de la Tierra en la Universidad de Cambridge. Actualmente, Javier es miembro del Departamento de Zoología y del Emmanuel College, ambos en la Universidad de Cambridge, y próximamente se trasladará a los Estados Unidos de América para ocupar una plaza de profesor asistente en la Universidad de Harvard.

Martin

R. Smith

Autores

Martin R. Smith es un paleontólogo interesado en los orígenes de los grupos animales modernos y en los fósiles excepcionalmente preservados que nos permiten reconstruir su historia evolutiva. Posee títulos de la Universidad de Cambridge (Licenciatura y Maestría) y estudió su Doctorado en Toronto, donde se involucró por primera vez en el estudio de los fósiles de Burgess Shale, que ahora constituyen un componente central de su investigación. Martin regresó a Cambridge como un Junior Research Fellow en Clare College y el año pasado se trasladó a la Universidad de Durham, donde trabaja como Catedrático en Paleontología.





Fotografía de Charles Doolittle Walcott (izquierda) y sus hijos, Sidney Stevens Walcott (centro) y Helen Breese Walcott (derecha), recolectando fósiles en Burgess Shale. Fotografía de los Archivos del Instituto Smithsonian, Estados Unidos.



El enigmático lobopodio *Hallucigenia*
y el origen de los gusanos aterciopelados

Javier Ortega-Hernández y Martin R. Smith

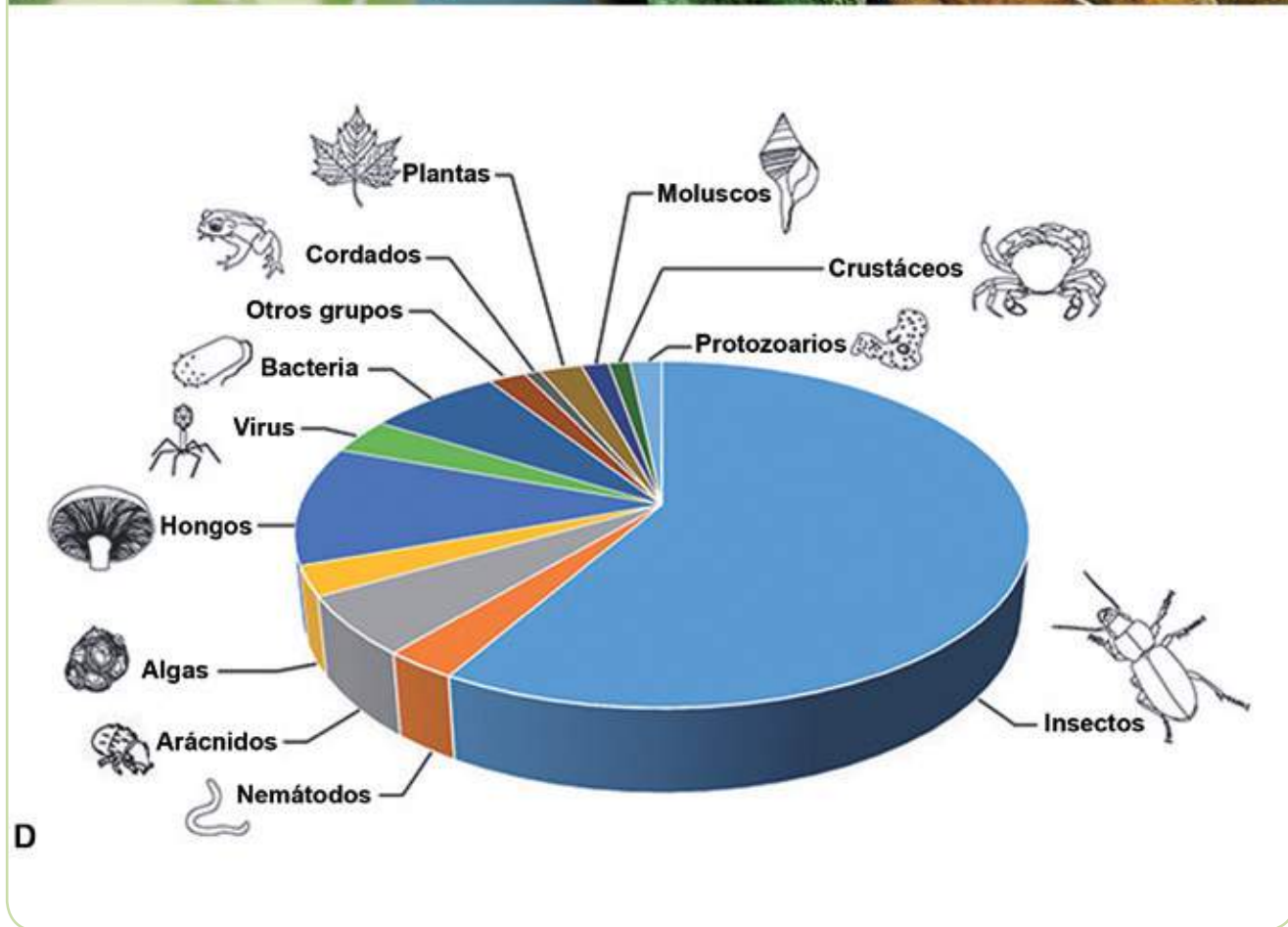


Figura 1. Diversidad de Panartrópoda. A. Artrópoda. B. Tardígrada. C. Onicófora. D. Los panartrópodos representan el grupo de organismos actuales más diverso e incluyen aproximadamente dos tercios de todas las especies descritas. Reproducido de Slater (2014).

Introducción

Primero un poco de contexto

La diversidad de animales que la evolución ha producido en los últimos 500 millones de años es sorprendente. Los animales prosperan en prácticamente todos los ecosistemas concebibles en el planeta y a través de sus interacciones con el medio ambiente han definido fundamentalmente la dinámica de la biosfera tal y como la conocemos. En este punto, es probable que usted tenga una imagen viva de algunos grupos familiares, como los mamíferos, aves o incluso peces; sin embargo, estos grupos están lejos de ser los animales más exitosos que habitan la Tierra. Esta importante distinción le corresponde a los panartrópodos (Figura 1A-C), un enorme clado (o grupo) de organismos vivos que se caracterizan por tener varios pares de apéndices y un modo de crecimiento que involucra mudar regularmente su cutícula externa. Los panartrópodos constan de tres filos: los artrópodos (por ejemplo, arácnidos, miriápodos, crustáceos e insectos), los tardígrados (también conocidos como osos de agua) y los onicóforos (conocidos también como gusanos aterciopelados). Los artrópodos son, por amplio margen, el grupo de animales más diverso –con una estimación de 5 a 10 millones de especies– y son fácilmente reconocidos por poseer un exoesqueleto duro compuesto de quitina, así como varios pares de patas articuladas (Figura 1A). Por el contrario, tardígrados y onicóforos son menos familiares, ya que son más difíciles de

observar directamente. Los tardígrados son microscópicos, rara vez alcanzan más de 1 mm de longitud, y se pueden encontrar en casi cualquier cuerpo de agua alrededor del mundo (Figura 1B). A pesar de su diminuto tamaño, los tardígrados han adquirido una famosa reputación por su capacidad para sobrevivir en condiciones ambientales muy duras, incluyendo la congelación, el vacío del espacio y la sequía extrema. Los onicóforos pueden alcanzar varios centímetros de longitud y tienen un aspecto distintivo que se asemeja a gusanos con muchos pares de patas cortas y rechonchas. Sin embargo, estos animales llevan una vida reclusa en el interior de troncos en descomposición en las profundidades de los bosques subtropicales de todo el mundo, por lo que raramente son vistos en la naturaleza (Figura 1C). Colectivamente, los panartrópodos representan una de las mayores historias de éxito evolutivo en la historia de la vida en la Tierra, después de haber sobrevivido a los cinco grandes eventos de extinción masiva y diversificado con el fin de adaptarse al mundo dinámico que les rodea.

Dada la importancia de los panartrópodos, su papel ecológico fundamental en la biosfera y el hecho de que han disfrutado de una prosperidad sin precedentes durante más de 500 millones de años, debemos hacernos una pregunta fundamental: ¿cómo evolucionaron por primera vez estos animales? Los panartrópodos se pueden rastrear al principio del Fanerozoico (del latín *vida visible*) hace unos 541 millones de años, cuando el registro fósil captura la primera aparición de trazas y rasguños preservados en los sedimentos marinos, que sólo pudieron haber sido producidos por animales macroscópicos caminando en el

fondo del mar (Figura 2). Sin embargo, una visión más clara del origen de los panartrópodos proviene de varios depósitos marinos del Cámbrico (aproximadamente 541-485 millones de años) alrededor del mundo, en particular de los llamados *Konservat—Lagerstätten*, que es el término técnico utilizado para denominar a los yacimientos de preservación excepcional de fósiles. Mientras que la mayoría de las localidades con fósiles sólo contienen los componentes más resistentes y duraderos del cuerpo de los animales, tales como las conchas biomineralizadas de moluscos o los huesos de los vertebrados, los *Konservat—Lagerstätten* son peculiares en el sentido de que preservan los tejidos blandos que se descompondrían en circunstancias normales, incluyendo apéndices blandos, músculos e incluso ¡cerebros! Estos depósitos excepcionales se forman ocasionalmente cuando las comunidades enteras de animales son súbitamente enterradas por cantidades de sedimentos de grano fino en ambientes con poco oxígeno. Estas condiciones protegen los cadáveres de ser destruidos por los depredadores o carroñeros y atenúan drásticamente el proceso normal de descomposición que es inducido por bacterias que respiran oxígeno. Por lo tanto, los *Konservat—Lagerstätten* representan una fuente importante de información sobre la delicada morfología de los primeros animales, la cual nos permite comprender mejor su historia evolutiva y sus orígenes remotos.

El registro fósil convencional muestra claramente que los panartrópodos han estado entre los grupos dominantes a lo largo de la historia evolutiva de los animales. Los *Konservat—Lagerstätten* del Cámbrico también se adhieren a este patrón general y, por lo tanto, fósiles excepcionalmente conservados de estos organismos son relativamente abundantes en todo el mundo. Estos sitios contienen numerosas especies que pueden ser fácilmente identificadas como antepasados directos de los panartrópodos existentes hoy en día; por ejemplo, los trilobites y sus parientes cercanos comparten con los

artrópodos actuales la presencia de un exoesqueleto con articulaciones múltiples. Sin embargo, muchas de estas localidades también incluyen un conjunto peculiar de fósiles que están relacionados de forma general con los panartrópodos pero cuyas relaciones filogenéticas han sido objeto de mucha controversia, los lobopodios.

¿Qué son los lobopodios?

Los lobopodios son un grupo vagamente definido que comprende más de 30 especies de animales de cuerpo blando extintos que se asemejan superficialmente a gusanos con patas (Tabla 1; Figura 3). La mayoría de las especies de lobopodios se conoce desde principios y mediados del Cámbrico en depósitos marinos, en particular en *Konservat—Lagerstätten* del sur de China y América del Norte, aunque algunos representantes se han descrito en localidades más recientes (Tabla 1). Estos animales comparten la misma organización básica, que incluye un cuerpo tubular cubierto por una cutícula delgada con anulaciones transversales y hasta 25 pares de patas semejantes a tentáculos. Los lobopodios obtienen su nombre de la morfología de sus extremidades, que tienen una construcción en forma de lóbulos, la cual carece de articulaciones claras (a diferencia de la de los artrópodos). Las patas son generalmente alargadas y muy flexibles, y terminan en un número variable de garras endurecidas que se utilizan para afianzarse a sustratos firmes, tales como rocas o esponjas (Figura 3B). Muchos lobopodios tienen una cabeza bulbosa que, en ocasiones, presenta pequeñas extremidades parecidas a antenas, u ojos simples formados por pequeñas lentes individuales que sugieren un grado limitado de visión. La cabeza incluye también la apertura de la boca y sus estructuras accesorias, tales como delicadas lamelas o diminutos dientes en el interior de la cavidad bucal.

Posiblemente la característica más prominente de varias especies de lobopodios es la presencia de una armadura

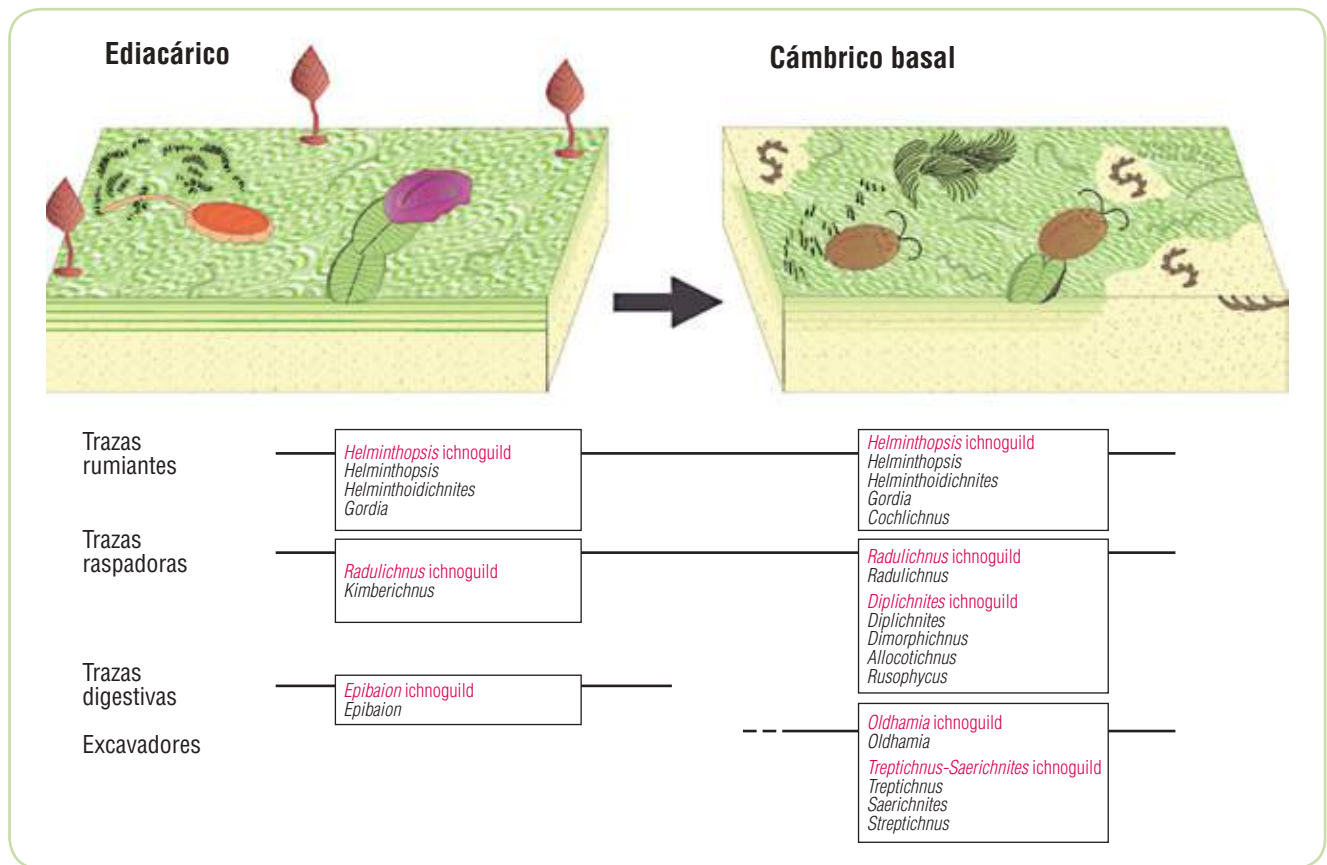


Figura 2. Transición ecológica de tapetes microbianos del Ediacárico al Cámbrico temprano. Rastros fósiles durante el Ediacárico consisten en rasguños o impresiones digestivas producidas por varios organismos con afinidades enigmáticas. Por el contrario, el Cámbrico basal contiene trazas fósiles producidas por artrópodos y otros animales vermiformes. Estos fósiles demuestran que los artrópodos han sido parte de la biosfera durante todo el Fanerozoico (aproximadamente desde hace 541 millones de años hasta la actualidad). Reproducido de Buatois *et al.* (2014).

dorsal que consiste en estructuras cuticulares conocidas como escleritos, que están endurecidos y pueden incluir un cierto nivel de biomineralización. Estos escleritos protectores pueden ser placas circulares con un patrón en forma de red (Figura 3D), espinas robustas cubiertas por una textura escamosa (Figura 4A-C) o, más raramente, una combinación de ambas (Figura 4D). Aunque los escleritos

por lo general se presentan en pares a lo largo del cuerpo, algunas especies de lobopodios tienen una armadura más desarrollada que consiste en tres o más espinas de longitud variada, las cuales habrían sido una formidable defensa contra cualquier potencial depredador (Figura 3E). La posición de los escleritos está asociada con la de las patas ambulacrales, lo que ha llevado a la sugerencia de

Tabla 1. Diversidad y distribución de lobopodios en *Konservat-Lagerstätten* paleozoicos.

Especies	Edad	Localidad	Morfotipo
<i>Antennacanthopodia gracilis</i>	Cámbrico Etapa 3	Chengjiang, Sur de China	No diferenciado
<i>Cardiodictyon catenulum</i>	Cámbrico Etapa 3	Chengjiang, Sur de China	Armadura
<i>Diania cactiformis</i>	Cámbrico Etapa 3	Chengjiang, Sur de China	No diferenciado
<i>Fascivermis yunnanicus</i>	Cámbrico Etapa 3	Chengjiang, Sur de China	No diferenciado
<i>Hallucigenia fortis</i>	Cámbrico Etapa 3	Chengjiang, Sur de China	Armadura
<i>Jianshanopodia decora</i>	Cámbrico Etapa 3	Chengjiang, Sur de China	Extremidades rapaces
<i>Megadictyon haikouensis</i>	Cámbrico Etapa 3	Chengjiang, Sur de China	Extremidades rapaces
<i>Microdictyon sinicum</i>	Cámbrico Etapa 3	Chengjiang, Sur de China	Armadura
<i>Onychodictyon ferox</i>	Cámbrico Etapa 3	Chengjiang, Sur de China	Armadura
<i>Onychodictyon gracilis</i>	Cámbrico Etapa 3	Chengjiang, Sur de China	Armadura
<i>Paucipodia inermis</i>	Cámbrico Etapa 3	Chengjiang, Sur de China	No diferenciado
<i>Collinsium ciliosum</i>	Cámbrico Etapa 3	Xiaoshiba, Sur de China	Armadura
<i>Hadranax augustus</i>	Cámbrico Etapa 3	Sirius Passet, Groenlandia	Preservación incompleta
<i>Kerygmachela kierkegaardii</i>	Cámbrico Etapa 3	Sirius Passet, Groenlandia	Extremidades rapaces
<i>Pambdelurion whittingtoni</i>	Cámbrico Etapa 3	Sirius Passet, Groenlandia	Extremidades rapaces
<i>Tritonychus phanerosarkus</i>	Cámbrico Etapa 3	Sur de China	No diferenciado
<i>Hallucigenia hongmeia</i>	Cámbrico Etapa 4	Guanshan, Sur de China	Armadura
Forma innominada	Cámbrico Etapa 4	Emu Bay Shale, Australia	Armadura
<i>Siberion lenaicus</i>	Cámbrico Etapa 4	Sinsk, Siberia	Extremidades rapaces
<i>Xenusion auerswaldae</i>	Cámbrico temprano	Arenita Kalmarsund?	No diferenciado
<i>Mureropodia apae</i>	Cámbrico Etapa 5	Murero, España	Preservación incompleta
<i>Aysheaia pedunculata</i>	Cámbrico Etapa 5	Burgess Shale, Canadá	Extremidades rapaces
Monstruo de Collins	Cámbrico Etapa 5	Burgess Shale, Canadá	Armadura
<i>Hallucigenia sparsa</i>	Cámbrico Etapa 5	Burgess Shale, Canadá	Armadura
<i>Acinocricus stichus</i>	Cámbrico Etapa 5	Spence Shale, Utah	Armadura
<i>Aysheaia? prolata</i>	Cámbrico Etapa 5	Wheeler Formation, Utah	Preservación incompleta
<i>Orstenotubulus evamuelleræ</i>	Guzhangense	Västergötland Orsten, Suecia	Armadura
Forma no descrita	Ordovícico temprano	Fezouata, Marruecos	Armadura
Forma innominada	Ordovícico tardío	Soom Shale, Sudáfrica	Preservación incompleta
Forma no descrita	Silúrico	Eramosa, Canadá	No diferenciado
<i>Carbotubulus waloszeki</i>	Carbonífero superior	Mazon Creek, EEUU	Armadura
<i>Ilyodes inopinata</i>	Carbonífero superior	Mazon Creek, EEUU	No diferenciado
<i>Cretoperipatus burmiticus</i>	Cretácico	Ámbar de Myanmar (Birmania)	No diferenciado

Figura 3 (página siguiente). Diversidad de lobopodios cámbricos. A. *Aysheaia pedunculata*, Cámbrico medio, Burgess Shale. B. Garras de *A. pedunculata*. C. *Hallucigenia sparsa*, Cámbrico medio, Burgess Shale. D. *Microdictyon sinicum*, Cámbrico temprano, Chengjiang. E. *Acinocricus stichus*, Cámbrico medio, Spence Shale. F. *Diania cactiformis*, Cámbrico temprano, Chengjiang. Escalas: A (3 mm), B (0,2 mm), C, D, F (5 mm), E (2 mm). Parte anterior hacia la izquierda en todos los especímenes. Reproducido de Ortega-Hernández (2015).



que estas estructuras pueden haber servido como áreas de inserción de los músculos de las extremidades. Debido a que los escleritos de los lobopodios son muy distintivos, es posible reconocerlos incluso cuando han sido separados del resto del cuerpo, ya sea debido a la desarticulación o porque son la única parte del animal que se ha conservado (Figura 4). Por lo tanto, los escleritos de los lobopodios representan un componente importante del registro fósil microscópico e indican que estos organismos tuvieron una amplia distribución en todo el mundo durante el Cámbrico.

Mientras que la mayor parte de la diversidad entre los lobopodios se expresa en la morfología de la armadura dorsal, o ausencia de ella, también hay algo de variación en la organización de las extremidades, que se relaciona directamente con la ecología de estos organismos. Por ejemplo, algunos lobopodios tienen un par de extremidades anteriores con función raptora, incluyendo una batería de espinas cortas, que pueden haber estado involucradas en el transporte de los fragmentos del alimento hasta la

apertura de la boca (Figura 3A). Otras especies, como los luolishaniíidos (Figura 3E), poseen hasta seis pares de patas delgadas que llevan numerosas setas alargadas –dando una apariencia similar a la de plumas– que se utilizaban para tamizar y extraer partículas orgánicas pequeñas de la columna de agua para su consumo. A pesar de que todos los lobopodios comparten un modo de vida relativamente simple, que consiste en recolectar nutrientes en las proximidades del fondo marino, estos animales extintos poseían un grado importante de variabilidad que les permitió sacar el máximo provecho de su entorno.

Los lobopodios como ancestros de los panartropodos

Desde sus primeros reportes, la apariencia de los lobopodios –semejantes a gusanos con patas– ha resultado en comparaciones con los onicóforos. Esta semejanza llevó a la interpretación inicial de los lobopodios como los antepasados marinos de los onicóforos actuales, los cuales son animales exclusivamente terrestres. Sin embargo, las consideraciones

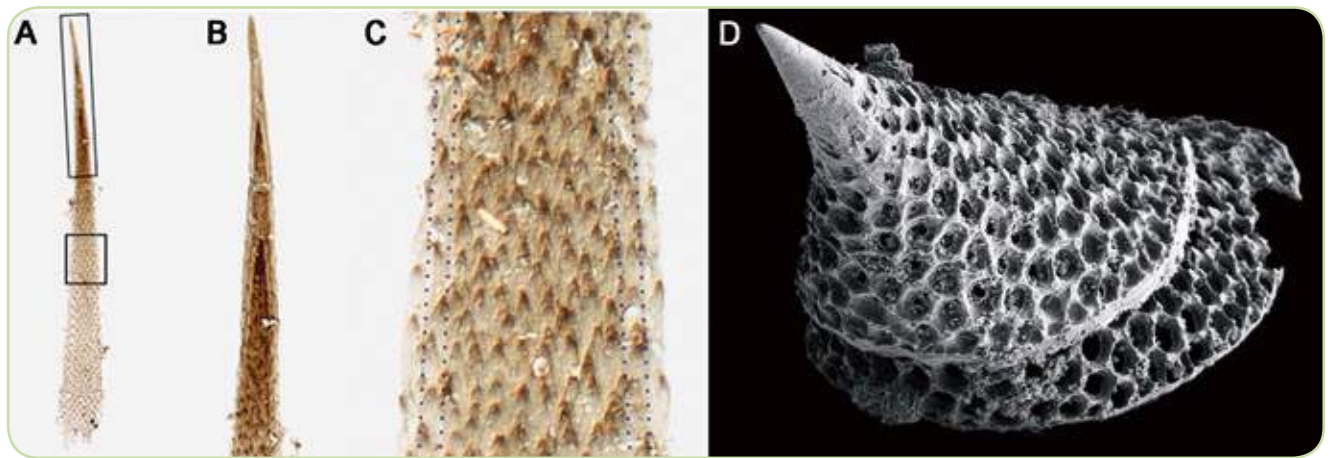


Figura 4. Escleritos de lobopodio. A-C. Espinas de *Hallucigenia* preservadas como Pequeños Fósiles Carbonizados. Nótese la presencia de múltiples espinas con una organización de cono en cono; reproducido de Smith & Ortega-Hernández (2014). D. Esclerito de *Onychodictyon* preservado como un microfósil fosfatizado, mostrando el patrón reticulado; reproducido de Topper *et al.* (2013).

más recientes de la morfología de los lobopodios sugieren que la mayoría de las similitudes con onicóforos en realidad corresponden a características ancestrales (por ejemplo, la ausencia de un exoesqueleto endurecido o la presencia de extremidades con garras terminales) y, por lo tanto, no pueden ser utilizadas para sustentar una fuerte relación filogenética entre estos grupos. Es decir, al menos no para todos los lobopodios. Una mejor comprensión de la organización y la diversidad de lobopodios indica que estos organismos extintos se relacionan muy probablemente con todos los filos de panartrópodos –no sólo con los onicóforos– y que se pueden clasificar en tres categorías principales: los que tienen similares extremidades rapaces (Figura 3A), los que poseen una armadura dorsal de escleritos endurecidos (Figura 3C-E) y aquellos que son “indiferenciados” ya que carecen de ambas características (Tabla 1; Figura 3F). Los lobopodios que tienen apéndices rapaces son considerados ahora como algunos de los antepasados más lejanos de los artrópodos. El apoyo a esta interpretación viene de la comparación con los anomalocarídeos, grandes depredadores nectónicos de cuerpo blando que comparten similitudes tanto con los lobopodios extintos (por ejemplo, extremidades rapaces, piezas bucales circulares) como con los artrópodos existentes (por ejemplo, ojos compuestos, extremidades articuladas). Estas observaciones han ayudado a aclarar el origen de los caracteres morfológicos complejos que definen a los artrópodos actuales, e indican que los lobopodios fueron intermediarios cruciales en este largo proceso evolutivo. Sin embargo, los lobopodios con extremidades rapaces representan una minoría dentro de la diversidad conocida de estos organismos fósiles, lo que significa que las afinidades de la mayoría de los representantes son controvertidas.

La principal complicación a la hora de abordar las relaciones filogenéticas de los lobopodios es que la mayoría de ellos carecen de caracteres que los vinculen claramente con ciertos filos de panartrópodos. Es posible reconocer a los lobopodios con extremidades rapaces como

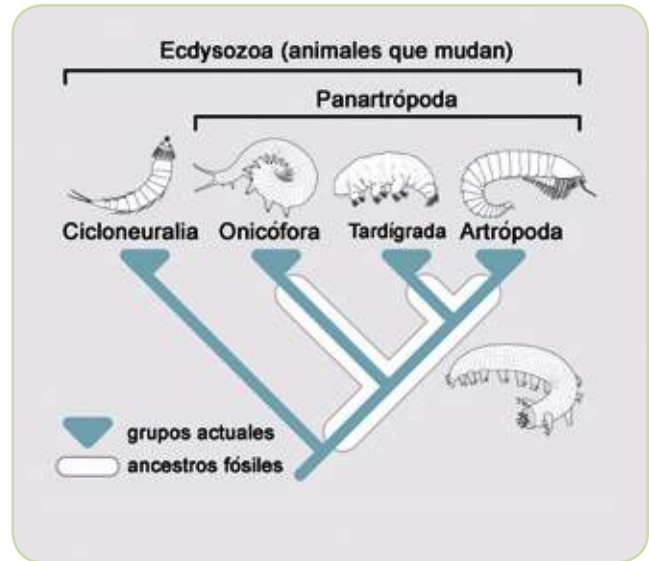


Figura 5. Árbol evolutivo de Panartrópoda. Los lobopodios incluyen ancestros de todos los fila actuales de panartrópodos. Reproducido de Ortega-Hernández (2015).

miembros del linaje ancestral de los artrópodos porque hay especies intermedias con características similares que ilustran sus transformaciones evolutivas. Aunque los escleritos dorsales de lobopodios con armadura son estructuras morfológicas complejas que potencialmente podrían revelar las afinidades de estos organismos, no hay panartrópodos hoy en día que tengan este tipo de organización corporal. Debido a estas limitaciones, los detalles sobre la evolución temprana de los onicóforos y tardígrados han sido raramente abarcados en la literatura científica, lo cual ha resultado en numerosas hipótesis y puntos de vista contradictorios. Sin embargo, los lobopodios permanecen como los mejores sujetos de estudio disponibles para poder comprender los orígenes de los animales más exitosos y, por lo tanto, es necesario buscar nuevas fuentes de información para abordar estas importantes cuestiones evolutivas (Figura 5).

La curiosa historia de *Hallucigenia*

Burgess Shale (el esquisto de Burgess)

Cuando se trata del estudio de los lobopodios, los paleontólogos se enfrentan a un problema crítico: el cuerpo blando de estas criaturas tiende a descomponerse rápidamente, además de que representa una fuente de alimento atractiva para depredadores o carroñeros cercanos.

Debido a esto, el cadáver de los lobopodios se descompone normalmente mucho antes de poder incorporarse al registro fósil. En este contexto, preservar los restos de un lobopodio requiere las condiciones peculiares que ofrecen los *Konservat—Lagerstätten*. A principios del siglo XX, trabajadores de ferrocarril descubrieron los primeros fósiles excepcionales en las Montañas Rocosas Canadienses durante excavaciones de rutina. Los fósiles atrajeron la atención de Charles Doolittle Walcott, geólogo prolífico y director del Instituto Smithsonian en Washington D.C.,



Figura 6. Vista panorámica de la Cantera de Walcott (Walcott Quarry), Monte Stephen, Columbia Británica (Canadá). Fotografía de Javier Ortega-Hernández.



Figura 7. El gusano poliqueto *Canadia spinosa*, uno de los muchos organismos vermiformes de cuerpo blando preservados en Burgess Shale. Fotografía de Javier Ortega-Hernández.

quien reconoció el interés de este material. Los movimientos de la corteza terrestre impulsaron las rocas que contenían estos fósiles para formar cadenas montañosas (Figura 6). Walcott rastreó el origen de los fósiles mientras viajaba con su familia en caravana y excavó una pequeña localidad cerca del Monte Burgess –la Cantera de Walcott– la cual produjo una colección excepcional de ejemplares que conservaban no solamente las partes duras, sino también estructuras blandas, incluyendo las patas y antenas de trilobites, así como organismos completamente blandos (Figura 7). Walcott describió y nombró muchas especies nuevas y las interpretó al máximo de sus capacidades. Ya que estos estudios se llevaron a cabo durante el siglo XX, Walcott estaba predispuesto a reconocer estos fósiles como miembros de grupos modernos, aunque ahora sabemos que la realidad es un poco más complicada. Los fósiles de Burgess Shale fueron apreciados como una curiosidad intelectual pero, después de un interés inicial, las vastas

colecciones de Walcott fueron relegadas a los sótanos del Instituto Smithsonian, donde permanecieron olvidados durante unos 70 años hasta que el Profesor Harry Blackmore Whittington, de la Universidad de Cambridge en el Reino Unido, se interesó en el estudio de la anatomía interna de los trilobites.

Los fósiles de Burgess Shale ofrecen una serie de desafíos para su estudio, ya que la mayoría han sido comprimidos durante el proceso de fosilización; además, la parte y contraparte de un mismo espécimen pueden preservar diferentes aspectos de la morfología. Otra complicación inicial era que no se tenía un buen conocimiento acerca de los procesos que conllevan a la preservación de estos fósiles. Los desafortunados organismos fueron enterrados rápidamente por una avalancha de lodo, aislando a los cadáveres del oxígeno y protegiéndolos de carroñeros. Es posible que otros factores hayan impedido la descomposición por actividad

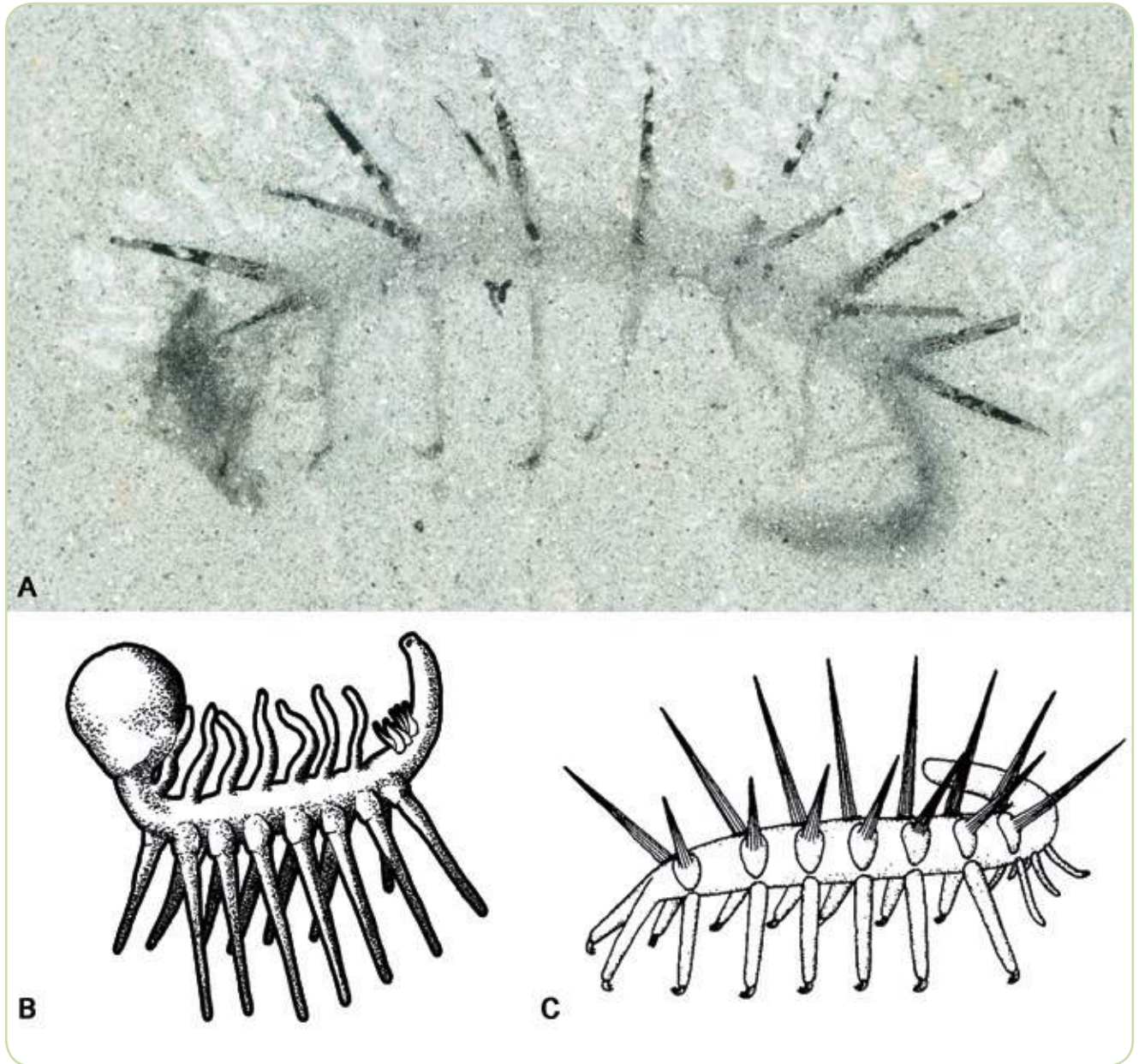


Figura 8. El lobopodio *Hallucigenia sparsa* de Burgess Shale, Cámbrico medio. A. Espécimen completo en vista lateral; fotografía de Martin R. Smith. B. Reconstrucción morfológica según Conway-Morris (1977); imagen reproducida del weblog de Michel Vuijlsteke (<http://blog.zog.org/2015/06/hallucigenia.html>). C. Reconstrucción morfológica según Ramsköld (1992); reproducida de Ramsköld (1992).

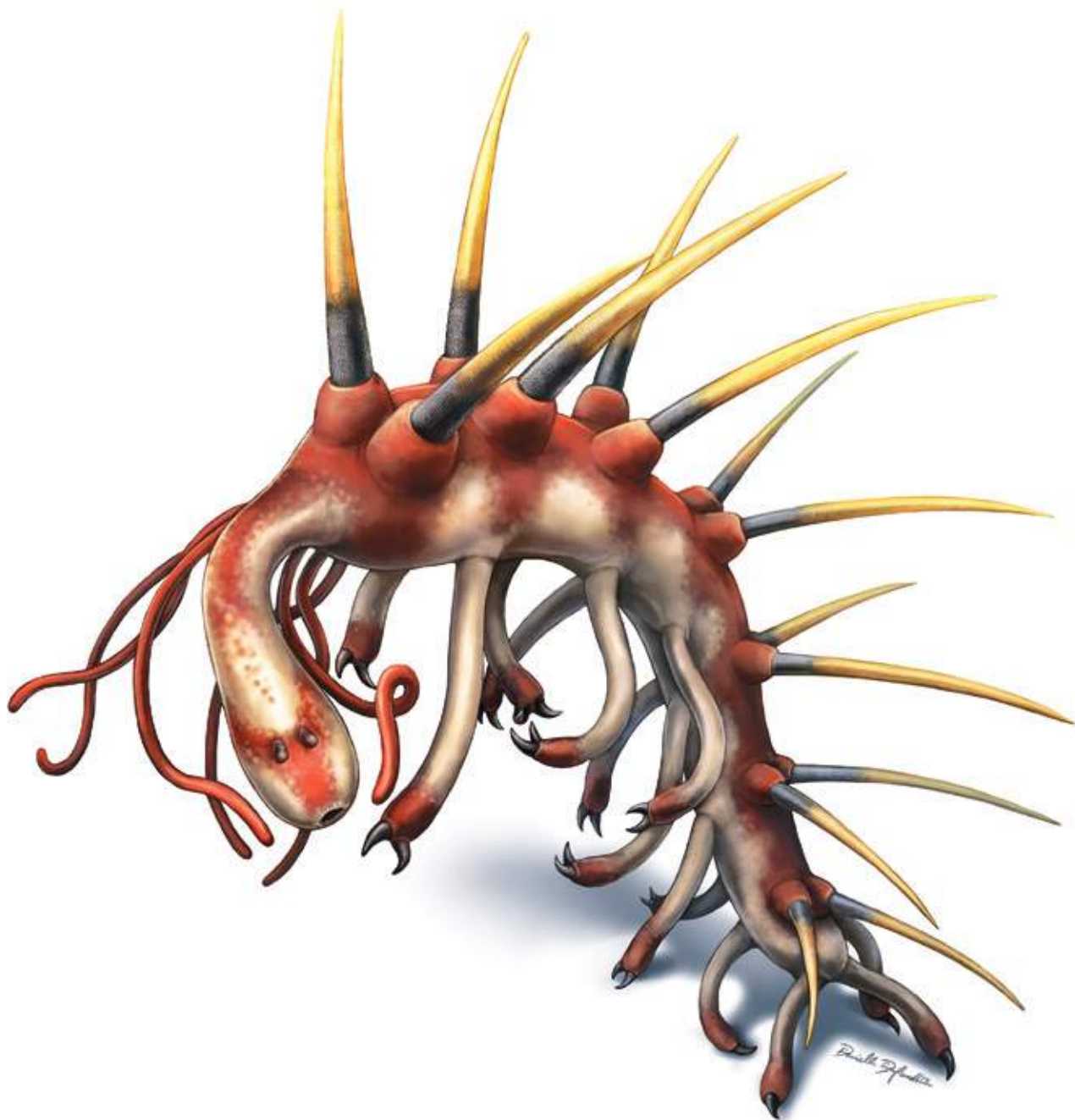


Figura 9. Reconstrucción morfológica reciente de *Hallucigenia sparsa*. Imagen de Danielle Dufault, reproducida de Smith & Caron (2015).

bacteriana y que las propiedades químicas del lodo fino hayan ayudado a curtir las estructuras blandas de estos organismos, de una forma similar a la producción de cuero a partir de la piel de algunos animales. Cualquiera que haya sido el proceso exacto, una gran variedad de estructuras, incluyendo ojos, agallas e intestinos, es una característica fundamental de Burgess Shale que hizo que Whittington comprendiera la gran importancia de esta fauna que había sido anteriormente subestimada. Whittington reclutó a estudiantes de doctorado para estudiar la gran diversidad de organismos invertebrados de cuerpo blando preservados en este depósito, y rápidamente comenzaron a saturar la literatura científica con nuevas descripciones de especies fósiles.

Hallucigenia

De los estudiantes de Whittington, hay dos que destacan por su influencia en el renacimiento del estudio de Burgess Shale: Derek Briggs se concentró en el estudio de organismos con afinidades con artrópodos, mientras que Simon Conway-Morris optó por estudiar los ‘gusanos’ que, en términos prácticos, abarcaban toda la diversidad restante. Uno de los primeros fósiles que llamaron su atención fue también uno de los primeros que descubrió Charles Walcott: *Hallucigenia* (Figura 8). Walcott incluyó este fósil en su tratado de 1911 sobre gusanos anélidos y consideró que se trataba de una rara especie del poliqueto *Canadia* (Figura 7). Describió que la criatura alcanzaba unos pocos centímetros de longitud, con un cuerpo largo y alisado; en un lado del cuerpo se encontraban dos filas de espinas, mientras que en el otro parecían estar las bases de otras extremidades. Sin tener más ejemplares disponibles para ayudar a interpretar estas estructuras, Walcott asumió que se trataba de un gusano fragmentario y no comentó nada más al respecto. El primer estudio extenso de *Hallucigenia* fue publicado en 1977, después de que Conway-Morris examinara los 31 ejemplares disponibles en aquel momento. Esas investigaciones resultaron en la reconstrucción incorrecta de

Hallucigenia como un raro organismo vermiforme con patas con forma de zancos, con una cabeza grande y bulbosa y con una serie de tentáculos en la espalda que podrían haber sido utilizados para capturar comida (Figura 8B). Conway-Morris creó el nombre de *Hallucigenia sparsa* haciendo alusión a la apariencia onírica de esta especie, además de a sus afinidades problemáticas y rareza en el registro fósil. Esta reconstrucción contrastó con la interpretación de *Hallucigenia* como un gusano poliqueto y sugería que se trataba de un filo animal completamente desconocido.

El descubrimiento de fósiles similares en otro yacimiento de conservación excepcional, la fauna de Chengjiang en el sur de China, fue crítico para interpretar estos organismos problemáticos. Gracias a su experiencia combinada en el estudio de Burgess Shale y Chengjiang, el paleontólogo Lars Ramsköld retomó el estudio de *Hallucigenia* durante los años 90. Como un dentista profesional, utilizó un delicado taladro dental para descubrir la morfología de *Hallucigenia*, cubierta por fragmentos de roca, lo cual resultó en el descubrimiento de una segunda fila de tentáculos que terminaban en garras diminutas y, consecuentemente, en una nueva reconstrucción donde las espinas están en el lado dorsal mientras que los tentáculos corresponden a pares de patas para caminar (Figura 8C). Ramsköld reconoció una semejanza superficial con los onicóforos modernos y sugirió que comparaciones adicionales con este grupo podrían conducir a una mejor comprensión de estos fósiles. Ramsköld también concluyó que la estructura bulbosa previamente interpretada como la cabeza era en realidad una mancha producida por fluidos de descomposición expulsados fuera del cuerpo durante el proceso de enterramiento. Esta interpretación fue confirmada en 2015 cuando otro estudio reveló ojos simples y piezas bucales en la delicada cabeza de *Hallucigenia*. Estas investigaciones han ayudado a precisar la peculiar organización de *Hallucigenia* (Figura 9); sin embargo, la cuestión sobre su relación con otros grupos de animales aún no había sido resuelta.

Una nueva forma de observar

Dado que las colecciones de Burgess Shale han sido estudiadas intensamente por muchos científicos en el transcurso de varias décadas, la única forma de obtener información nueva de estos fósiles requería el uso de nuevos métodos. Con la llegada del nuevo milenio, los paleontólogos empezaron a explorar nuevas técnicas analíticas para estudiar la morfología de organismos extintos, tarea facilitada por los avances tecnológicos en varios campos. La introducción del microscopio electrónico de barrido (MEB) se ha convertido en una herramienta rutinaria para estudiar la composición y morfología detallada de fósiles con preservación excepcional (Figura 10). Los MEB funcionan por medio del disparo de un rayo concentrado de electrones al objeto de interés y la detección de los electrones que rebotan en la muestra. Dependiendo del número atómico de cada uno de los elementos que componen la muestra, que corresponde al número de protones que conforman su núcleo atómico, las diferentes sustancias reaccionarán de forma distinta al rayo de electrones. En elementos ligeros, donde el número atómico es pequeño (como el carbono), la mayoría de los electrones

pasarán sin rebotar y serán absorbidos por la matriz de roca que contiene al fósil. Por otra parte, aquellos elementos pesados con números atómicos grandes (por ejemplo, el hierro y el aluminio), son fácilmente detectados porque los electrones rebotan de ellos con mucha frecuencia. Al combinar la señal producida por todos los elementos de una muestra de roca, los MEB pueden producir imágenes de alta resolución que también contienen información sobre la composición química del material analizado, induciendo la de los fósiles.

La primera pista de que *Hallucigenia* merecía una nueva atención se materializó cuando el paleontólogo Lars Holmer se encontraba estudiando braquiópodos de Burgess Shale y se percató de la presencia de una espina mientras examinaba una muestra en el MEB. La espina era similar a las de *Hallucigenia*, aunque su superficie se distinguía por un patrón inesperado de pequeños triángulos similares a los de microfósiles inusuales que habían sido recuperados de muestras de Burgess Shale por medio del ataque de la roca con ácido hidrofluórico (Figura 4A-C) (ver **Pequeños Fósiles Carbonizados**).

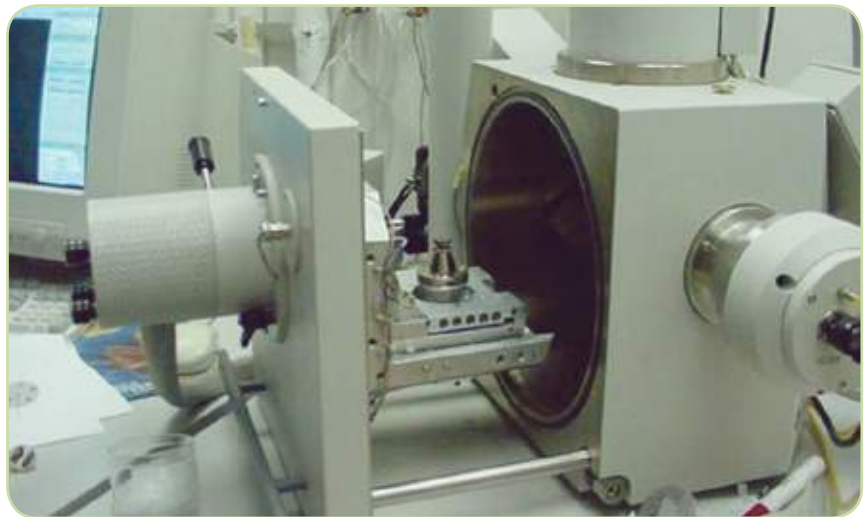


Figura 10. La cabina de un microscopio electrónico de barrido.

Fotografía de Wikimedia Commons.

Pequeños Fósiles Carbonizados

Los Pequeños Fósiles Carbonizados son un tipo de microfósiles que sólo recientemente han sido reconocidos como representantes de un registro ampliamente distribuido y abundante de varios grupos de animales del Cámbrico (Figura 11). Debido a que los fósiles están compuestos por capas delgadas de carbón comprimido, que se han polimerizado durante el proceso de enterramiento y diagénesis, son químicamente robustos y resistentes al deterioro, además de no ser consumibles por organismos detritívoros. Los Pequeños Fósiles Carbonizados pueden ser extraídos a partir de muestras de roca por medio de tratamiento con ácido hidrofúrico, que no reacciona químicamente con el carbono.

A diferencia de los fósiles tipo Burgess Shale, que sólo se encuentran en unas pocas localidades alrededor del mundo,

los Pequeños Fósiles Carbonizados tienen una distribución mucho más amplia, tanto geográfica como temporalmente y, por ende, proporcionan una perspectiva mucho más completa acerca de la evolución de la vida durante el Cámbrico. Los Pequeños Fósiles Carbonizados corresponden generalmente a estructuras desarticuladas (como dientes, escamas o espinas) por lo que pueden ser difíciles de interpretar aisladamente; sin embargo, por medio de comparaciones cuidadosas con fósiles de Burgess Shale, y de otras localidades similares, es posible identificar las afinidades de numerosos Pequeños Fósiles Carbonizados, los cuales incluyen tanto a animales similares a los que viven hoy en día, como a priapúlidos y poliquetos, así como a organismos menos familiares, como *Hallucigenia*.

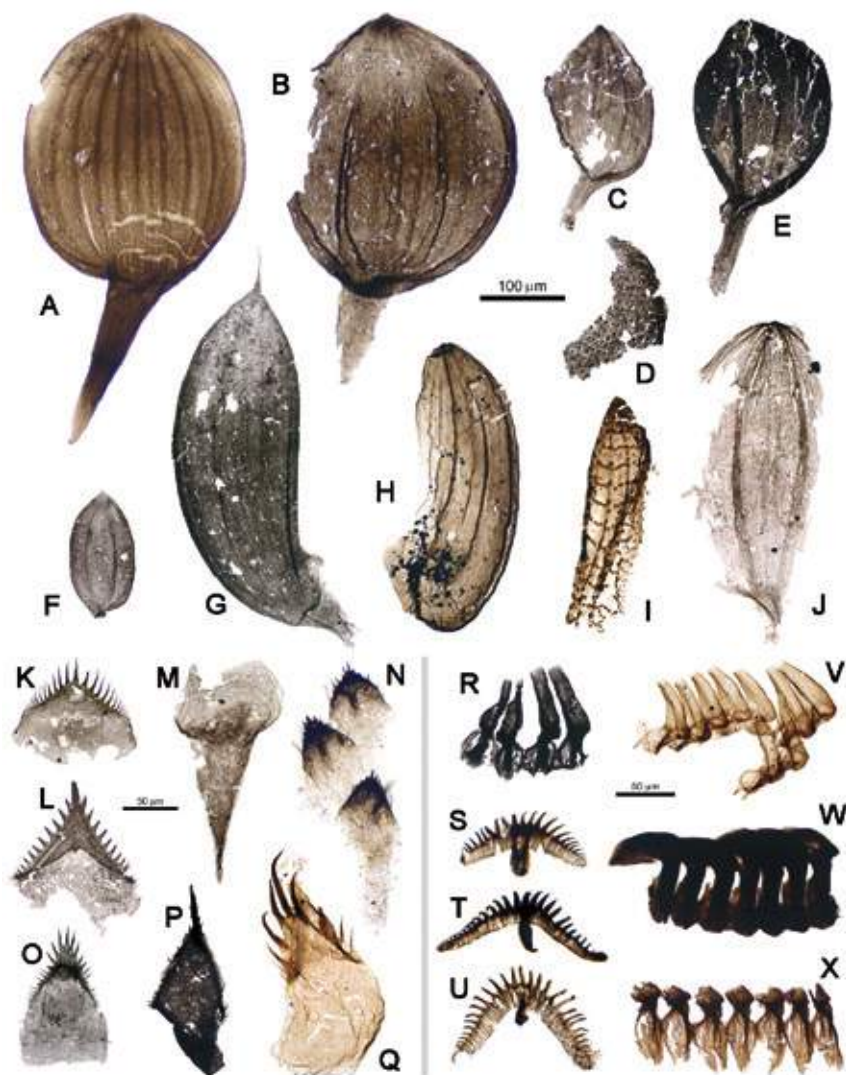


Figura 11. Diversidad de Pequeños Fósiles Carbonizados del Cámbrico.

A-J. Escleritos de *Wiwaxia*. K-Q. Escamas y dientes de priapulidos. R-X. Rádula de molusco. A. Mount Cap (Cámbrico temprano, Canadá). B. Formación Kaili (Cámbrico medio, China). C. Formación Pika (Cámbrico medio, Canadá). D. Formación Mahto (Cámbrico temprano, Canadá). E. Burgess Shale (Cámbrico medio, Canadá). F y G. Formación Hess River (Cámbrico medio, Canadá). H e I. Formación Earlie (Cámbrico medio, Canadá). J. Formación Forteau (Cámbrico temprano, Canadá). K y L. Formación Pika. M. Formación Forteau. N. Formación Kaili. O. Formación Hess River. P. Formación Mahto. Q. Formación Earlie. R. Formación Mahto. S a V. Formación Earlie. W. Formación Mount Cap. X. Formación Bright Angel Shale (Cámbrico temprano, Arizona). Reproducido de Butterfield & Harvey (2012).

Gusanos aterciopelados

Los onicóforos, o gusanos aterciopelados, son un grupo pequeño de animales vermiformes que viven en bosques húmedos alrededor del ecuador. Se estima que los onicóforos hicieron la transición del ambiente marino al terrestre hace unos 300 millones de años y su apariencia ha cambiado muy poco desde entonces; de hecho, algunos onicóforos fósiles encontrados en ámbar de hace 100 millones de años son prácticamente idénticos a las especies que viven hoy en día, incluso en detalles como minúsculas arrugas en la superficie del cuerpo. Estos animales solamente alcanzan unos cuantos centímetros de longitud y se desplazan por medio de una serie de extremidades cortas similares a salchichas. Como depredadores de emboscada, los onicóforos cazan pequeños invertebrados por medio

de glándulas especializadas que expulsan una sustancia pegajosa que inmoviliza a sus presas, para luego alimentarse usando sus fuertes mandíbulas. Los onicóforos son notables por sus sofisticadas interacciones sociales, pues forman grupos de una docena de individuos que viven y cazan juntos, liderados por una hembra dominante. Se pueden reproducir continuamente y algunas especies incluso pueden dar a luz a sus crías; en estos casos, los embriones se alinean a lo largo del cuerpo de la madre y van madurando progresivamente hacia el extremo posterior del cuerpo. Debido a que los onicóforos son susceptibles a la desecación y pierden agua fácilmente, su piel consta de una superficie rugosa repleta de comisuras y recovecos que permiten mantener humedad y evitar una excesiva evaporación.

La centena de fósiles de *Hallucigenia* albergados en el Instituto Smithsonian y en el Royal Ontario Museum de Toronto se encuentran en varios estados de preservación: muchos de ellos carecen de la cabeza o de la parte posterior del cuerpo, mientras que en algunos el tronco ha desaparecido por completo dejando solamente una serie de espinas. Las capas de carbono que conforman las espinas están frecuentemente oxidadas o erosionadas, o puede ser que el carbono se haya desprendido en fragmentos más pequeños. Sin embargo, una examinación cuidadosa

de los fósiles mejor preservados demuestra que es posible observar trazas del carbono original en algunas espinas de *Hallucigenia*, comprimidas en capas con un grosor de unos pocos micrómetros que reflejan la luz como un pequeño espejo. Bajo el microscopio electrónico, aproximadamente una docena de fósiles con esta superior preservación revela detalles morfológicos sin precedentes, invisibles al ojo desnudo. En cada una de las espinas es posible observar una segunda o tercera espina en su interior (Figura 4A-C). Esta organización es inusual entre animales actuales pero



Figura 12. Diversidad de onicóforos australianos. De izquierda a derecha: *Euperipatoides rowelli*, *Phallocephale tallagandensis*, *Ooperipatus insignis*, *Ooperipatus hispidus*, *Tasmanipatus barrette* y *Tasmanipatus anophthalmus*. Reproducido de Mayer et al. (2015).

se encuentra en las garras y mandíbulas de los onicóforos (Figuras 12 y 13).

Esta intrigante similitud propició una nueva investigación de las garras de los onicóforos actuales con fines comparativos. Al disecar las garras y mandíbulas de algunos ejemplares de la especie australiana *Euperipatoides kanangrensis*, fue posible observar con claridad que dentro de estas estructuras habían otras dos o tres versiones más pequeñas en su interior, de modo similar a cucuruchos de

helado encajados unos encima de los otros (Figura 13). Sin embargo, las garras no son espinas. Armados con este conocimiento, la pregunta obvia era si las garras de *Hallucigenia* podrían mostrar una organización similar. Para resolver este enigma fue necesario visitar de nuevo las colecciones de fósiles de América del Norte y, gracias a las ventajas analíticas del MEB, fue posible confirmar que la organización de las garras carbonizadas de *Hallucigenia* tenía una similitud indudable con las estructuras de los onicóforos actuales (Figura 14).

Las garras tienen la respuesta

En primera instancia, la similitud entre las garras de *Hallucigenia* y las de los onicóforos podría dar crédito a la interpretación de que estos organismos están filogenéticamente relacionados. Sin embargo, existen otras posibilidades. ¿Es posible que todos los panartrópodos tuvieran el mismo tipo de organización en sus formas ancestrales y que se haya perdido en artrópodos y tardígrados? Para resolver esta complicación tuvimos que reconstruir las relaciones evolutivas de los panartrópodos y sus ancestros cámbricos, aunque esto no es una tarea fácil. Potencialmente hay millones de árboles filogenéticos posibles, de los cuales solamente uno refleja de forma correcta la evolución de estos organismos. Hay varias técnicas disponibles para investigar la historia evolutiva de los seres vivos. Ya que es imposible extraer ADN de los fósiles, pues esta molécula se degrada en el transcurso de unos cuantos miles de años, los paleontólogos no pueden utilizar esta fuente de información. La única fuente de datos disponible es la morfología. Las características anatómicas de los organismos de interés se integran en una base de datos que consta de cientos de observaciones; por ejemplo, la presencia de ojos en un organismo o el número de garras en cada pata. Una vez que todas las observaciones se han codificado, incluyendo códigos particulares para aquellos casos en los cuales la información no está disponible o es incierta, todos los datos se incorporan a un programa informático que calcula los árboles filogenéticos que ofrezcan la mejor explicación de las relaciones entre los organismos.

En este caso, la señal fue fuerte y clara: ¡*Hallucigenia* está relacionado, en efecto, con los onicóforos! La diferencia crucial con otros estudios previos es que nuestros análisis nos permitieron identificar características particulares que apoyan las afinidades cercanas de *Hallucigenia* con relación a los onicóforos, en lugar de con cualquier otro grupo de panartrópodos. La organización de las garras con elementos internos está completamente ausente en artrópodos y tardígrados (Figura 15).

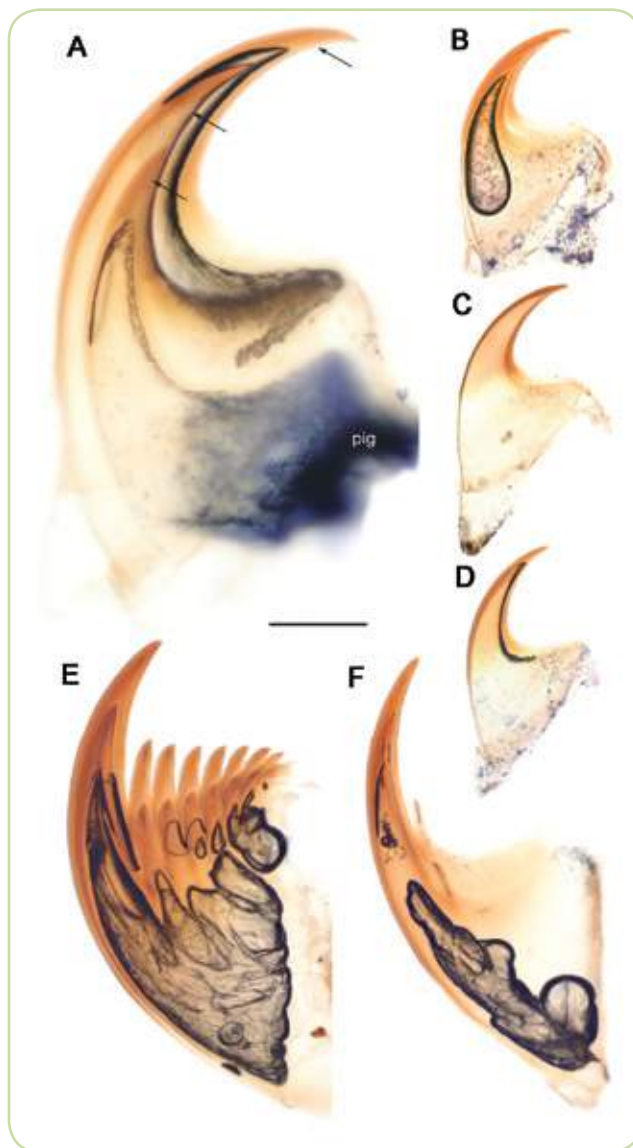


Figura 13. Organización de las garras y mandíbulas del onicóforo actual *Euperipatoides kanangrensis*. A-D. Garras disecadas. E y F. Mandíbulas disecadas. Nótase que cada una de las garras y mandíbulas contiene hasta dos versiones más pequeñas de las mismas en el interior (flechas). Escala: A (0,04 mm), B-F (0,1 mm). Reproducido de Smith & Ortega-Hernández (2014).

Implicaciones evolutivas

Afinidades claras para los lobopodios

La conclusión de que *Hallucigenia* puede ser reconocido como un miembro del linaje de los onicóforos actuales en base a la presencia de un carácter complejo –las garras con elementos apilados– no sólo aclara las afinidades filogenéticas de esta especie icónica, sino que también tiene implicaciones más amplias para esclarecer la identidad de otros lobopodios. Al poner a prueba los nuevos datos y observaciones a través de un análisis cladístico, encontramos que cada una de las categorías principales de lobopodios (Tabla 1; Figura 3) se puede identificar como ancestral de diferentes fila de panartrópodos (Figura 15). También es notable el hecho de que los resultados se mantienen constantes y con alto nivel de resolución, incluso después de hacer ajustes en la búsqueda de los árboles más cortos, ya que varios estudios previos sobre las relaciones filogenéticas de lobopodios han sufrido de una falta de estabilidad. Por lo tanto, muchos lobopodios que han sido considerados tradicionalmente como problemáticos ahora se pueden clasificar con mayor precisión que antes.

Hallucigenia no es el único lobopodio que puede ser reconocido como un miembro del linaje que dio origen a los onicóforos. Aunque los Luolishaniíidos (Figura 3E) tienen algunas adaptaciones únicas, incluyendo apéndices anteriores alargados similares a plumas y una armadura dorsal robusta, el hecho de que los escleritos dorsales en estos lobopodios muestren una organización de cono en cono similar a los de *Hallucigenia* (Figura 4A-C) sugiere que estos organismos también están más estrechamente relacionados con los onicóforos que con cualquier otro grupo de animales actuales. Nuestros resultados también revelan que aquellos lobopodios con una morfología simple e indiferenciada –que carecen tanto de extremidades

rapaces como de escleritos dorsales– en realidad representan a algunos de los antepasados más antiguos conocidos de onicóforos. En conjunto, formas con armadura y formas “no diferenciadas” constituyen aproximadamente dos tercios de toda la diversidad de lobopodios conocida y, por lo tanto, demuestran que el linaje extinto de los onicóforos es significativamente diverso, tanto en términos de número de especies como también en su variabilidad morfológica. Estos descubrimientos conllevan varias implicaciones interesantes para la evolución temprana de este grupo. Por ejemplo, aunque inicialmente se pensaba que todos los lobopodios eran antepasados marinos de los onicóforos, ahora es posible identificar cuáles son las

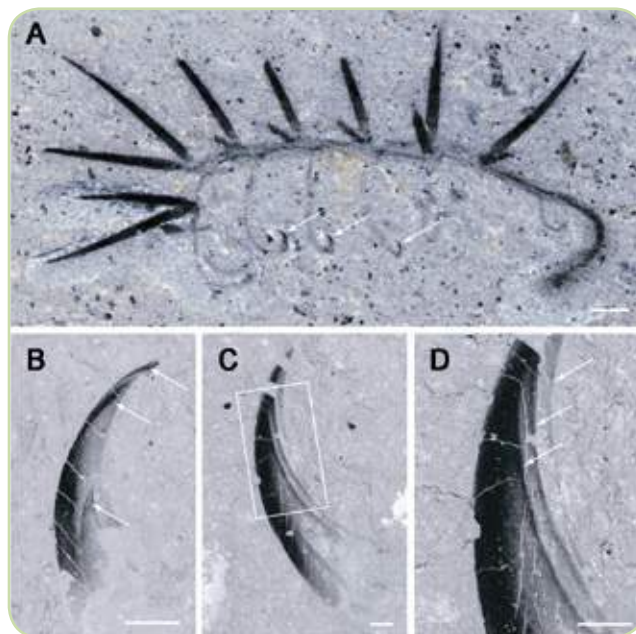


Figura 14. Organización de las garras en *Hallucigenia sparsa* de Burgess Shale. A. Espécimen completo en vista lateral mostrando la disposición de las espinas dorsales y de las garras en la punta de las extremidades. B-D. Garras con tres elementos (flechas) desveladas por medio del microscopio electrónico de barrido. Escala: A (1 mm), B-D (0,1 mm). Reproducido de Smith & Ortega-Hernández (2014).

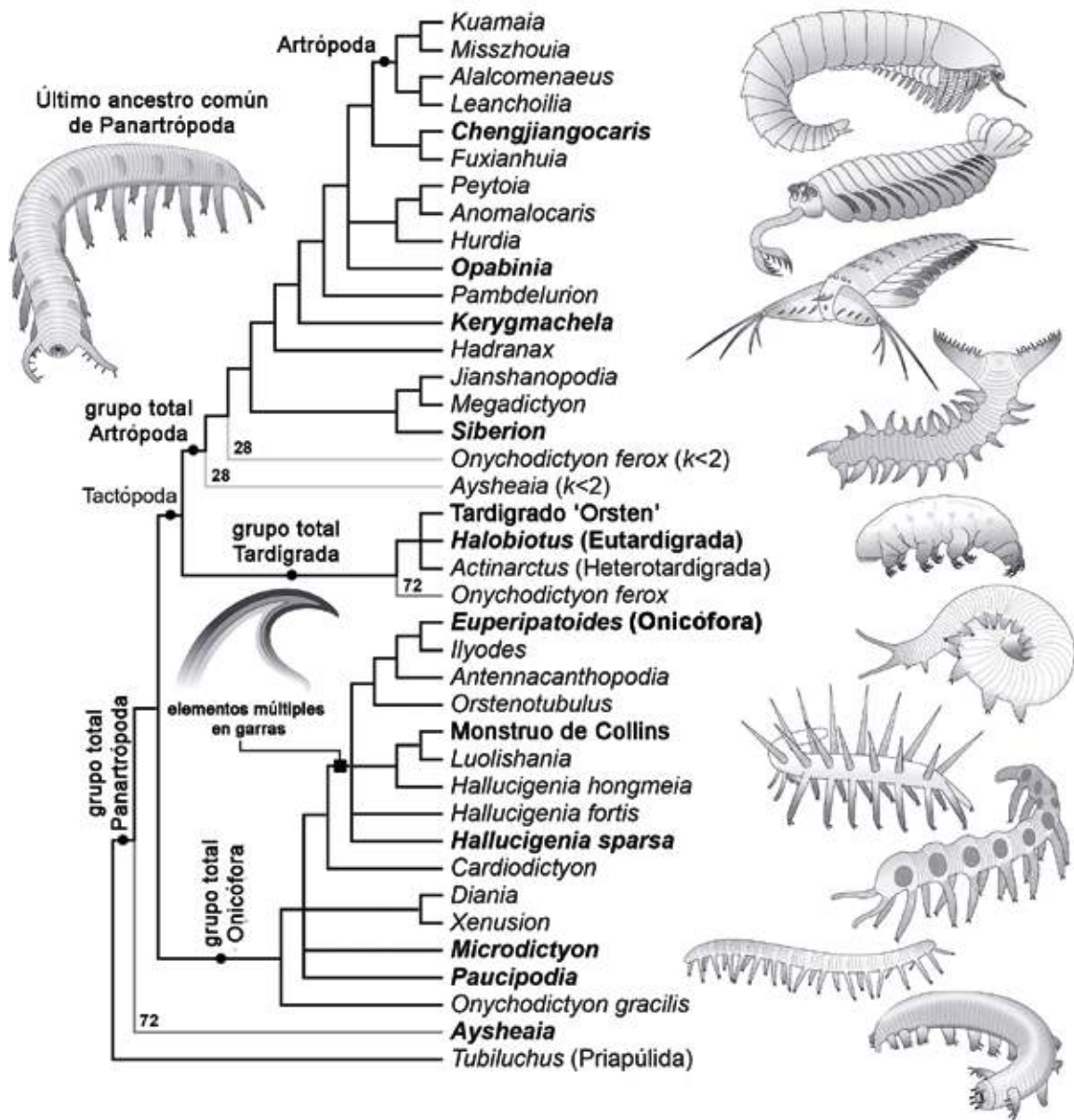


Figura 15. Posición filogenética de *Hallucigenia* en el contexto de panarthropodos actuales y extintos. El análisis cladístico recupera a *Hallucigenia* como parte del linaje que incluye a los onicóforos actuales en base a la presencia de múltiples elementos internos en las garras. Consenso estricto de los árboles más parsimoniosos calculados con múltiples valores de concavidad para explorar el efecto de penalizar la homoplasia en la base de datos. Los nodos incluyen el porcentaje de parámetros que soportan el valor de los nodos (valores del 100% omitidos). Reproducido de Smith & Ortega-Hernández (2014).

especies particulares que se adhieren a esta interpretación (Figura 15). Los resultados muestran que lobopodios con una morfología indiferenciada son los representantes más ancestrales (Figura 3F) y que las especies con armadura dorsal evolucionaron más tarde. Sin embargo, los escleritos dorsales están completamente ausentes en onicóforos actuales (Figura 12), lo que sugiere que estas estructuras se perdieron de modo secundario durante su historia evolutiva. Evidencia disponible de la pérdida de los escleritos dorsales proviene de organismos fósiles post-cámbricos que habitaban ambientes terrestres, como algunas especies del Carbonífero (aproximadamente hace 300 millones de años) preservadas en la localidad de Mazon Creek, en Estados Unidos, así como también a partir de onicóforos fósiles preservados en ámbar del Cretácico (aproximadamente hace 100 millones de años) de aspecto moderno (Figura 16). También hay algunos datos preliminares sobre ciertos genes que se expresan tanto en las garras como en la región dorsal del cuerpo de onicóforos actuales, los cuales podrían reflejar la posición vestigial de los escleritos dorsales como se observa en *Hallucigenia*. En conjunto, estos resultados demuestran que la historia evolutiva temprana de los onicóforos incluye animales con varias adaptaciones a un medio acuático cerca del fondo marino, mientras que todas las especies existentes prácticamente disfrutaban del mismo modo de vida como depredadores de pequeños invertebrados en los bosques tropicales.

¿Cuál es el grupo hermano de los onicóforos?

Una de las principales aportaciones de este estudio es que permite desmitificar las afinidades filogenéticas, tradicionalmente problemáticas, de lobopodios extintos en relación con sus descendientes actuales. Sin embargo, al hacerlo, también encontramos un resultado inesperado con profundas implicaciones para la evolución de los panartrópodos. Mientras que la mayoría de los estudios filogenómicos –aquellos que se basan en el análisis de

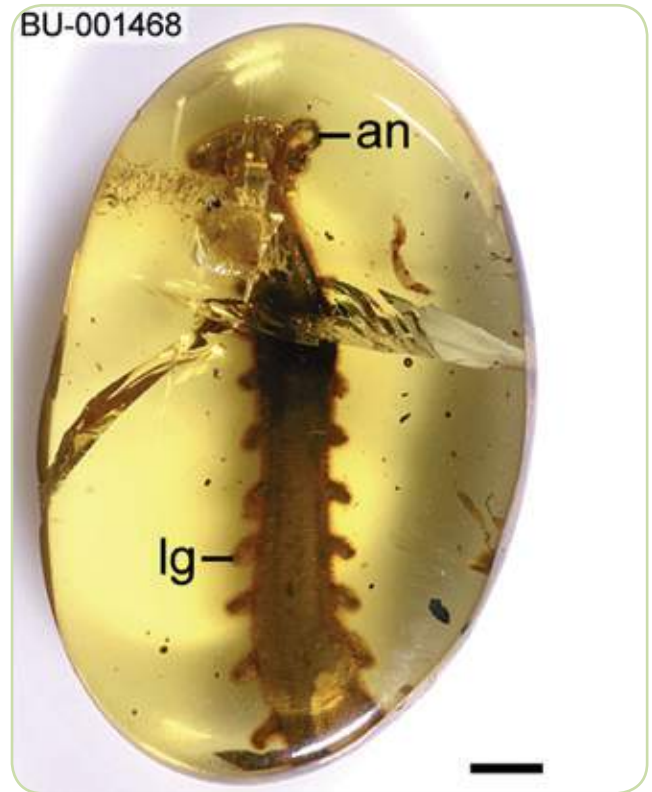


Figura 16. El onicóforo cretácico *Cretoperipatus burmiticus* preservado en ámbar de Birmania. *Cretoperipatus burmiticus* indica que onicóforos de apariencia moderna pueden ser registrados al menos desde hace 100 millones de años. Abreviaturas: an, antena; lg, pata. Reproducido de De Sena Oliveira *et al.* (2016).

secuencias de genes para inferir relaciones evolutivas—generalmente resuelven a los onicóforos como el grupo hermano de los artrópodos, nuestro enfoque basado en los fósiles sugiere por el contrario que los tardígrados ocupan esa posición (Figura 15). Esto implica que los onicóforos representan el grupo más antiguo que divergió dentro de los panartrópodos existentes. La relación de grupos hermanos entre los tardígrados y artrópodos encuentra apoyo en los

aspectos de la morfología que sólo se puede observar en los fósiles del Cámbrico, tales como la organización del último par de patas y la presencia de extremidades anteriores de tipo raptorial y, por lo tanto, proporcionan un paso escalonado en el origen remoto de estos grupos. Por lo tanto, mientras que la relación de grupos hermanos entre onicóforos y artrópodos está basada en evidencia genética (pero no morfológica), la relación de grupos hermanos entre tardígrados y artrópodos está basada en evidencia morfológica (pero no en los genes). Esta paradoja refleja un conflicto importante entre las filogenias basadas en los genes y las basadas en la morfología y que necesita ser resuelto con el fin de comprender mejor la historia evolutiva de los panartrópodos. Sólo una combinación de futuros descubrimientos paleontológicos y de nuevos estudios de la composición genética de los grupos existentes permitirá llegar a un consenso sobre las controvertidas relaciones entre los filos de panartrópodos y, tal vez, incluso proporcionar una explicación para el éxito inigualable de estos animales.

Fósiles cámbricos continúan maravillando e iluminando la evolución temprana de los animales

El registro fósil de los lobopodios cámbricos ofrece una perspectiva única sobre la evolución temprana de los animales y provee una fuente de información

que sería completamente inasequible si solamente nos valiéramos del estudio de los animales actuales. Los fósiles excepcionales de Burgess Shale, y de otros depósitos similares, complementan el registro fósil convencional y permiten obtener un mejor entendimiento de la larga historia evolutiva de los panartrópodos. Hallazgos como *Hallucigenia* demuestran que estos animales ancestrales no son solamente versiones simplificadas de sus descendientes, sino que se trata de organismos complejos que prosperaron en sus respectivos ecosistemas. Nuevos descubrimientos de fósiles y la disponibilidad de mejores métodos analíticos permiten generar nuevas oportunidades para que los paleontólogos puedan desenredar las ramas más antiguas del árbol de la vida, así como interpretar los fósiles enigmáticos que abundan en los estratos geológicos más antiguos del Periodo Cámbrico. Solamente reconstruyendo las relaciones filogenéticas entre los filarios modernos y sus relaciones con estos organismos extintos podemos aspirar a reconciliar el registro fósil con los procesos evolutivos inherentes que dieron origen a la diversidad de animales que han caracterizado la biosfera durante más de 500 millones de años. De modo que nuestro entendimiento sobre la diversidad animal mejora gradualmente y fósiles excepcionales como *Hallucigenia* nos ayudan a revelar este periodo de innovación evolutiva, así como a identificar los factores geológicos, ambientales y ecológicos que contribuyeron a la súbita explosión de vida animal hace unos 540 millones de años.

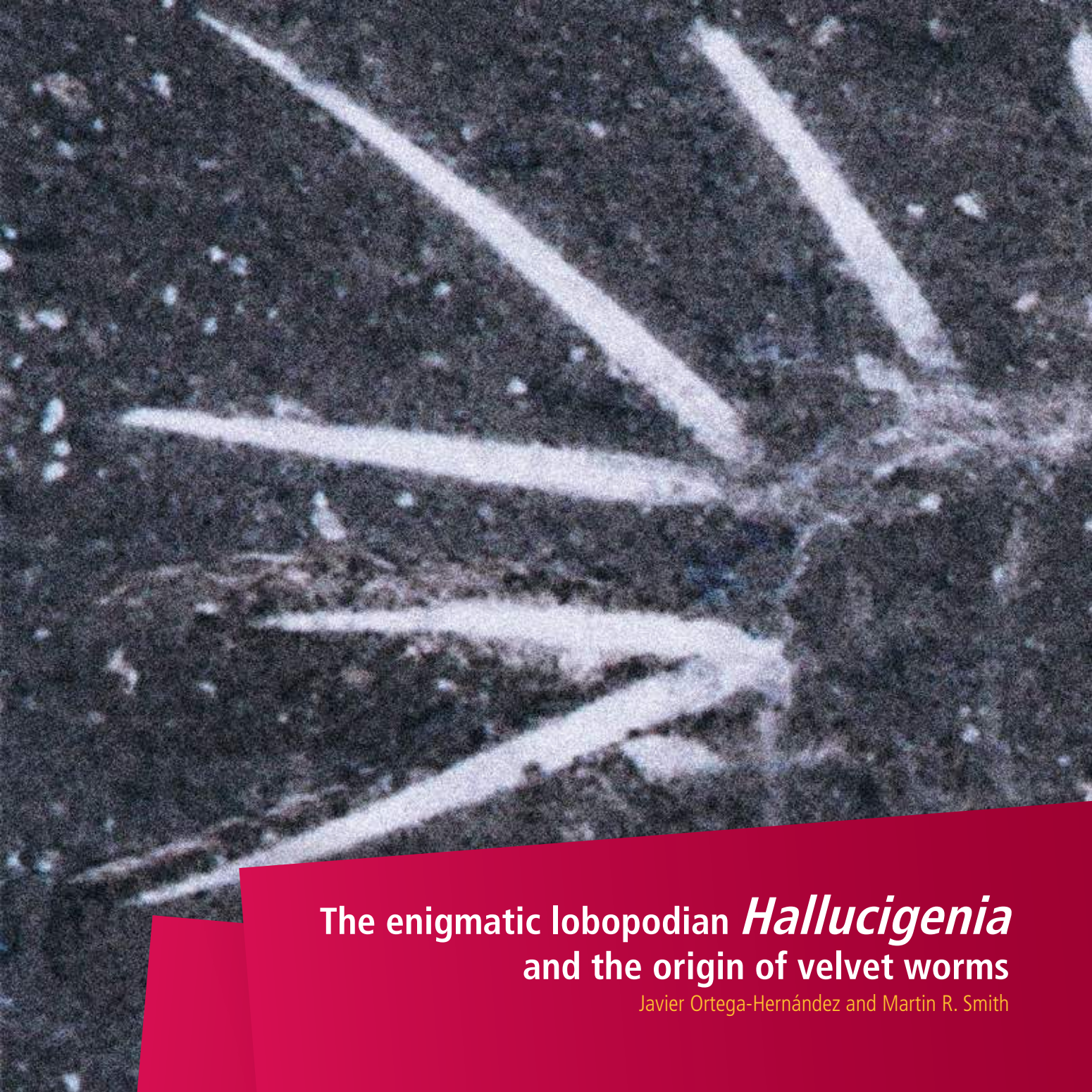
Agradecimientos

Este trabajo fue financiado con fondos de apoyo postdoctoral a JOH y MRS por medio del Emmanuel College y Clare College, ambos de la Universidad de Cambridge. Agradecemos la ayuda de Julieta Sarmiento Ponce (Universidad de Cambridge) en la traducción del texto.

Bibliografía

- Briggs, D.E.G., Fortey, R.A. 2005. Wonderful strife: systematics, stem groups, and the phylogenetic signal of the Cambrian radiation. *Paleobiology*, 31, 94–112.
- Buatois, L.A., Narbonne, G.M., Mángano, M.G., Carmona, N.B., Myrow, P. 2014. Ediacaran matground ecology persisted into the earliest Cambrian. *Nature Communications*, 5, 1–5.
- Budd, G.E., Jensen, S.R. 2000. A critical reappraisal of the fossil record of the bilaterian phyla. *Biological Reviews*, 75, 253–295.
- Butterfield, N.J. 1990. A reassessment of the enigmatic Burgess Shale fossil *Wiwaxia corrugata* (Matthew) and its relationship to the polychaete *Canadia spinosa* Walcott. *Paleobiology*, 16, 287–303.
- Butterfield, N.J. 1995. Secular distribution of Burgess-Shale-type preservation. *Lethaia*, 28, 1–13.
- Butterfield, N.J., Harvey, T.H.P. 2012. Small Carbonaceous Fossils (SCFs): a new measure of early Paleozoic paleobiology. *Geology*, 40, 71–74.
- Caron, J.B., Smith, M.R., Harvey, T.H.P. 2013. Beyond the Burgess Shale: Cambrian microfossils track the rise and fall of hallucigeniid lobopodians. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 280, 20131613.
- Conway Morris, S. 1977. A new metazoan from the Cambrian Burgess Shale of British Columbia. *Palaeontology*, 20, 623–640.
- Conway Morris, S. 1997. *The Crucible of Creation: the Burgess Shale and the Rise of Animals*. Oxford University Press, Oxford.
- De Sena Oliveira, I., Bai, M., Jahn, H., Gross, V., Martin, C., Hammel, J.U., Zhang, W., Mayer, G., 2016. Earliest onychophoran in amber reveals Gondwanan migration patterns. *Current Biology*, 26, 2594-2601.
- Gaines, R.R., Hammarlund, E U., Hou, X.G., Qi, C.S., Gabbott, S.E., Zhao, Y.L., Peng, J., Canfield, D.E. 2012. Mechanism for Burgess Shale-type preservation. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 109, 5180–5184.

- Gould, S.J. 1989. *Wonderful Life: The Burgess Shale and the Nature of History*. W. W. Norton & Co., London.
- Mayer, G., Franke, F.A., Treffkorn, S., Gross, V., Oliveira, I.S. 2015. *Onychophora*. In: A. Wanninger (Ed.) *Evolutionary Developmental Biology of Invertebrates 3: Ecdysozoa I: Non-tetraconata*. Springer, Berlin, 53–98.
- Ortega-Hernández, J. 2015. Lobopodians. *Current Biology*, 25, R873-R875.
- Orr, P.J., Kearns, S.L., Briggs, D.E.G. 2002. Backscattered electron imaging of fossils exceptionally-preserved as organic compressions. *Palaios*, 17, 110–117.
- Ramsköld, L. 1992. The second leg row of *Hallucigenia* discovered. *Lethaia*, 25, 221–224.
- Ramsköld, L., Hou, X.G. 1991. New early Cambrian animal and onychophoran affinities of enigmatic metazoans. *Nature*, 351, 225–228.
- Schwab, K.W. 1966. Microstructure of some fossil and recent scolecodonts. *Journal of Paleontology*, 40, 416–423.
- Slater, B.J. 2014. Fossil Focus: Arthropod–plant interactions. *Palaeontology Online*, 4, article 5, 1-17.
- Smith, M.R., Ortega-Hernández, J. 2014. *Hallucigenia*'s onychophoran-like claws and the case for Tactopoda. *Nature*, 514, 363-366.
- Smith, M.R., Caron, J.B. 2015. *Hallucigenia*'s head and the pharyngeal armature of early ecdysozoans. *Nature*, 523, 75–78.
- Topper, T.P., Skovsted, C.B., Peel, J.S., Harper, D.A. 2013. Moulting in the lobopodian *Onychodictyon* from the lower Cambrian of Greenland. *Lethaia*, 46: 490-495.
- Walcott, C.D. 1911. Cambrian Geology and Paleontology II, no. 5. Middle Cambrian annelids. *Smithsonian Miscellaneous Collections*, 57, 109–144.
- Wilson, L.A., Butterfield, N.J. 2014. Sediment effects on the preservation of Burgess Shale-type fossils. *Palaios*, 29, 145–154.



The enigmatic lobopodian *Hallucigenia*
and the origin of velvet worms

Javier Ortega-Hernández and Martin R. Smith

Authors



Javier Ortega-Hernández

is an invertebrate palaeobiologist interested in the origin of animals during the Cambrian Explosion, and the evolutionary history of arthropods and other closely related organisms. Originally from Mexico City, Javier obtained his undergraduate degree in Biology from the Faculty of Sciences, National Autonomous University of Mexico. He moved to the UK in 2008 to study the MSc in Palaeobiology at the University of Bristol, and from 2009 to 2013 he pursued a PhD in Earth Sciences at the University of Cambridge. Javier is currently a member of the Department of Zoology and Emmanuel College, both from the University of Cambridge, and will eventually move to the United States to take up an assistant professorship at Harvard University.



Martin R. Smith

is a palaeontologist interested in the origins of the modern animal groups and the remarkably-preserved early fossils that allow us to reconstruct their evolutionary history. He holds degrees from the University of Cambridge (BA, MSc) and studied for his PhD in Toronto, where he first worked on the Burgess Shale fossils that now form a central part of his research portfolio. Martin returned to Cambridge to become a Junior Research Fellow at Clare College and moved last year to Durham University, where he is a Lecturer in Palaeontology.

Acknowledgements

This work was supported by Research Fellowships to JOH and MRS in Emmanuel College and Clare College respectively, both from the University of Cambridge. Thanks to Julieta Sarmiento-Ponce (University of Cambridge) for helping with translating the text.

First, a little context

The diversity of animals that evolution has produced over the last 500 million years is nothing short of astonishing. Animals thrive in virtually every conceivable ecosystem on the planet, and through their interactions with the environment they have fundamentally defined the dynamics of the biosphere as we know it. At this point you may have a vivid image of some familiar groups, such as mammals, birds or even fish; however, these are far from being the most successful animals to inhabit the Earth. This important distinction goes to the panarthropods (Figure 1A-C), an enormous clade of living organisms that are characterized for having paired limbs and shedding their external cuticle during growth. Panarthropods consist of three phyla, the arthropods (e.g. arachnids, myriapods, crustaceans and insects), the tardigrades (also known as water bears) and the onychophorans (also known as velvet worms). Arthropods are by far the most diverse animal group –with an estimated 5 to 10 million species– and are easily recognized for having a hard exoskeleton made of chitin, and several pairs of articulated legs (Figure 1A). By contrast, tardigrades and onychophorans are somewhat less familiar because they are more difficult to observe directly. Tardigrades are microscopic, rarely reaching more than 1 mm in body length, and can be found in almost any body of water (Figure 1B). Despite their diminutive size, they have gained a notorious reputation for their capacity to survive harsh environmental conditions, including deep freezing, the vacuum of space, and extreme drought. Onychophorans reach up to several centimetres in length and have a distinctive appearance resembling worms with many pairs of short stubby legs, but lead reclusive lives inside rotting logs in the depths of subtropical forests around the world (Figure 1C). Collectively, panarthropods represent one of the greatest stories of evolutionary success in the history of life on Earth, having survived through the five great mass extinction events, and diversified in order to adapt to an ever-changing world around them.

► Figure 1. Diversity and abundance of Panarthropoda.

A. Arthropoda. B. Tardigrada. C. Onychophora. D. Panarthropods are the most diverse group of any living organism, and account for up to two thirds of all known species; reproduced from Slater (2014).

Given the importance of panarthropods, their critical ecological role in the biosphere, and the fact that they have enjoyed almost unparalleled prosperity over half a billion years, we must ask ourselves a fundamental question. How did these animals first evolve? Panarthropods can be tracked back to the beginning of the Phanerozoic (Latin for *visible life*) some 541 million years ago, when the fossil record captures the earliest occurrence of trails and scratches preserved in marine sediments, which could only be produced by macroscopic animals walking on the seafloor (Figure 2). However, a clearer view of the origin of panarthropods comes from several Cambrian (ca. 541-485 million years old) marine deposits around the world, particularly from so-called “Konservat-Lagerstätten”, the technical term used for sites of exceptional fossil preservation. Whereas most fossil-bearing localities only contain the toughest and most durable components of the body of any given animal, such as the biomineralized shells of molluscs or the bones of vertebrates, Konservat-Lagerstätten are peculiar in that they preserve soft tissues that would decay under normal circumstances, including limbs, muscles, and even brains! Such exceptional deposits occasionally form when entire animal communities are buried rapidly under large amounts of fine-grained sediment in low oxygen environments. These conditions protect the carcasses from being destroyed by predators or scavengers, and drastically attenuate the normal decay process induced by oxygen-breathing bacteria. Thus, Konservat-Lagerstätten represent a crucial source of information on the delicate morphology of early animals that allow us to better understand their evolutionary history and deep origin.

► Figure 2. Transition in Ediacaran to early Cambrian matground ecology.

Ediacaran trace fossils (left) consist of scratch marks or mat digestions impressions produced by various organisms of enigmatic

affinities. By contrast, the early Cambrian includes trace fossils produced by arthropods and worm-like animals. These fossils demonstrate that arthropods have been part of the biosphere for the entire Phanerozoic (ca. 541 million years to Recent). Reproduced from Buatois *et al.* (2014).

The shelly fossil record clearly demonstrates that panarthropods have been among the dominant groups throughout the evolutionary history of animals. Cambrian Konservat-Lagerstätten also adhere to this general pattern,

and thus exceptionally preserved fossils of these organisms are relatively abundant around the world. These sites contain numerous species that can be readily identified as direct ancestors of extant panarthropods; for example, trilobites and their close relatives share the presence of a multiarticulated exoskeleton with living arthropods. However, many of these localities also host a peculiar suite of fossils that are more broadly related to the Panarthropoda, but whose precise relationships has been the subject of much controversy, the lobopodians.

Table 1. Diversity and distribution of lobopodians in Palaeozoic Konservat-Lagerstätten.

Taxa	Age	Locality	Morphotype
<i>Antennacanthopodia gracilis</i>	Cambrian Stage 3	Chengjiang, South China	Undifferentiated
<i>Cardiodictyon catenulum</i>	Cambrian Stage 3	Chengjiang, South China	Armoured
<i>Diania cactiformis</i>	Cambrian Stage 3	Chengjiang, South China	Undifferentiated
<i>Fascivermis yunnanicus</i>	Cambrian Stage 3	Chengjiang, South China	Undifferentiated
<i>Hallucigenia fortis</i>	Cambrian Stage 3	Chengjiang, South China	Armoured
<i>Jianshanopodia decora</i>	Cambrian Stage 3	Chengjiang, South China	Raptorial limbs
<i>Megadictyon haikouensis</i>	Cambrian Stage 3	Chengjiang, South China	Raptorial limbs
<i>Microdictyon sinicum</i>	Cambrian Stage 3	Chengjiang, South China	Armoured
<i>Onychodictyon ferox</i>	Cambrian Stage 3	Chengjiang, South China	Armoured
<i>Onychodictyon gracilis</i>	Cambrian Stage 3	Chengjiang, South China	Armoured
<i>Paucipodia inermis</i>	Cambrian Stage 3	Chengjiang, South China	Undifferentiated
<i>Collinsium ciliosum</i>	Cambrian Stage 3	Xiaoshiba, South China	Armoured
<i>Hadrax augustus</i>	Cambrian Stage 3	Sirius Passet, Greenland	Incomplete preservation
<i>Kerygmachela kierkegardii</i>	Cambrian Stage 3	Sirius Passet, Greenland	Raptorial limbs
<i>Pambdelurion whittingtoni</i>	Cambrian Stage 3	Sirius Passet, Greenland	Raptorial limbs
<i>Tritonychus phanerosarkus</i>	Cambrian Stage 3	South China	Undifferentiated
<i>Hallucigenia hongmeia</i>	Cambrian Stage 4	Guanshan, South China	Armoured
Unnamed form	Cambrian Stage 4	Emu Bay Shale, Australia	Armoured
<i>Siberion lenaicus</i>	Cambrian Stage 4	Sinsk Formation, Siberia	Raptorial limbs
<i>Xenusion auerswaldae</i>	early Cambrian	Kalmarsund Sandstone?	Undifferentiated
<i>Mureropodia apae</i>	Cambrian Stage 5	Murero Lagerstätte, Spain	Incomplete preservation
<i>Aysheaia pedunculata</i>	Cambrian Stage 5	Burgess Shale, Canada	Raptorial limbs
Collins' monster	Cambrian Stage 5	Burgess Shale, Canada	Armoured
<i>Hallucigenia sparsa</i>	Cambrian Stage 5	Burgess Shale, Canada	Armoured
<i>Acinocricus stichus</i>	Cambrian Stage 5	Spence Shale, Utah	Armoured
<i>Aysheaia? prolata</i>	Cambrian Stage 5	Wheeler Formation, Utah	Incomplete preservation
<i>Orstenotubulus evamuelleriae</i>	Guzhangian	Västergötland Orsten, Sweden	Armoured
Undescribed form	early Ordovician	Fezouata, Morocco	Armoured
Unnamed form	late Ordovician	Soom Shale, South Africa	Incomplete preservation
Undescribed form	Silurian	Eramosa, Canada	Undifferentiated
<i>Carbotubulus waloszeki</i>	upper Carboniferous	Mazon Creek, USA	Armoured
<i>Ilyodes inopinata</i>	upper Carboniferous	Mazon Creek, USA	Undifferentiated
<i>Cretoperipatus burmiticus</i>	Cretaceous	Amber of Myanmar (Burma)	Undifferentiated

Figure 3. Diversity of Cambrian lobopodians.

A. *Aysheaia pedunculata*, middle Cambrian Burgess Shale. B. Claws of *A. pedunculata*. C. *Hallucigenia sparsa*, middle Cambrian Burgess Shale. D. *Microdictyon sinicum*, early Cambrian Chengjiang. E. *Acinocricus stichus*, middle Cambrian Spence Shale. F. *Diania cactiformis*, early Cambrian Chengjiang. Scale bars: A (3mm), B (0.2mm), C, D, F (5mm), E (2mm). Anterior facing left in all specimens. Reproduced from Ortega-Hernández (2015).

What are the lobopodians?

The lobopodians are a loosely defined group comprising more than 30 species of extinct soft-bodied animals that superficially resemble worms with legs (Table 1; Figure 3). Most lobopodian species are known from early and middle Cambrian marine deposits, particularly from Konservat-Lagerstätten in South China and North America, although a few representatives have been described from younger localities and from other geographical locations (Table 1). These animals share the same basic organization that includes a tubular body covered by a thin cuticle with transverse annulations, and up to 25 pairs of serially repeated tentacle-like legs. Lobopodians owe their name to the morphology of their limbs, which have a ‘lobopodous’ –or lobe-like– construction that lacks articulating joints (unlike those of arthropods). The legs are usually elongate and highly flexible, and terminate in a variable number of hardened claws that are used for crawling over firm substrates, such as rocks or sponges (Figure 3B). Many lobopodians have a bulbous head that occasionally bears small antennae-like limbs, or simple eyes formed by few individual lenses that suggest a limited degree of vision. The head also includes the mouth opening and its accessory structures, such as delicate lamellae or teeth-like features inside the mouth cavity.

Possibly the most prominent characteristic of several lobopodian species is the presence of a dorsal armour consisting of sets of hardened –and also lightly biomineralized– cuticular constructs known as sclerites. These protective sclerites can be expressed as circular plates with a net-like pattern (Figure 3D), robust spines covered by a scaly texture (Figure 4A-C), or more rarely as a combination of both (Figure 4D). Although the sclerites usually occur in pairs along the body, some forms have a heavier armature with three or more spines of variable length that would have proved a formidable defence against potential predators (Figure 3E). The sclerite sets follow the position of the walking legs, which has led to the suggestion that the former may have served a function for muscle attachment of the limbs. Because lobopodian sclerites are quite distinctive,

it is possible to recognize them even when they have been separated from the rest of the body, be it due to disarticulation or because they are the only part of the animal that has become preserved (Figure 4). Thus, lobopodian sclerites represent an important component of the microfossil record, and indicate that these organisms had a widespread distribution around the world during the Cambrian.

Page
14

► **Figure 4. Lobopodian sclerites.** A-C. *Hallucigenia* spines preserved as small carbonaceous fossils. Note the presence of multiple spines arranged following a cone-in-cone organization; reproduced from Smith and Ortega-Hernández (2014). D. *Onychodictyon* sclerite preserved as a phosphatic microfossil, showing diagnostic net-like pattern; reproduced from Topper *et al.* (2013).

Whereas most of the diversity between lobopodians is expressed in the morphology of the dorsal armature, or lack thereof, there is also some variation in the organization of the limbs that directly relates to the ecology of these organisms. For example, some lobopodians have a pair of raptorial-like anterior limbs with short spines, which may have been involved in transporting food fragments to the mouth opening (Figure 3A). Other species, such as the Luolishaniids (Figure 3E), have up to six pairs of slender legs that bear numerous elongate setae –giving a feather-like appearance to these limbs– that were used for sieving small organic particles from the water column for feeding. Although all lobopodians shared a relatively simple mode of life collecting nutrients in close proximity to the seafloor, they possessed some variability that allowed them to make the most out of their environment.

Lobopodians as panarthropod ancestors

Ever since their first reports, the legged worm-like appearance of lobopodians has prompted comparisons with the onychophorans. This resemblance led to early interpretations of lobopodians as marine ancestors of extant onychophorans, which are exclusively terrestrial animals. However, more recent considerations of the morphology of lobopodians suggest that most of the similarities

with onychophorans actually correspond to ancestral features (e.g. lack of a hardened exoskeleton, limbs with terminal claws), and thus cannot be used to support a strong phylogenetic relationship between these groups. That is, at least not for all lobopodians. A better understanding of the organization and diversity of lobopodians indicates that these extinct organisms are most likely related to all the panarthropod phyla –not just to onychophorans– and that they can be classified into three broad categories: those that have raptorial-like limbs (Figure 3A), those that bear the dorsal armature of sclerites (Figure 3C-E), and those that are “undifferentiated” as they lack both of these features (Table 1; Figure 3F). The lobopodians that have raptorial appendages are now regarded as some of the most distant ancestors of arthropods. Support for this interpretation comes from comparison with the anomalocaridids, large soft-bodied swimming predators that share similarities with both extinct lobopodians (e.g. raptorial limbs, circular mouthparts) and extant arthropods (e.g. compound eyes, jointed limbs). These observations have helped to clarify the origin of the complex morphological characters that define living arthropods, and indicate that lobopodians are crucial intermediate in this long evolutionary process. Problematically, lobopodians with raptorial limbs are only a minority within the known diversity of these fossil organisms, which means that the affinities of most representatives are still controversial.

The main complication when addressing the phylogenetic relationships of lobopodians is that most of them lack characters that would clearly link them to particular panarthropod phyla. Lobopodians with raptorial limbs can be recognized as members of the arthropod lineage because there are intermediate species with similar features that illustrate their evolutionary transformations. Although the dorsal sclerites of armoured lobopodians are complex morphological structures that could potentially inform on the affinities of these organisms, there are no living panarthropods that have this precise type of body organization. Due to these limitations, details on the early evolution of non-arthropod groups have

been scarcely addressed in the scientific literature, and thus contradictory views are abundant in the available studies. Nevertheless, lobopodians remain as the best available study subjects for understanding the origins of the most successful animals, and thus it is necessary to search for new sources of data to address these critical evolutionary questions (Figure 5).

Page
15

► **Figure 5. Evolutionary tree of Panarthropoda.** Lobopodians include ancestors of all extant panarthropod phyla. Reproduced from Ortega-Hernández (2015).

The quirky story behind *Hallucigenia*

The Burgess Shale

When it comes to the study of lobopodians, palaeontologists face one critical problem: the soft body of these creatures is prone to rapid decay, and also represents an attractive source of food for nearby predators and scavengers. As such, lobopodian carcasses typically decompose long before they can enter the conventional fossil record. Therefore, to preserve a lobopodian requires the peculiar conditions offered by Konservat-Lagerstätten. During the early 20th century, railway workers discovered the first exceptional fossils in the Canadian Rockies during routine excavations. The fossils were brought to the attention of Charles Doolittle Walcott, a prolific geologist and director of the Smithsonian Institution in Washington D.C., who recognized them as deserving further investigation. The movement of the Earth's crust had thrust these fossils high into the mountain peaks (Figure 6). Travelling with his family on horseback, Walcott traced back the source of the material and set up a small quarry near Mount Burgess, which yielded an exceptional suite of specimens that preserved not just their biomineralized hard parts, but also soft tissues, including the legs and antennae of trilobites and entirely soft-bodied worm-like organisms (Figure 7). Walcott described and named many of the new species and interpreted them as accurately as he could. Studying these extinct animals in the context of the

early 20th century, he was predisposed to recognize fossils as members of modern groups, although now we know that the truth is less straightforward. The Burgess Shale was seen as a curiosity, but after an initial flurry of interest, Walcott's extensive collections were relegated to a back room of the Smithsonian Institute, where they remained for some seventy years until University of Cambridge Professor Harry Blackmore Whittington, interested in the internal anatomy of trilobites, decided to study them in detail.

Page 16 ▶ **Figure 6. Panoramic view of the Walcott Quarry in Mount Stephen, British Columbia.** Photograph: Javier Ortega-Hernández.

Page 17 ▶ **Figure 7. The polychaete worm *Canadia spinosa*, one of the many soft-bodied worm-like organisms preserved in the Burgess Shale.** Photograph: Javier Ortega-Hernández.

Burgess Shale fossils were not easy to work with, as most had been flattened through the processes of burial, with many specimens splitting down their middle to expose subtly different aspects of the fossil on either part or counterpart. It was also unclear how their soft tissues came to be preserved in the first place. The unfortunate organisms were buried rapidly during mudflows that slumped down a nearby submarine cliff, cutting off the carcasses from oxygen and protecting them from opportunistic scavengers. Some other factor must have impeded bacterial decomposition, and it's also likely that some properties of the fine grained mud helped to toughen parts of the animal cuticle through chemical interaction, accelerating the preservation process in a similar way as animal skin is tanned to produce the comparatively more resistant leather. Whatever the precise pathway, eyes, gills, guts and more could all be recognized in the Burgess Shale, and Whittington soon came to realise that there was far more to this peculiar fauna than had previously been realized. He recruited graduate students to survey its rich diversity of soft-bodied arthropods and other invertebrates, and they quickly bombarded the scientific literature with numerous fossil descriptions and redescriptions.

Hallucigenia

Two of Whittington's students had the greatest influence over the renaissance of the Burgess Shale. Derek Briggs set to work on the arthropod-like organisms, whereas Simon Conway-Morris was left with the 'worms', which in practical terms meant 'everything else'. One of the first fossils to catch his eye was also one of the first fossils to be hauled down from the Burgess Shale by Charles Walcott: *Hallucigenia* (Figure 8). Walcott included this enigmatic fossil in his 1911 treatise on annelid worms, considering it to represent a bizarre species of the widespread bristle worm *Canadia* (Figure 7). He described the creature as a few centimetres long with a smooth narrow trunk; along one side ran two rows of spines, along the other, what appeared to be the bases of a second set. Without more complete specimens to help him interpret these features, he assumed it to be part of a worm and said little more on the matter. The first comprehensive study appeared in 1977, after Conway-Morris examined the 31 specimens available at the time. His now-infamous reconstruction showed a bizarre animal walking on stilt-like spiny legs, with a large, bulbous head and tentacles along its back that were possibly used for grasping or biting food (Figure 8B). He named the new creature *Hallucigenia sparsa* on account of its "dreamlike" appearance, uncertain affinities and relative rarity in the fossil record. He quickly rejected Walcott's idea that it was an annelid, suggesting that the animal was so unusual that it must belong to an entirely new animal phylum.

Page 18 ▶ **Figure 8. The lobopodian *Hallucigenia sparsa* from the middle Cambrian Burgess Shale.** A. Complete specimen in lateral view; Photograph: Martin R. Smith. B. Morphological reconstruction according to Conway-Morris (1977); image reproduced from Michel Vuijsteke's weblog (<http://blog.zog.org/2015/06/hallucigenia.html>). C. Morphological reconstruction according to Ramsköld (1992); reproduced from Ramsköld (1992).

New discoveries of similar fossils from a second Burgess Shale-like site in Chengjiang county, China, proved to be

critical for interpreting these problematic fossils. Combining knowledge of both Burgess Shale and Chengjiang fossils, palaeontologist Lars Ramsköld returned to *Hallucigenia* in the early 1990s. He used a dental drill to chip away at the shale that partly covered some of the specimens, uncovering a second set of 'tentacles', each topped with tiny claws. This discovery led to an entirely new reconstruction of *Hallucigenia*'s body organization, demonstrating that the 'tentacles' were indeed legs, and the two rows of spiny 'legs' were actually paired dorsal spines (Figure 8C). Still unsure as to its affinity, he noted a superficial resemblance to the modern onychophorans and suggested this might offer a clue as to its lineage. Ramsköld also considered that the bulbous stain assumed to be the head was in fact evidence of decay fluids seeping from the body. This was conclusively proved in 2015, when further work revealed simple eyes and elaborate mouthparts in the slender head of the organism. These investigations clarified the previously bizarre organization of *Hallucigenia* and corrected its orientation (Figure 9). What was still puzzling was how it was related to other animals.

Page 19 ▶ **Figure 9. Latest morphological reconstruction of *Hallucigenia sparsa*.** Image: Danielle Dufault. Reproduced from Smith and Caron (2015).

A new way of looking

With the Burgess Shale collections having been extensively scrutinized by several scientists over many decades, the only way a breakthrough was going to happen was by finding a new way to obtain data from the fossils. With the new millennium, palaeontologists began exploring new analytical techniques to study the morphology of extinct organisms, facilitated by advances in the technology available. The introduction of Scanning Electron Microscopy (SEM) has become a regular tool for studying the composition and fine morphology of exceptional fossils (Figure 10). SEMs work by firing a beam of electrons at a specimen, and detecting those that bounce back from the sample. Depending

on the atomic number of any given element in the sample, that is, the number of protons inside the atomic nucleus, different substances will react in different ways to the electron beam. Most of the electrons will typically pass by without hitting light elements with small atomic nuclei, such as carbon, and instead they will become absorbed into the rock underneath. Heavy elements with large atomic nuclei, such as iron or aluminium, are easily detected because the electrons bounce off them very frequently. By combining the signal from many different elements on the rock samples, SEMs can produce high-resolution images that also provide information on the chemical composition of the material analysed, including the fossils themselves.

Page 21 ▶ **Figure 10. The chamber of a scanning electron microscope (SEM).** Photograph: Wikimedia Commons.

The first hint that *Hallucigenia* might warrant a closer inspection came when palaeontologist Lars Holmer was studying at brachiopods from the Burgess Shale, and noticed a spine sitting next to a specimen he was examining in the SEM. The spine looked a bit like that of *Hallucigenia*, though its surface bore an unexpected pattern of tiny triangles reminiscent of an unusual microfossil that had earlier been recovered from Burgess Shale samples through hydrofluoric acid processing (Figure 4A-C) (see **Small Carbonaceous Fossils**).

Small Carbonaceous Fossils

Small Carbonaceous Fossils are a type of microfossil that has only recently been appreciated as representing a widespread record of a number of Cambrian animal groups. Because the fossils are made of resistant carbon films, which have been cross-linked and polymerised as the rocks they are in are buried, they are chemically robust and resistant to weathering, as well as being unappealing food to burrowing organisms. By digesting rock samples in hydrofluoric acid,

which dissolves the siliciclastic matrix of shales but does not react with carbon, SCFs can be extracted from rock samples that are fine-grained enough to have protected them from oxidation through geological time.

Unlike Burgess Shale-type fossils, which only occur in a few sites worldwide, SCFs occur widely in both space and time, and therefore give a fundamentally more complete picture on the progression of life through the Cambrian period. SCFs only represent disarticulated teeth, scales and spines, so can be quite difficult to interpret on their own; nevertheless, through careful comparison with Burgess Shale fossils, it has been possible to identify a range of SCFs with the Cambrian animals that produced them – including animals quite similar to those alive today, such as the penis worms and bristle worms, and some quite different, such as *Hallucigenia*.

Page
23

► **Figure 11. Diversity of Cambrian small carbonaceous fossils.** A–J. *Wiwaxia* sclerites. K–Q. Priapulid-like sclerites and teeth. R–X. Molluscan radulae. A. Mount Cap (late early Cambrian, Canada). B. Kaili Formation (early middle Cambrian, China). C. Pika Formation (latest middle Cambrian, Canada). D. Mahto Formation (late early Cambrian, Canada). E. Burgess Shale (middle Cambrian, Canada). F and G. Hess River Formation (early middle Cambrian, Canada). H and I. Earlie Formation (late middle Cambrian, Canada). J. Forteau Formation (late early Cambrian, Canada). K and L. Pika Formation. M. Forteau Formation. N. Kaili Formation. O. Hess River Formation. P. Mahto Formation. Q. Earlie Formation. R. Mahto Formation. S to V. Earlie Formation. W. Mount Cap Formation. X. Bright Angel Shale (middle Cambrian, Arizona). Reproduced from Butterfield and Harvey (2012).

The hundred or so *Hallucigenia* fossils in the vaults of the Smithsonian Institute and the Royal Ontario Museum in Toronto are in various states of preservation: many of them are missing the head or the tail, and in some the body has entirely rotted away, leaving nothing but a series of spines

behind. The carbon film that makes up the spines is often weathered or oxidized, or has flaked off in pieces. However, a careful examination of the best-preserved fossils show original carbon on some of the spines of *Hallucigenia*, compressed into a single micrometre-thick sheet that reflects the light like a small mirror. Under an electron microscope, the few dozen fossils with such well-preserved carbon reveal unprecedented fine detail that is invisible to the naked eye. Within each of the spines, it is possible to observe a second or even third spine nested inside (Figure 4A–C). Among extant animals, a similar organization is only found in the claws and jaws of extant onychophorans (Figure 12 and 13).

Velvet worms

Velvet worms are a small phylum of remarkable organisms that live in humid forests around the equator. They first ventured onto the land around 300 million years ago, and have changed very little in appearance since then – velvet worms found in amber deposits from 100 million years ago are almost identical to living species, down to the precise arrangement of warts and pustules on their skin. Millimetres wide and centimetres long, the nocturnal worms glide through the undergrowth on pairs of stub-like legs. Stealthy predators, they creep to within a foot of their prey before squirting out a jet of adhesive slime. This glue ensnares their unfortunate insect prey, and they use their jaws to puncture a joint and inject digestive juices into its carcass. Velvet worms are notable for their sophisticated social interactions; a closely-related group of around a dozen individuals will live and hunt together, led by a dominant female. They breed continually, some species giving birth to live young; embryos line up along the length of the body, and are at progressively later stages in their development from the head to tail of the mother. The worms lose moisture easily so can only survive

in moist environments; their skin has an amazingly detailed surface texture in order to slow evaporation and water loss.

Page
13

► **Figure 25. Diversity of Onychophora from Australia.** From left to right: *Euperipatoides rowelli*, *Phallocephale tallagandensis*, *Ooperipatus insignis*, *O. hispidus*, *Tasmanipatus barrette*, and *T. anophthalmus*. Reproduced from Mayer *et al.* (2015).

This intriguing similarity prompted a second look at the claws of extant onychophorans for comparative purposes. By dissecting and examining the claws and jaws of some specimens of the Australian species *Euperipatoides kanangrensis*, it was possible to observe clearly that the inside of these structures contains up to two smaller versions of themselves, like ice cream cones stacked on each other (Figure 13). Claws, however, are not spines. Armed with this new understanding of onychophoran claws, the obvious next question was whether *Hallucigenia*'s claws showed anything similar. It took another trip to the fossil collections of North America. By relying again the advantages of the SEM, the carbonaceous claws of *Hallucigenia* also revealed an uncanny similarity to the cone in cone construction observed in extant onychophorans (Figure 14).

The claws hold the answer

At first glance, this would seem to prove the long-standing suspicion that *Hallucigenia* is an onychophoran. But there are other possibilities. Did all panarthropods originally have such cone in cone claw structures, simply for these to be lost in arthropods and tardigrades? To address this fully we would have to construct a family tree of all panarthropods—but this is no simple undertaking. There are millions of possible trees, only one of which reflects the true course of evolution. Scientists interested in evolutionary relationships have a number of ways to reconstruct evolutionary history. As fossils are far too old to

preserve DNA, which has a half-life on the order of thousands of years, palaeontologists cannot rely on molecular methods, and our only source of data is morphology. This data takes the form of a large table, each column of which is morphological observation—Does this organism have eyes? How many claws does it have?—and with each row corresponding to a different organism. Each box is filled with a computer-readable symbol that answers each question for that specific organism, or, often, a question mark to denote uncertainty. The tens of thousands of individual observations that constitute this grid can then be input into computer software that looks for the tree that best accounts for the observed data. The software looks at all possible trees and assigns each a score according to how well it fits the data.

Page
26

► **Figure 13. Organization of claws and jaws in the extant onychophoran *Euperipatoides kanangrensis*.** A–D. Dissected claws. E and F. Dissected jaws. Note that each of the claws and jaws contains up to two smaller versions on the inside (arrows). Scale bars: A (0.04mm), B–F (0.1mm). Reproduced from Smith and Ortega-Hernández (2014).

Page
27

► **Figure 14. Organization of the claws in the *Hallucigenia sparsa* from the Burgess Shale.** A. Complete specimen preserved in lateral view showing disposition of the dorsal spines and the claws at the tip of the legs. B–D. Claws with three elements (arrows) revealed by SEM imaging. Scale bars: A (1mm), B–D (0.1mm). Reproduced from Smith and Ortega-Hernández (2014).

The signal came through loud and clear: *Hallucigenia* really was an onychophoran! The critical difference when compared to previous studies, is that our analysis allowed us to point to specific features that unequivocally show *Hallucigenia* to be closer to onychophorans than to any other panarthropod group: the presence of the cone in cone claws, which are absent in arthropods and tardigrades (Figure 15).

Page
28

► **Figure 15. Phylogenetic position of *Hallucigenia* in the context of extant and extinct Panarthropoda.** The cladistic analysis resolves *Hallucigenia* as part of the lineage that includes extant Onychophora,

supported by the presence of claws with stacked internal elements. Strict consensus of most parsimonious trees calculated at multiple concavity values to explore effect of homoplasy penalization on dataset. Nodes are annotated with the percentage of weighting parameters that support the node (values of 100% support are not shown). Reproduced from Smith and Ortega-Hernández (2014).

Evolutionary implications

Clearer affinities for lobopodians

The conclusion that *Hallucigenia* can be directly linked with extant onychophorans based on the shared presence of a complex character – the claws with stacked elements – not only clarifies the phylogenetic affinities of this iconic species, but also has wider implications for illuminating the identity of other lobopodians. By testing the new data and observations through a cladistic analysis, we found that each of the main lobopodian categories (Table 1; Figure 3) can be identified as members of the ancestral lineage of the different panarthropod phyla (Figure 15). The fact that the results remained consistent and well resolved even after making adjustments when searching for the shortest trees is also significant, as many previous studies on the phylogenetic relationships of lobopodians suffered from a lack of stability. Thus, many lobopodians that have been traditionally regarded as problematic can now be classified more accurately than ever before.

Hallucigenia is not the only lobopodian that can be confidently recognized as a member of the lineage that gave rise to the onychophorans. Although the luolishaniids (Figure 3E) have some unique adaptations, including elongate feather-like anterior limbs and a heavy armature, the fact that the dorsal sclerites in these lobopodians show a similar cone in cone construction to those of *Hallucigenia* (Figure 4A-C) suggests that they are also more closely related to onychophorans than to any other group of extant animals. Our results also reveal that

lobopodians with a simple undifferentiated morphology – lacking both raptorial limbs and dorsal sclerites – actually represent some of the earliest known ancestors of onychophorans. Together, armoured and “undifferentiated” forms constitute up to two thirds of all the known lobopodians, and thus demonstrate that the extinct onychophoran lineage is significantly diverse both in terms of number of species, but also in their morphological variability. These discoveries carry various interesting implications for the early evolution of this group. For example, although all lobopodians were initially thought of as marine ancestors of onychophorans, it is now possible to identify the particular species that actually adhere to this interpretation (Figure 15) – and those that do not. The results show that undifferentiated lobopodians are the most ancestral forms (Figure 3F), and that species with dorsal armour only evolved later on. The dorsal sclerites are completely absent in living onychophorans (Figure 12), however, which suggests that these features were secondarily lost at a later point during their evolutionary history. Evidence for the loss of the dorsal sclerites comes from post-Cambrian fossils that inhabited terrestrial environments, such as species from the Carboniferous (ca. 300 myo) Mazon Creek in USA, and also from modern-looking onychophoran fossils in Cretaceous (ca. 100 myo) amber (Figure 16). There is also some preliminary data on certain genes that are expressed in both the claws and the dorsal side of living onychophorans, which could potentially reflect the vestigial position of the dorsal sclerites as observed in *Hallucigenia*. Collectively, these findings demonstrate that the early evolutionary history of the onychophorans included animals with varied adaptations to living in the marine benthic environment, whereas all extant species basically enjoy the same mode of life as ambush predators of small invertebrates in tropical forest.

Page
29

► **Figure 16. The Cretaceous onychophoran *Cretoperipatus burmiticus* preserved in Burmese amber.** *C. burmiticus* indicates that modern-looking onychophorans can be traced back to at least 100 million years. Abbreviations: an, antenna; lg, leg. Reproduced from de Sena Oliveira *et al.* (2016).

What is the onychophoran sister-group?

One of the major contributions of this study is that it allows demystifying the traditionally problematic phylogenetic affinities of extinct lobopodians relative to their extant descendants. However, in doing so we also encountered an unexpected result with deep implications for the evolution of panarthropods. Whereas most phylogenomic studies –based on analyses of gene sequences for inferring evolutionary relationships– resolve onychophorans as the sister group of arthropods, our fossil-based approach instead suggests that tardigrades occupy this position (Figure 15). This implies that onychophorans represent the earliest-branching group within extant Panarthropoda. The sister-group relationship between tardigrades and arthropods is supported by aspects of the morphology that can only be observed in Cambrian fossils, such as the organization of the last pair of legs and the presence of raptorial-like anterior limbs, and thus provide a step-wise perspective on the deep origin of these groups. Thus, the sister-group relationship between onychophorans and arthropods is supported by genes (but not morphology), whereas the sister-group relationship between tardigrades and arthropods is supported by morphology (but not genes). This paradox reflects a major conflict between morphology-based and gene-based phylogenies that needs to be clarified in order to better understand the evolutionary history of Panarthropoda as a whole. Only a combination of future fossil discoveries and additional studies on the genetic make up of extant groups will allow reaching a consensus on the controversial relationships between panarthropod phyla, and maybe even provide an explanation for the unparalleled success of these animals.

Cambrian fossils continue to wonder and illuminate early animal evolution

The fossil record of Cambrian lobopodians offers a unique perspective on early animal evolution, providing a source of data that would be completely unavailable if we only relied on extant animals. The exceptional fossils of the Burgess Shale, and other similar deposits, complement the conventional fossil record and allow to better understanding the lengthy story of early panarthropod evolution. Finds like *Hallucigenia* show that ancestral animals were not merely simplified versions of their surviving descendants, but rather complex organisms that thrived in their respective ancient ecosystems. New fossil finds and improving analytical methods continue to generate new opportunities for palaeontologists to tease apart the earliest branches of the tree of life, and to interpret the often enigmatic fossils that litter the lowest strata of the Cambrian period. Only by reconstructing the relationships of modern phyla to one another and to these early fossils can we hope to reconcile the fossil record with the underlying evolutionary processes that gave rise to the rich diversity of animals that have characterized the biosphere for the past half-billion years. As our understanding of early animal diversification gradually improves, exceptional fossils such as *Hallucigenia* will help to unravel the rate of this evolutionary burst, and to unpick the geological, environmental and ecological factors that contributed to the sudden blossoming of animal life some 550 million years ago.

Índice



Introducción	Página 9
Primero un poco de contexto	Página 9
¿Qué son los lobopodios?	Página 10
Los lobopodios como ancestros de los panartropodos	Página 14
La curiosa historia de <i>Hallucigenia</i>	Página 16
Burgess Shale (el esquisto de Burgess)	Página 16
<i>Hallucigenia</i>	Página 20
Una nueva forma de observar	Página 21
Las garras tienen la respuesta	Página 26
Implicaciones evolutivas	Página 27
Afinidades claras para los lobopodios	Página 27
¿Cuál es el grupo hermano de los onicóforos?	Página 29
Fósiles cámbricos continúan maravillando e iluminando la evolución temprana de los animales	Página 30
Agradecimientos	Página 30
Bibliografía	Página 31

Contents



Introduction	Página 35
First, a little context	Página 35
What are the lobopodians?	Página 37
Lobopodians as panarthropod ancestors	Página 37
The quirky story behind <i>Hallucigenia</i>	Página 38
The Burgess Shale	Página 38
<i>Hallucigenia</i>	Página 39
A new way of looking	Página 40
The claws hold the answer	Página 42
Evolutionary implications	Página 43
Clearer affinities for lobopodians	Página 43
What is the onychophoran sister-group?	Página 44
Cambrian fossils continue to wonder and illuminate early animal evolution	Página 44
Acknowledgements	Página 34




¡FUNDAMENTAL!


¡Fundamental! es una serie de publicaciones de difusión paleontológica de la Fundación Conjunto Paleontológico de Teruel–Dinópolis que consta de subseries temáticas para cuentos (*Fundacuentos paleontológicos*) o para versiones divulgativas de artículos científicos (*Paleontología*) y, en función de la complejidad de los contenidos, tiene previsto dirigirse a públicos de tres niveles, especificados en el lomo de cada número mediante un pictograma.


Dirección de la serie: Luis Alcalá.





- 2ª EDICIÓN**
- 01**  El primer número, *El apasionante mundo de la Paleontología*, se editó en el marco del proyecto *La paleontología al alcance de todos*, desarrollado por la Fundación y financiado por el Ministerio de Ciencia y Tecnología (DIF2003–10062–E).
- 02**  El segundo número, *Dinosaurios de Teruel*, ha sido editado en el marco del III Seminario sobre Paleontología y Desarrollo de la Universidad de Verano de Teruel (Universidad de Zaragoza) y con la colaboración de ésta.
- 03**  El tercer número, *Evolución humana en el valle del río Omo (Etiopía)*, se edita como consecuencia de la adjudicación del Primer Premio Internacional de Investigación en Paleontología **Paleonturología 03**.
- 04**  *Teoría del Homosaurus (Paleontología imaginaria de Dino y Saura)* es un cuento del que es autor Elifio Feliz de Vargas (Teruel, 1964), veterinario. En 1990 obtuvo la "Ayuda a la Creación Literaria" concedida por el Instituto de Estudios Turoleses y en 1991 el Premio "Teruel" de relatos.
- 05**  *El Gigante Europeo: excavando un dinosaurio*. Documental y juego interactivo de la excavación del gran dinosaurio de Riodeva (Teruel), *Turiasaurus riodevensis*. Programa Nacional de Fomento de la Cultura Científica y Tecnológica del Ministerio de Educación y Ciencia (492839C1).
- 06**  *XVI Reunión Bienal de la Real Sociedad Española de Historia Natural* contiene los trabajos de investigación presentados en dicha reunión, celebrada en Teruel (septiembre-octubre de 2005).
- 07**  *–3.200.000 + 2005 Tejidos (óseos, arquitectónicos, pictóricos)* es el catálogo de la exposición artística presentada en el Museo de Teruel desde el 4 de noviembre al 11 de diciembre de 2005.
- 08**  El octavo número, *Modalidades de ornamentación en bivalvos*, se edita como consecuencia de la adjudicación del Segundo Premio Internacional de Investigación en Paleontología **Paleonturología 04**.
- 09**  El noveno número, *Los huesos gastrales de los terópodos: insuflando vida a los dinosaurios*, se edita como consecuencia de la adjudicación del Tercer Premio Internacional de Investigación en Paleontología **Paleonturología 05**.
- 10**  *Laboratorios de Paleontología* (IV Seminario sobre Paleontología y Desarrollo de la Universidad de Verano de Teruel), ha sido editado en el marco del Año de la Ciencia 2007 con una ayuda de la FECYT y del Ministerio de Educación y Ciencia (proyecto *Paleontología en Teruel: dos libros mejor que uno* CCT005–07–00629).
- 11**  *Teruel: territorio paleontológico* (Seminario sobre Paleontología y Desarrollo de la Universidad de Verano de Teruel), ha sido editado en el marco del Año de la Ciencia 2007 con ayuda de la FECYT y del Ministerio de Educación y Ciencia (proyecto *Paleontología en Teruel: dos libros mejor que uno* CCT005–07–00629).
- 12**  *Aligerando a los gigantes: los huesos neumáticos de los dinosaurios saurópodos y sus implicaciones para la estimación de la masa corporal* se edita durante el Año de la Ciencia 2007 como consecuencia de la adjudicación del Cuarto Premio de Investigación en Paleontología **Paleonturología 06**.
- AGOTADO**


- 13  *Los ojos de los trilobites: el sistema visual más antiguo conservado* se edita como consecuencia de la adjudicación del Quinto Premio de Investigación en Paleontología **Paleonturología 07**.


- 15  *El dinosaurio que excavó su madriguera* se edita como consecuencia de la adjudicación del Sexto Premio de Investigación en Paleontología **Paleonturología 08**.

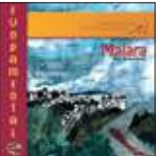
- 17  *En la Tierra como en el Cielo: Río Tinto como análogo terrestre de Marte* se edita como consecuencia de la adjudicación del Séptimo Premio de Investigación en Paleontología **Paleonturología 09**.

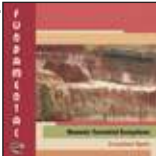
- 19  *Myotragus: la economía energética en la evolución* se edita como consecuencia de la adjudicación del Octavo Premio de Investigación en Paleontología **Paleonturología 10**.


- 21  *El Plateosaurus virtual* se edita como consecuencia de la adjudicación del Noveno Premio de Investigación en Paleontología **Paleonturología 11**.


- 23  *Opiliones fósiles. Los arácnidos actuales de origen más remoto* se edita como consecuencia de la adjudicación del Décimo Premio de Investigación en Paleontología **Paleonturología 12**.


- 25  *El ancestro bilateral de los equinodermos pentarradiados* se edita como consecuencia de la adjudicación del Undécimo Premio de Investigación en Paleontología **Paleonturología 13**.


- 27  *Malaria* es un relato de ficción, ambientado en geoparques y escrito por José Manuel Quero, que fue galardonado con el premio de novela científica de la Comisión de Jóvenes Geólogos del Ilustre Colegio Oficial de Geólogos (2014).


- 14  *Mesozoic Terrestrial Ecosystems in Eastern Spain* es una síntesis en inglés de ecosistemas mesozoicos continentales –Pirineos orientales y centrales, Teruel y Cuenca– preparada con motivo de su visita durante el 10th MTE Symposium, celebrado en Teruel (septiembre de 2009).


- 16  *XVI Simposio sobre Enseñanza de la Geología* incluye las 34 comunicaciones presentadas en la reunión conmemorativa del vigésimo aniversario de la Asociación Española para la Enseñanza de las Ciencias de la Tierra (Teruel, julio de 2010).


- 18  *Dinojuegos* (serie *Fundajuegos paleontológicos*, de nivel infantil) se ha realizado en colaboración con el Museo Nacional de Ciencias Naturales (CSIC) y en el marco del proyecto **e-dino 10**, financiado por la Fundación Española para la Ciencia y la Tecnología – Ministerio de Ciencia e Innovación (FCT-10-980). Incluye un DVD.

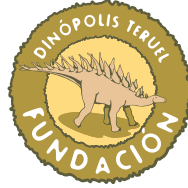
- 20  *10th Annual Meeting of the European Association of Vertebrate Palaeontologists* incluye las comunicaciones presentadas en la reunión anual de la EAVP celebrada en Teruel (junio de 2012).

- 22  *Escuela Taller de Restauración Paleontológica IV* describe trabajos de laboratorio y de campo promovidos para la recuperación de patrimonio y para la formación profesional.

- 24  *XXX Jornadas de Paleontología* incluye las ponencias y comunicaciones presentadas en la reunión anual de la Sociedad Española de Paleontología celebrada en Teruel (octubre de 2014).

- 26  *Wonders of ancient life. Fossils from European Geoparks* es el resultado de un proyecto del Grupo de Trabajo Temático sobre Fósiles de la *European Geoparks Network*.

- 28  *Reconstruyendo el esqueleto de un coral tabulado del Carbonífero* se edita como consecuencia de la adjudicación del Duodécimo Premio de Investigación en Paleontología **Paleonturología 14**.



INFANTIL

GENERAL

AVANZADO