Revelando el misterio de los carpoideos: un extraño grupo de fósiles

*Samuel ZAMORA**
*Imran A. RAHMAN***

* Department of Palaeontology. The Natural History Museum. Cromwell Road. London SW7 5BD. Reino Unido.
C/e: <samuel@unizar.es>
** Faculty of Life Sciences. University of Manchester. Manchester M13 9PT. Reino Unido.
C/e: <imran.rahman-2@postgrad.manchester.ac.uk>

Artículo ganador ex aequo *de la 2.ª Edición del Premio Lucas Mallada patrocinado por la SAMPUZ.*

Introducción

Uno de los principales objetivos de los científicos es el de reconstruir el origen de los animales complejos o metazoos. Entre ellos, el grupo de los deuteróstomos, que incluye a los vertebrados, gusanos bellota o hemicordados y a los equinodermos, cómo la estrella de mar, tiene un especial interés, ya que a este grupo pertenecemos también los humanos. Reconstruir el origen y las relaciones de nuestros grupos hermanos tiene una aplicación directa para conocer nuestro propio origen. Los fósiles de los primeros deuteróstomos se conocen en el Cámbrico inferior y son de hace más de 530 millones de años. Los carpoideos son el grupo de fósiles más enigmático y misterioso de deuteróstomos conocido y su afinidad se encuentra entre los temas más debatidos de la paleontología.

Estos animales, que sólo conocemos a través de sus fósiles, tenían una combinación de características morfológicas únicas y difíciles de interpretar. Situar a los carpoideos en el árbol evolutivo de los deuteróstomos es clave para un completo entendimiento de estos animales. Actualmente existe un importante debate entre los paleontólogos sobre los carpoideos. Todavía no se sabe ¿qué son exactamente?, aunque numerosos estudios recientes empiezan a clarificar algunos aspectos sobre su modo de vida o relaciones de parentesco. Este trabajo resume los datos científicos más recientes que se conocen sobre los carpoideos, los problemas y barreras que existen actualmente en su estudio y cómo podemos progresar en su conocimiento.

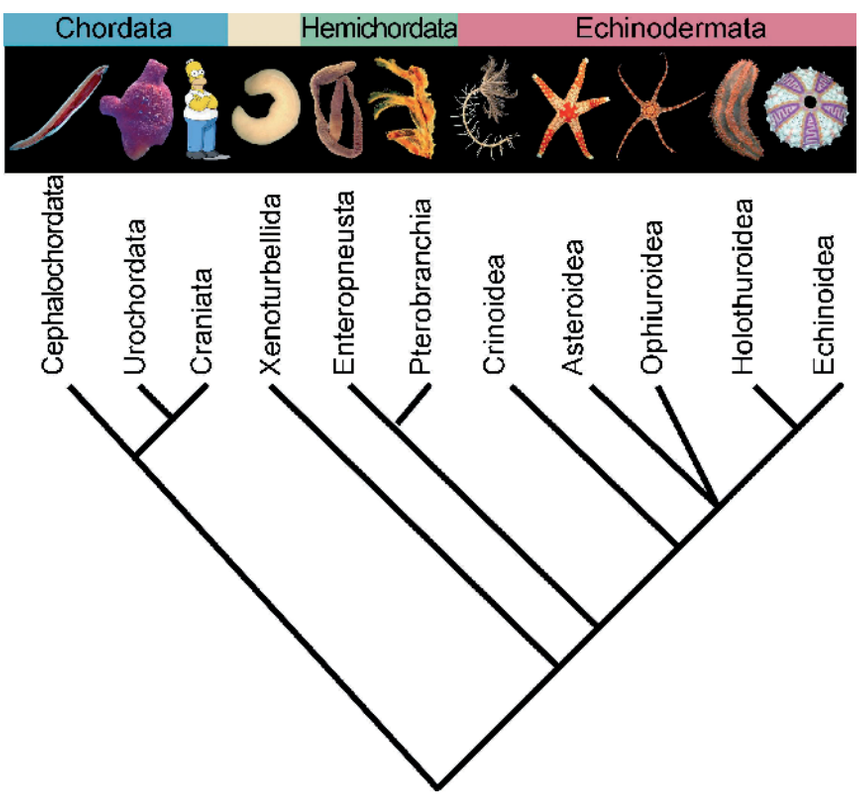

Figura 1. Árbol evolutivo de los deuteróstomos en el que se muestra la relación entre los distintos grupos y que está basada en datos de biología molecular. Cuanto más juntas están las ramas significa que los grupos que representan están más relacionados.

¿Qué son los carpoideos?

Los carpoideos fueron descubiertos por primera vez hace más de 150 millones de años. Son un grupo de deuteróstomos que vivieron en los fondos marinos durante la era Primaria o Paleozoica. También se conocen como homalozoos o calcicordados; la variedad de nombres se debe a la tremenda confusión que estos fósiles han causado a lo largo de su estudio. Los fósiles de carpoideos se conocen desde el Cámbrico hasta el Carbonífero y proceden de rocas de todo el mundo.

Los biólogos moleculares que trabajan con el genoma dividen a los deuteróstomos actuales en cuatro grupos: cordados, equinodermos, hemicordados y xenoturbélidos (fig. 1). Tratar de incluir los carpoideos en uno de esos grupos es muy problemático debido a la morfología tan extraña que estos presentan, con una combinación de características muy engañosa. Los carpoideos presentan un esqueleto de calcita idéntico al de los equinodermos actuales pero, al contrario que estos últimos, no tienen simetría radial. Algunos carpoideos presentan hendiduras branquiales para respirar, una característica única de los hemicordados y cordados, pero no de los equinodermos.

Existen cuatro grupos de carpoideos que son tremendamente extraños: ctenocistoideos, cinctas, solutas y estilóforos (fig. 2). Cada uno de ellos tiene características propias que los hace únicos y distinguibles de los otros. Todos tienen esqueleto de calcita y ninguno muestra simetría radial, algunos son bilaterales y otros asimétricos. El debate es tal, que cosas tan fundamentales como la posición de la boca, el ano o la orientación del cuerpo, no están claras y se debaten entre los paleontólogos. Nadie se plantea problemas tan básicos en otros grupos fósiles, cómo los trilobites o los dinosaurios, donde la orientación anatómica es algo muy evidente. A continuación se explican brevemente estos grupos.

• *Ctenocistoideos* (Cámbrico medio) (fig. 2A): son un grupo de carpoideos muy pequeños y con un esqueleto aplanado que presenta una estructura para alimentarse en la parte delantera. No tienen apéndices y presentan simetría bilateral. El cuerpo esta rodeado por un anillo doble de placas de calcita que engloban otras placas mucho más pequeñas. La estructura alimenticia anterior (conocida como ctenoide) tiene forma de peine y encierra la abertura bucal. Una pirámide de placas pequeñas, que se piensa es el ano, se encuentra en la parte posterior.

• *Cinctas* (Cámbrico medio) (fig. 2B): poseen forma de raqueta de tenis. El cuerpo es aplanado y termina en un apéndice puntiagudo. Esta estructura, conocida como estela, se usa para estabilizar al animal sobre el fondo marino. El cuerpo está rodeado por un anillo de placas grandes y cubierto por dos membranas de placas más pequeñas, como en los ctenocistoideos. Uno o dos surcos para la alimentación convergen en la boca, situada en la parte frontal derecha. Son simétricos bilaterales en su contorno pero asimétricos en la posición de sus partes anatómicas, de ahí que la boca por ejemplo, se sitúe a la derecha. Tienen una gran abertura en la parte anterior central cubierta por un opérculo móvil. Esta estructura es única de este grupo y ha suscitado importantes controversias

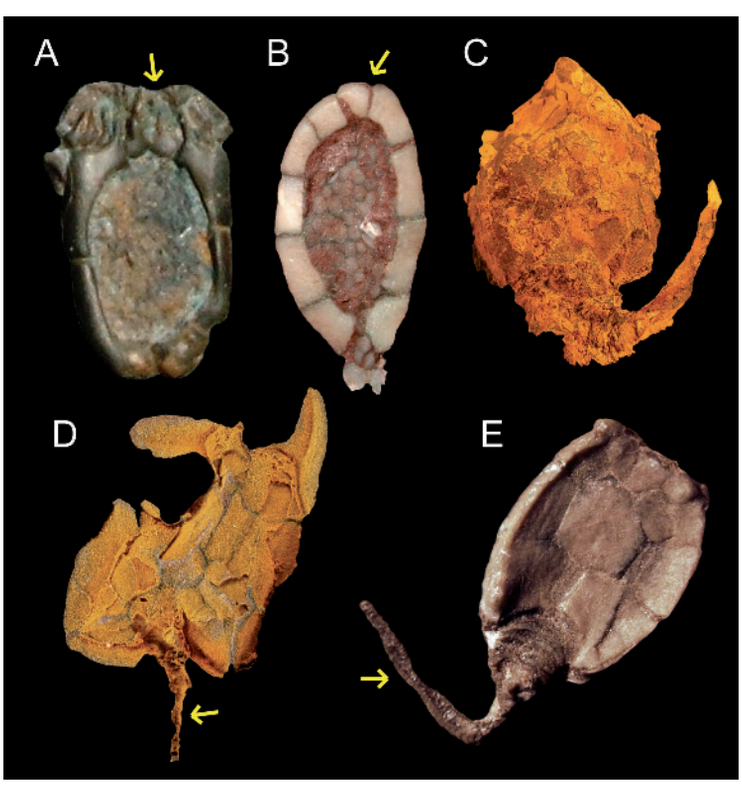

Figura 2. Representantes de los principales grupos de carpoideos. A. El ctenocistoideo Ctenocystis colodon *(Cámbrico, USA). La flecha indica el aparato alimenticio o ctenoide. B. El cincta* Protocinctus mansillaensis *(Cámbrico, España). La flecha indica la posición de la abertura anterior. C. El soluto* Plasiacystis *sp. (Ordovícico, Marruecos). D. El estilóforo cornuta* Ceratocystis *sp. (Cámbrico, España). La flecha indica la posición del apéndice. E. El estilóforo mitrado* Anomalocystites cornutus *(Devónico, USA). La flecha indica la posición del apéndice posterior.*

sobre su funcionalidad. Se ha interpretado como un ano o bien como una hendidura branquial que daría paso a una faringe interna.

• *Solutos* (Cámbrico medio-Devónico inferior) (fig. 2C): son muy asimétricos y presentan dos apéndices, uno en cada extremo del cuerpo (fig. 3). El apéndice posterior es muy largo y con simetría bilateral. En algunas especies sirve para fijarse al sustrato, al igual que el tallo de los crinoideos. El apéndice anterior, mucho más pequeño, se encarga de captar partículas nutritivas y dirigirlas hacia la boca. Es muy similar a los ambulacros encontrados en muchos equinodermos y en concreto a los brazos de los crinoideos.

• *Estilóforos* (Cámbrico medio-Carbonífero superior) (fig. 2D, E): son totalmente asimétricos o con simetría bilateral. Las placas de calcita que forman el cuerpo son de tamaños y formas muy dispares. Tienen un apéndice largo en uno de los extremos del cuerpo, que es hueco y presenta un canal interior (fig. 4). Este apéndice se ha interpretado como un brazo dedicado a la alimentación, como una cola musculosa con notocorda interna o simplemente, como un apéndice implicado en el movimiento. Otra estructura problemática es la serie de poros que aparecen en la parte dorsal, y que se han interpretado como estructuras respiratorias o como hendiduras de una faringe interna implicadas en la alimentación (fig. 4). Sin duda alguna es el grupo más enigmático de todos, ya que todavía no existe un consenso sobre su orientación o sobre las funciones de sus aberturas anatómicas. A su vez se subdivide en otros dos grupos, los cornutas y los mitrados.

Figura 3. El soluto Scalenocystites strimplei *del Ordovícico medio de Minnesota (USA). Observar el brazo anterior corto para captar el alimento y apéndice posterior largo y flexible. Escala = 5mm.*

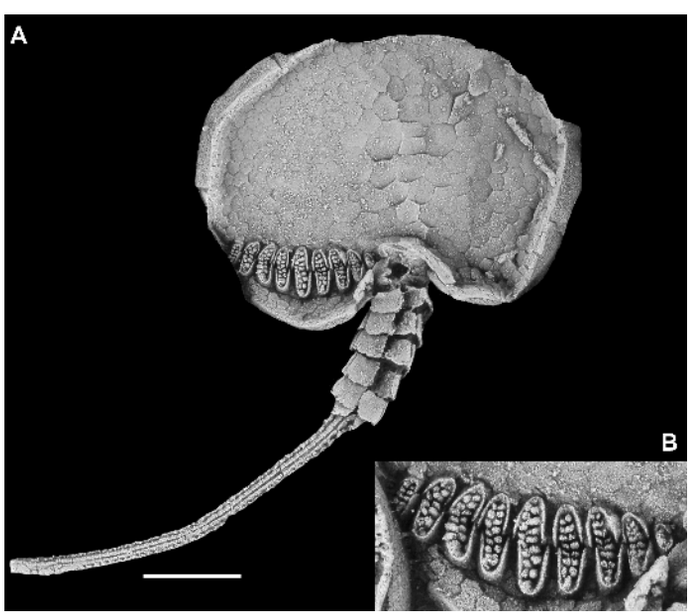

Figura 4. Estilóforo Phyllocystis *sp. del Ordovícico de Francia donde se observa con gran detalle el apéndice posterior y las estructuras dorsales (poros) de la teca (4B), dos de las características más controvertidas de este grupo. Escala = 5mm.*

La afinidad de los carpoideos

Los primeros carpoideos fueron descritos a finales de la década de 1850 por el paleontólogo canadiense Elkanah Billings y el geológo frances Joachim Barrande. Inicialmente se pensó que estos animales debían incluirse con los cistoideos, un grupo extinto de equinodermos. Conforme aparecieron más fósiles se empezó a pensar que estos animales eran únicos y diferentes de todo lo conocido hasta la fecha.

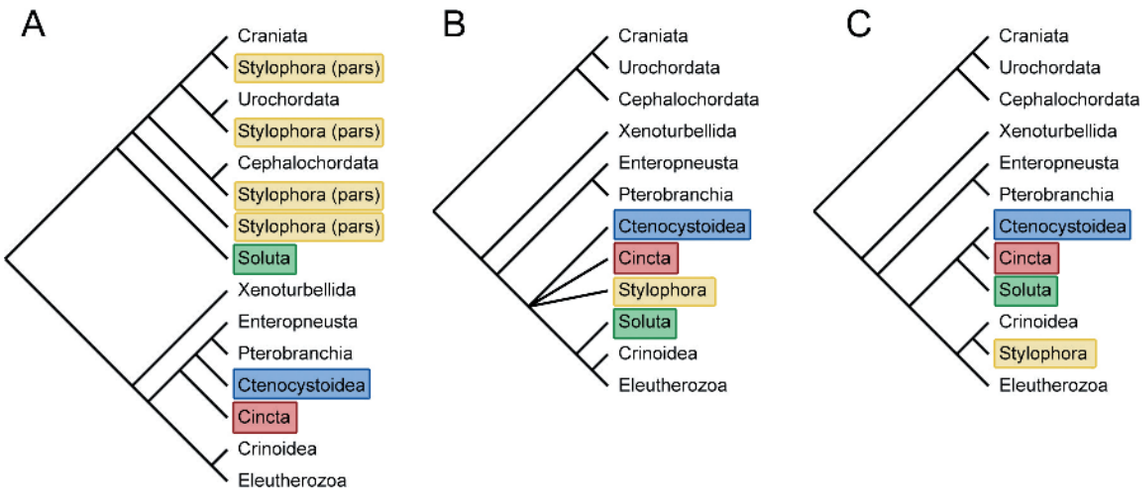

Figura 5. Diferentes hipótesis sobre la afinidad de los carpoideos. A. Modelo del Calcicordado (basado en Domínguez y Jefferies, 2005). B. Modelo equinodermo I (basado en Smith, 2005). C. Modelo equinodermo II (basado en David et al. *2000). Los Eleutherozoa comprenden a las estrellas de mar (ofiuroideos y asteroideos), erizos de mar (equinoideos) y pepinos de mar (holoturias). Cada grupo de carpoideos aparece resaltado en colores distintos.*

Muchos investigadores de principios del s. XX consideraron a los carpoideos como grupos de equinodermos primitivos que precedieron a los equinodermos radiales, visión que fue reflejada en la «biblia» de los paleontólogos de invertebrados del año 1968, «*El Tratado de Paleontología de los Invertebrados*». En la misma fecha aproximadamente, apareció una hipótesis alternativa, provocativa y que causó un tremendo impacto entre la comunidad científica. El paleontólogo británico Richard Jefferies del Museo de Historia Natural de Londres publicó una serie de trabajos sobre los estilóforos. Dick, cómo se le conoce entre sus colegas, basándose en un estudio anterior del zoólogo sueco Torsten Gislén, encontró una serie de semejanzas entre los carpoideos y los cordados que le hicieron proponer los carpoideos como ancestros directos de los cordados. Si esto fuera cierto, nuestros más remotos ancestros tuvieron un esqueleto de calcita y fueron asimétricos, fueron en definitiva carpoideos. Una tercera hipótesis mucho más reciente, ha considerado a los carpoideos como un grupo de equinodermos muy modificado (derivado) que ha perdido su condición radial. Estas tres hipótesis sientan las bases de los debates sobre la afinidad de los carpoideos y serán desarrolladas brevemente a continuación:

Figura 6. El estilóforo Rhenocystis latipedinculata *(Devónico, Alemania) con una pista fósil asociada. Escala = 10 mm.*

El modelo del Calcicordado: Según el modelo de Jefferies y colaboradores los carpoideos serían ancestros directos de varios grupos de cordados y hemicordados (fig. 5A). Estos presentarían características comunes, cómo las hendiduras branquiales o un complejo sistema nervioso. El esqueleto de calcita sería una condición primitiva para todos los deuteróstomos. Los vertebrados lo perdieron en su evolución y fue sustituido por un esqueleto de fosfato cálcico, como el nuestro.

Equinodermos primitivos (modelo equinodermo I): Este modelo sugiere que los carpoideos fueron equinodermos muy primitivos y que representan un paso previo a la adquisición de la simetría radial. Se encontrarían en la base de la evolución de los equinodermos, en las ramas mas bajas de su árbol evolutivo (fig. 5B). Debido a su primitivismo se encontrarían mucho más alejados de los equinodermos actuales que de los cordados primitivos, por ello son tan diferentes de sus representan-

tes actuales. Las hendiduras branquiales o la ausencia de simetría radial serían características primitivas. La presencia de calcita en sus caparazones los uniría a los equinodermos actuales, como la estrella de mar.

Equinodermos modificados (modelo equinodermo II): En este caso los carpoideos son considerados como un grupo artificial cuyo origen es independiente para cada uno de los distintos linajes. Todos tendrían ambulacros y estarían incluidos en los Crinozoos o los Blastozoos (Fig. 5C). Los estilóforos por ejemplo serían un grupo muy relacionado con los crinoideos. Este modelo rechaza que los carpoideos posean hendiduras branquiales y que su asimetría o simetría bilateral sean condiciones primitivas. Para este modelo, la ausencia de características típicas de equinodermos actuales, como la radialidad, es debido a las modificaciones que los carpoideos han sufrido desde su origen a partir de un ancestro radial.

Contrastar los modelos

Elegir uno de estos modelos como el más probable es un tema muy debatido entre los paleontólogos, principalmente, porque es muy difícil contrastar las interpretaciones morfológicas que reciben las partes anatómicas de los carpoideos. Si a esto le unimos que no existen animales actuales parecidos, el problema se incrementa. Un colega alemán que trabaja en trilobites cuyo nombre es Gerd Geyer, recientemente y mientras realizamos un estudio en colaboración sobre un carpoideo alemán nos dijo, «*no tendría inconveniente en bautizar a nuestra nueva especie como Alien n.º 347 debido a su gran rareza*». Esto refleja lo extraño que este grupo le parece incluso a los paleontólogos familiarizados con los fósiles más antiguos.

Elegir entre un modelo u otro exige aceptar que las interpretaciones son correctas; pero como interpretaciones que son, éstas siempre tienen el beneficio de la duda y están sujetas a fuertes debates científicos. Una forma de poder acercarse al modelo más fiable es tratar de contrastar, ¿qué predice cada uno de estos modelos en términos evolutivos? En otras palabras ¿qué árbol evolutivo debería resultar de cada modelo? Por ejemplo, un estudio cladístico, que es una herramienta muy potente para dilucidar la evolución de un grupo basándose en sus características primitivas y derivadas (modificadas), y que considere a los carpoideos como calcicordados presenta incongruencias muy fuertes. Esto se debe a que no es capaz de reproducir las relaciones entre los deuteróstomos que el modelo predice. Sin embargo un estudio posterior, con modificaciones ligeras en las característica, mostró que si existía congruencia. Esto sugiere que la codificación de las características de los carpoideos es muy subjetiva para establecer una filogenia (árbol evolutivo) fiable.

Otra forma de contrastar los modelos es tratar de superponer la evolución al registro fósil y ver que ocurre. Es necesario indicar aquí que el registro fósil no siempre reproduce exactamente la evolución de los grupos. En otras palabras, lo más antiguo no es siempre lo más primitivo. Cuando las tres hipótesis se calibran con el registro fósil de los grupos involucrados en ellas la hipótesis del calcicordado pierde fuerza. Sin embargo sus defensores proponen que el registro fósil de carpoideos es muy incompleto y por ello falla en este aspecto.

Todo esto sugiere que todavía se está en una fase muy incipiente en el estudio de los carpoideos y que es necesario realizar trabajos más objetivos y profundos para aclarar las relaciones de parentesco de este grupo.

¿Se movían o no se movían?

La función del apéndice de los estilóforos es una de las cuestiones más debatidas en la paleobiología (modo de vida) de los carpoideos, cuestión que subyace en el corazón de los tres modelos explicados anteriormente. Esta estructura se ha interpretado como un brazo alimenticio o como una cola musculosa dedicada a la locomoción. Las interpretaciones están basadas en la supuesta presencia de un tipo de tejido blando concreto que uniría las placas de este apéndice y le otorgaría una función u otra. Es difícil elegir una de estas hipótesis porque el tejido blando de los carpoideos nunca se ha conservado y no lo conocemos.

El esqueleto de los carpoideos (y de los equinodermos en general) se compone de cientos de placas de cacita con una microestructura tridimensional en forma de red, conocida como estereoma. La estructura estereómica raramente se conserva en los fósiles ya que las placas de calcita normalmente están recristalizadas, pero cuando se conserva, aporta datos muy importantes y significativos.

Esto se debe a que cada tipo de estereoma en los equinodermos actuales está asociado con un tipo de tejido y no con otro. Partiendo de que esta premisa es cierta en los grupos actuales, algunos paleontólogos piensan que la misma inferencia puede hacerse en los grupos fósiles. Un estudio reciente, realizado por los paleontólogos Sébastien Clausen y Andrew Smit a partir de fósiles del Cámbrico de Marruecos pertenecientes a un estilóforo, muestra por primera vez el estereoma de un carpoideo, y en concreto del que se encuentra en este apéndice. Estos investigadores sugieren que en la base del apéndice de los estilóforos existirían músculos, y que las placas distales del mismo estarían unidas por ligamentos. Esto otorgaría al apéndice un cierto movimiento.

El hallazgo reciente de unas pistas fósiles encontradas en el Devónico de Alemania es más concluyente en este aspecto. Varios ejemplares del estilóforo mitrado *Rhenocystis latipedunculata* aparecieron asociados a estas pistas (Fig. 6). En concreto los ejemplares aparecían siempre al final de los rastros proporcionando una evidencia única de los últimos movimientos de los mitrados antes de morir y quedar sepultados por una avalancha de lodo. El estudio detallado de las pistas muestra como los mitrados utilizaban el apéndice para impulsarse en el sedimento a modo de garfio. Clavaban la punta y arrastraban el cuerpo en movimientos repetitivos. Esto resulta un hallazgo bastante fiable de cómo se desplazaban los estilóforos y una prueba irrefutable de que el apéndice estaba implicado en el movimiento. Sin embargo, no se puede descartar que esta estructura tenga una función doble, alimenticia y locomotora, al igual que los brazos de los crinoideos pedunculados actuales.

Paleontología virtual

Los diferentes modelos propuestos para los carpoideos están basados en excelentes y muy detalladas descripciones de los fósiles. Por ello, los que trabajamos con carpoideos estamos buscando siempre la mejor manera de revelar la anatomía de los fósiles y así afianzar nuestras hipótesis. En este sentido, en los últimos años se está empleando una tecnología muy novedosa conocida como microtomografía computerizada de rayos X o escáner CT (ver artículo *Naturaleza Aragonesa*, nº23). Con ella los fósiles son digitalizados y reconstruidos en el ordenador obteniendo modelos 3D muy fiables. Con esta técnica se han estudiado diferentes carpoideos que han revelado estructuras antes desconocidas, como la compleja estructuras internas del estilóforo *Anatifopsis barrandei*, el aparato alimenticio del ctenocistoideo *Ctenocystis utahensis* o la depresión interna del cincta *Protocinctus mansillaensis* (Fig. 7). Además, reconstrucciones de detalle de los estilóforos *Jaekelocarpus oklahomensis* y *Lagynocystis pyramidalis*, han revelado la presencia de estructuras internas muy complejas en los carpoideos. Aunque la interpretación de todas estas características está sometida a un importante debate, está claro que el estudio mediante esta técnica de los carpoideos ofrece detalles anatómicos muy significativos, y seguro nos conducirá a importantes datos en el futuro de las investigaciones sobre este grupo.

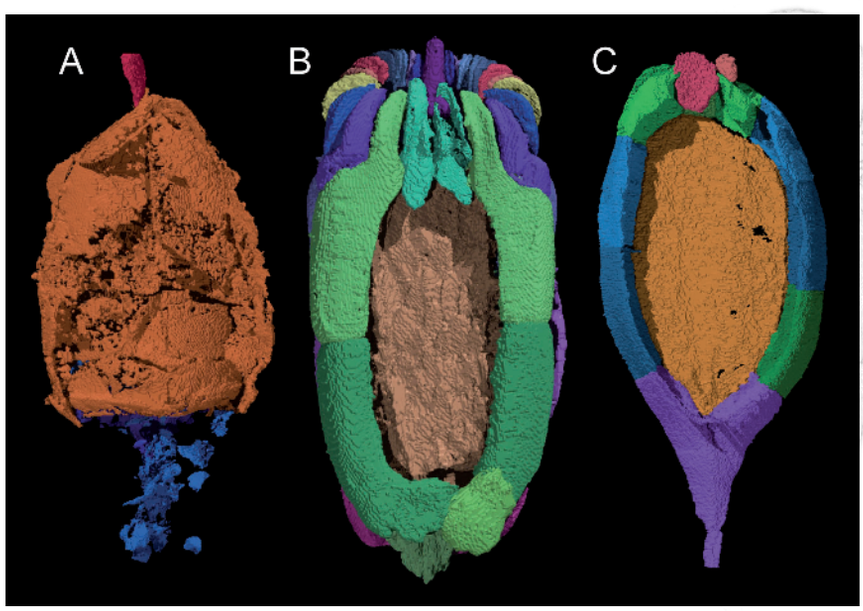

Figura 7. Reconstrucciones computerizadas de carpoideos basadas en microtomografías 3D. A. El estilóforo Anatifopsis barrandei *(Ordovícico, República Checa). B. El ctenocistoideo* Ctenocystis utahensis *(Cámbrico, USA). C. El cincta* Protocinctus mansillaensis *(Cámbrico, España).*

El significado genético del estereoma

Quizás la característica más familiar de los carpoideos sea su esqueleto de calcita estereómica, que es idéntico al de los equinodermos actuales. Según los modelos, el estereoma es considerado como una característica exclusiva de los equinodermos (modelos equinodermo I y II), o como un rasgo primitivo de todos los deuteróstomos y que se ha perdido en los grupos actuales con excepción de los equinodermos (modelo del calcicordado).

Una de las maneras de poder elegir entre los modelos rivales es el estudio de los grupos actuales, específicamente estudiando el estereoma en los equinodermos y tratar de averiguar qué genes están implicados en su formación. Si tal como predice el modelo del calcicordado todos los deuteróstomos tuvieron en su origen esqueleto de calcita, los genes responsables de su formación deberían encontrase, no sólo en los equinodermos, sino también en otros grupos como vertebrados o hemicordados. El estudio reciente de la secuencia genética del erizo de mar (equinodermo) *Strongylocentrotus purpuratus*, el hemicordado *Saccoglossus kowalevskii* y varios cordados, ha demostrado que la familia de genes responsable de la formación de calcita estereómica en *S. purpuratus*, es diferente de lo que se encuentra en otros deuteróstomos no equinodermos. Esto sugiere que el esqueleto de calcita es una estructura única y exclusiva de los equinodermos actuales. Por lo tanto podemos decir que cualquier fósil que muestre un esqueleto de calcita estereómica, como los carpoideos, debería considerarse un equinodermo. Esto contradice enormemente el modelo del calcicordado que predecía que los hemicordados y cordados primitivos debieron poseer un esqueleto de calcita.

El futuro de las investigaciones sobre los carpoideos

La integración de los datos procedentes de múltiples disciplinas científicas son claves para indagar en el tremendo debate que existe sobre los carpoideos. De todas ellas, quizás la biología molecular es la que más datos novedosos y excitantes está proporcionando. El estudio de los genes en distintos deuteróstomos, especialmente de hemicordados y equinodermos, seguro que nos ayudará en un futuro próximo a contrastar los modelos propuestos para los carpoideos.

Como se ha venido explicando en este trabajo, el registro fósil de los carpoideos es muy controvertido. El empleo de nuevas y sofisticadas técnicas de visualización, como el acelerador de partículas (sincrotrón) o las microtomografías 3D, los métodos estadísticos como los elementos finitos o la introducción de modelos 3D en canales hidráulicos; proporcionarán en un futuro no muy remoto nuevos datos morfológicos y funcionales sobre los carpoideos. Todas estas herramientas formarán una parte importante de la «maleta» de los paleontólogos del s. XXI, y esperamos que ayuden a revelar los misterios que los capoideos todavía nos esconden.

Agradecimientos

Para todos aquellos que en algún momento se sintieron intrigados por estos fascinantes fósiles y decidieron dedicar parte de su tiempo en estudiarlos y conocerlos. Agradecemos a Isabel Pérez Urresti, técnico superior de proyectos de investigación de la Universidad de Zaragoza (M.E.C.-FEDER), su ayuda en la preparación de algunas figuras de este trabajo, que se enmarca dentro del Proyecto Consolíder CGL2006–12975/BTE «MURERO» financiado por el M.E.C. y FEDER.

Bibliografía

DAVID, B., LEFEBVRE, B., MOOI, R. and PARSLEY, R. L. 2000. Are homalozoans echinoderms? An answer from the extraxial-axial theory. *Paleobiology*, **26**, pp. 529-555.

DOMÍNGUEZ, P., JACOBSON, A. G. and JEFFERIES, R. P. S. 2002. Paired gill slits in a fossil with a plated calcite skeleton. *Nature*, **417**, pp. 841-844.

JEFFERIES, R. P. S. 1986. *The Ancestry of the Vertebrates*. Cambridge University Press, Cambridge.

PHILIP, G. M. 1979. Carpoids—echinoderms or chordates? *Biological Reviews*, **54**, pp. 439-471.

RUTA, M. 1999. Brief review of the stylophoran debate. *Evolution and Development*, **1**, pp.123-135.

SMITH, A. B. 2005. The pre-radial history of echinoderms. *Geological Journal*, **40**, pp. 255-280.