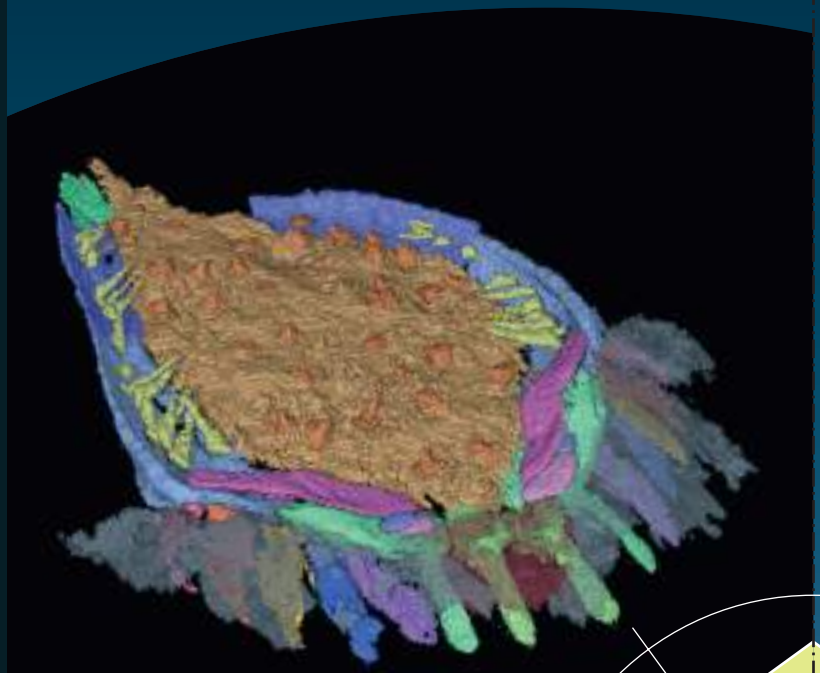
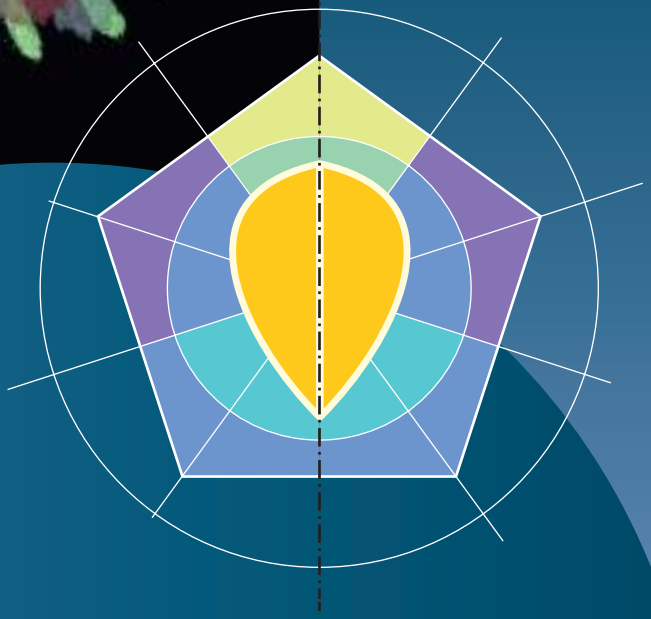
FUNDAMENTAL



paleontología



El ancestro bilateral de los equinodermos pentarradiados

English version included

EL ANCESTRO BILATERAL DE LOS EQUINODERMOS PENTARRADIADOS

SAMUEL ZAMORA, IMRAN A. RAHMAN Y ANDREW B. SMITH

Zamora, S., Rahman, I.A. y Smith, A.B (2014). El ancestro bilateral de los equinodermos pentarradiados. *¡Fundamental!* 25, 1–54.

Este número se ha editado en el marco del 11º Premio Internacional de Investigación en Paleontología paleoNTUROLOGÍA 13, 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, Universidad, Cultura y Deporte del Gobierno de Aragón; Departamento de Industria e Innovación (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: Samuel Zamora, Imran A. Rahman y Andrew B. Smith

COORDINACIÓN*:* Luis Alcalá

DISEÑO Y MAQUETA: © EKIX Soluciones Gráficas

DEPÓSITO LEGAL: TE–195–2014

ISBN–13: 978–84–938173–8–1

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.

11º PREMIO INTERNACIONAL DE INVESTIGACIÓN EN PALEONTOLOGÍA
paleonturología 13

En la ciudad de Teruel, siendo las 21:45 horas del día 16 de diciembre de 2013, se reúnen en calidad de miembros del jurado la doctora Esmeralda Caus (Catedrática de Paleontología de la Universitat Autònoma de Barcelona), el doctor Federico Olóriz (Catedrático de Paleontología de la Universidad de Granada) y el doctor Antonio Perejón (Científico Titular del CSIC y Presidente Honorario de la Real Sociedad Española de Historia Natural) y, en calidad de secretario, el doctor Luis Alcalá (Director Gerente de la Fundación Conjunto Paleontológico de Teruel-Dinópolis/Museo Aragonés de Paleontología),

después de examinar los 19 artículos científicos participantes en la fase final del Undécimo Premio Internacional de Investigación en Paleontología paleonturología 13 (convocado por la Fundación Conjunto Paleontológico de Teruel-Dinópolis, la Fundación Teruel Siglo XXI y Dinópolis) y tras las oportunas deliberaciones, acuerdan conceder el Premio paleonturología 13, dotado con 4.500 euros y una edición divulgativa del trabajo premiado, al artículo:

Plated Cambrian Bilaterians Reveal the Earliest Stages of Echinoderm Evolution

cuyos autores son

Samuel Zamora, Imran A. Rahman & Andrew B. Smith

(The Natural History Museum, London & University of Birmingham, Reino Unido)

publicado en la revista **PLoS ONE**, 7(6): e38296. (2012). doi: 10.1371/journal.pone.0038296.

El trabajo premiado pone de manifiesto la organización bilateral en equinodermos basales, precisamente en un grupo que, con posterioridad, se caracteriza por apartarse completamente de dicha organización. Nunca antes se habían identificado equinodermos con simetría bilateral y ahora se documentan, además, en edades tan antiguas como hace 510 millones de años, en el periodo Cámbrico del Paleozoico.

El jurado ha valorado de nuevo la relevancia de las aportaciones de métodos vanguardistas, como la microtomografía computarizada, para descifrar la evolución de los equinodermos y su temprana separación del linaje que dio lugar a los vertebrados.

De todo lo cual doy constancia, a las 0:49 horas del día 17 de diciembre de 2013.

El Secretario
Luis Alcalá

Samuel Zamora

Samuel Zamora es paleontólogo del Instituto Geológico y Minero de España (IGME). Tras trabajar durante tres años en los museos más prestigiosos de Historia Natural de Inglaterra y EEUU retomó sus investigaciones en España. Estudió geología en la Universidad de Zaragoza y se licenció en 2004. Realizó su doctorado en la misma Universidad finalizando en 2009. Su Tesis Doctoral versó sobre los fósiles de equinodermos cámbricos del norte de España. Su trabajo obtuvo la máxima calificación y fue galardonado con el premio extraordinario de doctorado de la Facultad de Ciencias. Entre 2010 y 2012 trabajó con un contrato postdoctoral en el Museo de Historia Natural de Londres donde investigó sobre cómo los equinodermos actuales adquirieron su simetría pentámera. En 2013 obtuvo un contrato postdoctoral de dos años para trabajar en el Museo Nacional de Ciencias Naturales de los Estados Unidos de América, perteneciente al prestigioso Instituto Smithsoniano, con base en Washington DC. Tras pasar allí un año regresó a España en 2014 para incorporarse con un contrato Ramón y Cajal al Museo Geominero (IGME). Samuel se interesó por la paleontología cuando era sólo un niño y pasaba los veranos y fines de semana buscando fósiles en rocas de distintas edades geológicas. Ha publicado numerosos artículos científicos sobre equinodermos paleozoicos de todo el mundo en revistas internacionales. Además participa en diversas actividades de divulgación, como conferencias y exposiciones, relacionadas con la paleontología.

Imran A. Rahman

Imran A. Rahman es paleontólogo de la Universidad de Bristol (Reino Unido). Finalizó su Máster en Paleobiología en el *University College* de Londres en 2005 y obtuvo su doctorado en el *Imperial College* de Londres en 2009. Posteriormente trabajó como investigador postdoctoral en la Universidad de Manchester. En 2011 consiguió un contrato de investigación de tres años del *National Environment Research Council (NERC)* para trabajar en las Universidades de Birmingham y Bristol, ambas en Reino Unido. Actualmente sigue trabajando en la Universidad de Bristol con un contrato de la *Royal Commission for the Exhibition of 1851*, de tres años de duración. Su investigación se centra en la forma, función y evolución de los primeros equinodermos. Imran utiliza una gran variedad de técnicas muy novedosas, que incluyen escáneres 3D, impresiones 3D y modelizaciones por ordenador, para entender cómo eran los primeros equinodermos. Es cofundador y coeditor de la revista de divulgación *Palaeontology [online]*, que trata de forma muy didáctica diversos temas relacionados con la paleontología.

Andrew Smith

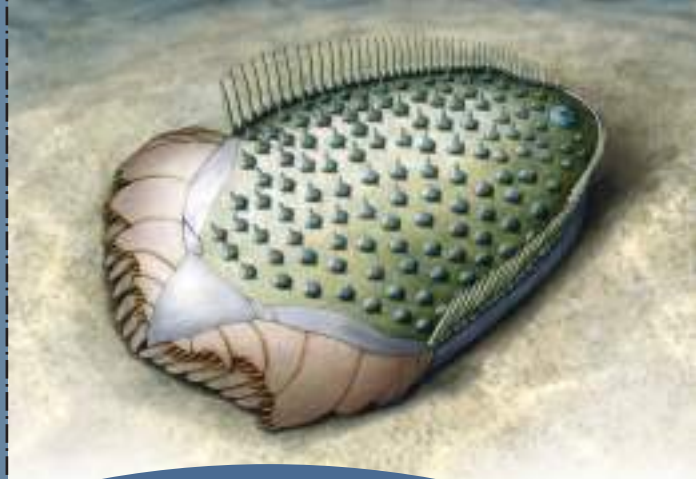
Andrew Smith es un paleobiólogo interesado en la sistemática y evolución de los equinodermos. Nació en Escocia y estudió geología en la Universidad de Edimburgo y biología en la Universidad de Exeter. Después de trabajar en equinodermos primitivos durante su postdoctorado en el actualmente extinto Departamento de Geología de la Universidad de Liverpool fue contratado por el Museo de Historia Natural de Londres donde ha trabajado durante treinta años. Se retiró en 2012 aunque continúa sus investigaciones y edita la revista *Palaeontology*. Es uno de los mayores especialistas mundiales en erizos de mar recientes y fósiles y ha estudiado procesos macroevolutivos relacionados con la diversificación y extinción de los animales en los mares. Su trabajo es muy amplio, desde el estudio de los genes en grupos actuales para entender sus relaciones evolutivas, hasta el estudio de los primeros fósiles de equinodermos. Es el creador y administrador de una de las páginas web más completas que existen sobre equínidos fósiles, conocida como *Echinoid Directory*. Gracias a su brillante trayectoria, ha recibido numerosos reconocimientos y medallas de las comunidades científicas de geológos y zoólogos. Además pertenece a la *Royal Society* y a la *Royal Society of Edinburgh*.

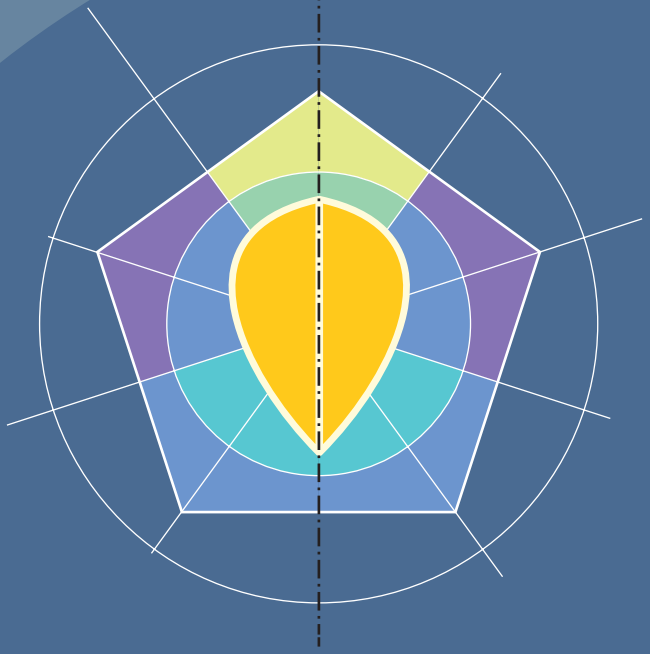
¿Cómo nos conocimos?

Samuel conoció a Imran hace ya una década mientras realizaba su doctorado. En una visita al Museo de Historia Natural de Londres en 2005, un eminente investigador, ahora retirado llamado Dick Jefferies le animó a trabajar con Imran en los equinodermos primitivos: "Deberíais empezar a colaborar juntos, los dos sois jóvenes y seguramente os entenderéis mejor entre vosotros que con un anciano como yo". En aquel momento Imran empezaba su doctorado en el *Imperial College* de Londres y trataba de utilizar imágenes de rayos X para realizar reconstrucciones 3D de los fósiles de equinodermos. Ambos siguieron los consejos de Dick y en 2009 publicaron su primer trabajo juntos en el que describían un equinodermo muy interesante encontrado en las lutitas rojas del Parque Natural del Moncayo (Rahman & Zamora, 2009). Desde entonces han seguido trabajando juntos en muchos proyectos y planeando nuevas investigaciones.

En aquel entonces, Andrew trabajaba principalmente en la evolución de los erizos fósiles. Sin embargo en 2005 publicó un estudio titulado "La historia prerradial de los equinodermos" en el que demostraba que los carpoideos, un grupo extinto de equinodermos muy controvertidos, no eran ni formas derivadas (evolucionadas), ni ancestros de los cordados, sino que eran equinodermos muy primitivos. Después de leer aquel trabajo, Samuel no pudo resistir la tentación de escribirle una carta felicitándole por tal trabajo, con el que compartía muchas ideas que allí se reflejaban. Poco tiempo después organizaron un encuentro en Londres para trabajar en un nuevo equinodermo del norte de España y desde entonces han seguido colaborando. De hecho, Andrew supervisó la investigación postdoctoral de Samuel durante dos años en Londres, durante los que publicaron numerosos trabajos sobre equinodermos paleozoicos. Uno de sus proyectos favoritos les llevó a las rocas cámbricas de Marruecos y fue financiado por *National Geographic*. En los desiertos del Anti-Atlas, los fósiles de trilobites son muy comunes pero casi no se conocían equinodermos por lo que durante varias semanas se dedicaron a buscar sus fósiles. Andrew y Samuel resultaban unos buscadores de fósiles muy curiosos para los bereberes; podían pasar horas con las rodillas apoyadas sobre el suelo escudriñando los fragmentos de pizarra bajo un sol abrasador. Los fósiles de equinodermos son pequeños y difíciles de reconocer por lo que pasaban desapercibidos para los buscadores de trilobites y requerían de ojos bien entrenados para ser descubiertos.

Samuel, Imran y Andrew colaboraron para publicar el trabajo que ganó el Premio Paleonturología 13. Para ese estudio utilizaron un fósil encontrado por Samuel durante su tesis doctoral en las rocas del Moncayo, junto a la experiencia de Andrew sobre la evolución de los equinodermos y a la habilidad de Imran para realizar modelos 3D. Gracias a su colaboración demostraron que los primeros equinodermos fueron bilaterales y no radiales. Esto muestra que los mejores trabajos científicos surgen de la colaboración entre los investigadores que comparten sus conocimientos para el progreso de la ciencia.





El ancestro bilateral de los equinodermos pentarradiados

Samuel Zamora, Imran A. Rahman y Andrew B. Smith

El ancestro bilateral de los equinodermos pentarradiados

Introducción

La estrella de mar es uno de los animales más fáciles de reconocer para cualquier observador curioso que pasee por una playa o se sumerja en la costa. Su morfología tan peculiar, con sus cinco brazos que irradian de un disco central (Figura 1), contrasta mucho con la de cualquier otro animal marino. Mientras que los gusanos, las gambas o los peces tienen simetría bilateral en la que el cuerpo se divide en dos partes iguales, con lado izquierdo y derecho (y parte frontal y trasera), la estrella de mar presenta simetría pentámera o pentarradial. Estos animales están formados por cinco partes idénticas que se repiten alrededor de un eje central. Los equinodermos adultos no presentan eje antero-posterior (frontal-trasero), ni dorso-ventral (superior-inferior), ni izquierdo-derecho (Peterson *et al*., 2000). Carecen totalmente de planos bilaterales que dividan el cuerpo en dos partes iguales. Incluso cuando las estrellas de mar se mueven resultan muy confusas, primero se mueven en una dirección con un brazo al frente y cuando quieren girar, simplemente cambian de dirección y se mueven con otro brazo diferente.

Las estrellas de mar pertenecen al Filo Echinodermata, un importante grupo de animales marinos invertebrados que también incluye otros miembros bien conocidos como los erizos de mar, las estrellas blandas o los pepinos de mar (ver *Las cinco clases de equinodermos*).

En la actualidad existen aproximadamente 10.000 especies de equinodermos que se clasifican en cinco grupos: estrellas de mar (Asteroidea), estrellas blandas (Ophiuroidea), erizos de mar (Echinoidea), pepinos de mar (Holothuroidea) y lirios de mar (Crinoidea). Las estrellas de mar se desplazan lentamente y son depredadores que vierten su estómago fuera del cuerpo para abrazar y digerir a sus presas. Las ofiuras son depredadores rápidos con mandíbulas fuertes y que flexionan sus brazos serpenteantes para propulsarse a gran velocidad. Los erizos de mar son originariamente comedores de algas o detritívoros que se alimentan de las partículas orgánicas del fondo marino; tienen formidables estructuras defensivas como las espinas que mantienen a los depredadores alejados. Los pepinos de mar pueden ser detritívoros o suspensívoros y capturan partículas de alimento del lecho marino o suspendidas en el agua. Los lirios de mar son exclusivamente suspensívoros y capturan partículas a partir de su penacho de brazos.

Las cinco clases de equinodermos actuales tienen planes corporales pentámeros, aunque en algunos grupos son menos obvios que en otros (Smith *et al*., 2004). En las estrellas de mar

Las cinco clases de equinodermos actuales

Crinoideos. Son los menos diversos de las cinco clases de equinodermos actuales con apenas 600 especies, aunque tuvieron un pasado muy fructífero. Son el grupo hermano del resto de equinodermos y todavía retienen algunas características ancestrales como la fijación de sus larvas para realizar la metamorfosis. Al contrario que otros equinodermos que viven con la boca hacia abajo, los crinoideos la dirigen hacia arriba para filtrar el agua marina con su penacho de brazos. Un crinoideo típico presenta un pedúnculo largo, unos brazos largos que construyen una red filtradora en forma de parabólica y un cuerpo diminuto que aloja los órganos. Todos los crinoideos son suspensívoros pasivos y utilizan sus brazos y pies ambulacrales para capturar partículas orgánicas durante el filtrado del agua marina. Los primeros fósiles conocidos son del Ordovícico.

Asteroideos. Son formas libres y se mueven sobre el fondo marino con la boca dirigida hacia el sustrato. Se conocen unas 1.750 especies actuales y su morfología más típica incluye cinco brazos que irradian desde un disco central poco definido. Algunas llegan a tener hasta 20 brazos. Son principalmente depredadores de organismos sedentarios. Las estrellas de mar se mueven con los brazos rígidos, utilizando los pies ambulacrales para impulsarse. Sus primeros fósiles son del Ordovícico.

Holoturias. Tienen el esqueleto muy reducido y su cuerpo es muy flexible y está formado por osículos microscópicos de calcita que se engloban en una dermis muy gruesa. Se conocen unas 2.000 especies. Normalmente presentan un cuerpo grueso y cilíndrico con un anillo de tentáculos que rodean la boca. Se mueven muy despacio capturando detritos o filtrando el agua. Viven normalmente sobre el fondo aunque algunas especies son excavadoras y una en concreto se pasa casi toda la vida nadando. Las holoturias aparecen en todas partes del mundo y son uno de los principales componentes de las faunas profundas, siendo responsables principales de remover sedimento del lecho marino. Su registro fósil es muy incompleto y principalmente incluye placas calcíticas aisladas.

Ofiuroideos. Son depredadores muy activos o filtradores y viven con la boca dirigida hacia el sustrato. Presentan un disco central bien definido del que nacen los brazos serpenteantes, muy flexibles, que utilizan para desplazarse. Es el grupo actual más diverso y cuenta con unas 2.200 especies que han colonizado desde los fondos batiales hasta la zona de rompiente. Los primeros fósiles son del Ordovícico.

Equínidos. Son uno de los grupos más comunes y fáciles de reconocer y presentan 850 especies actuales. Tienen un esqueleto rígido (teca), que suele estar cubierto de espinas, con simetría pentámera (erizos regulares) o simetría bilateral secundaria (erizos irregulares). Dentro de la teca presentan una estructura mandibular muy compleja formada por cinco dientes. El registro fósil de los erizos es muy completo y se extiende hasta hace 450 millones de años. Todos los erizos regulares viven sobre el fondo marino, se mueven usando las espinas y llegan incluso a escalar paredes verticales mediante la adhesión de los pies ambulacrales. En las zonas de rompiente viven en el interior de agujeros. Se alimentan depredando animales sésiles o algas, para lo que utilizan sus fuertes mandíbulas. Los erizos irregulares son principalmente detritívoros y muchos viven enterrados en el sustrato.

(Asteroidea) y las estrellas blandas (Ophiuroidea) esta forma pentarradiada es muy clara (Figura 2B, 2D) aunque un reducido número de especies tiene más de cinco brazos. En los erizos de mar esta estructura es también es my evidente en la construcción del esqueleto con una estructura de filas radiales (Figura 2C). Los pepinos de mar parecen superficialmente grandes gusanos (Figura

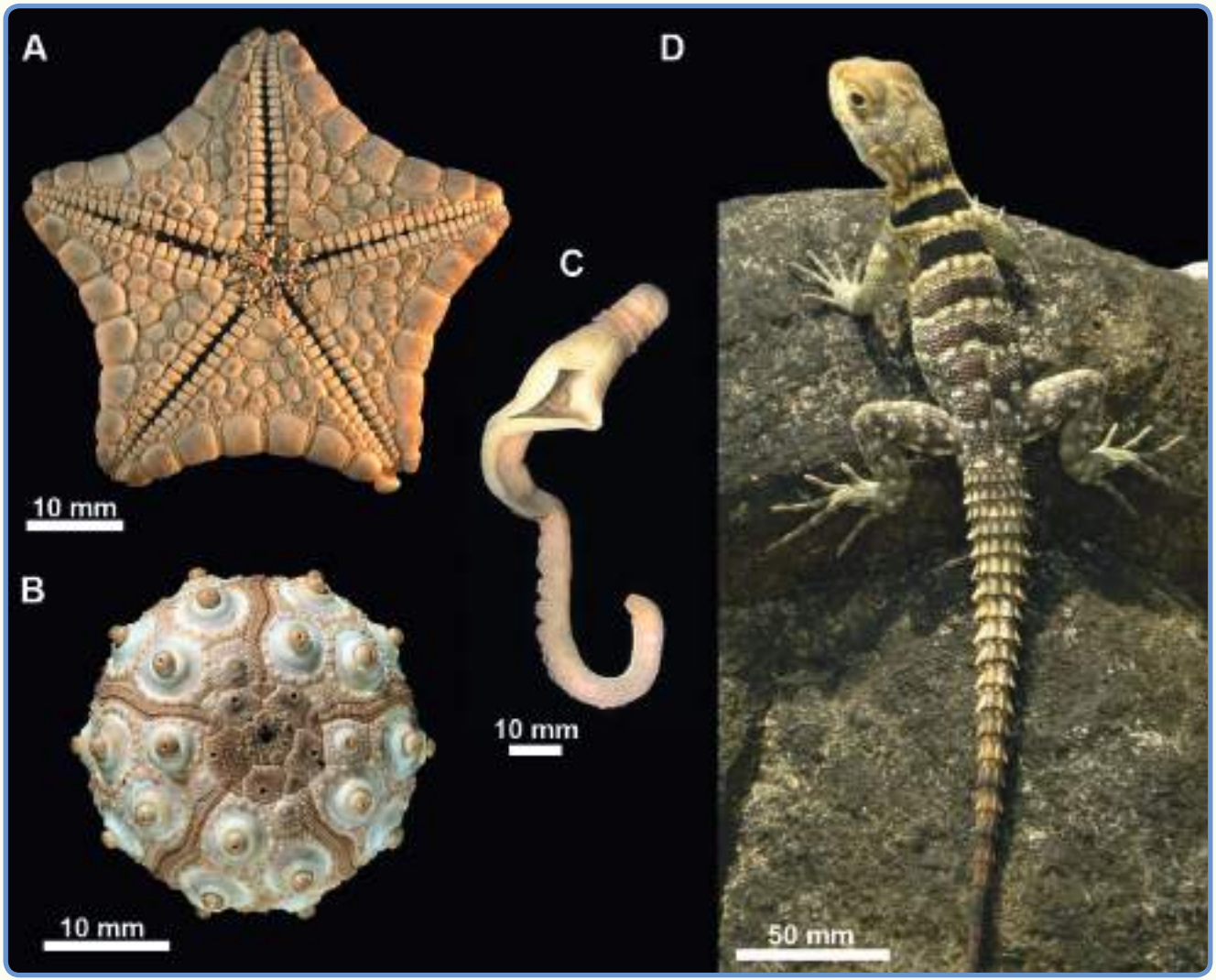


Figura 1. La morfología de los equinodermos comparada con la de otros deuteróstomos. La estrella de mar (A) y el erizo de mar (B) son equinodermos muy característicos que muestran claramente la simetría pentámera típica de los grupos actuales. Por el contrario, el gusano bellota (hemicordado, C) y el lagarto (cordado, D) muestran una simetría bilateral con los ejes antero-posterior e izquierdo-derecho bien definidos.

2E) pero, si nos fijamos en los tentáculos que rodean la boca, apreciaremos que tienen una organización pentámera. De igual manera la simetría pentámera en los lirios de mar (Figura 2A) no es evidente a simple vista pero un estudio detallado revela que está presente en muchas partes del cuerpo, desde la estructura de su tallo hasta la organización de las placas del cuerpo y la distribución de los brazos alrededor de la boca.

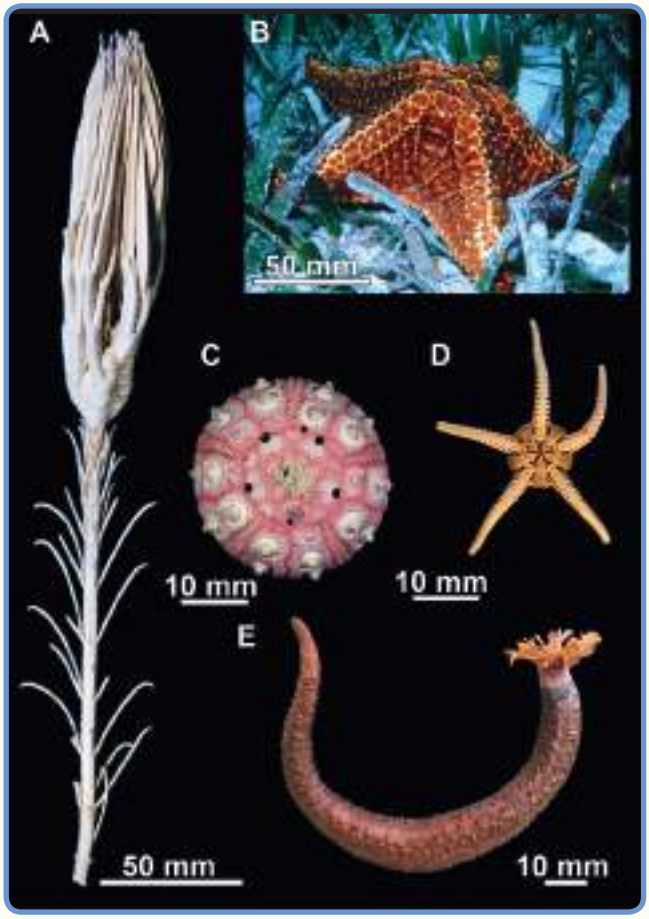


Figura 2. Las cinco clases de equinodermos actuales. A, Crinoideo pedunculado. B, Estrella de mar (asteroideo). C, Erizo de mar (equinoideo). D, Estrella blanda (ofiuroideo). E, Pepino de mar (holoturia).

Los equinodermos presentan otras características únicas que los separan de otros animales. Presentan un esqueleto formado por placas rígidas cubierto por la epidermis y que a veces posee espinas protectoras. Estas placas están formadas por carbonato cálcico (calcita) y a simple vista no parecen muy diferentes de los caparazones de otros organismos. Sin embargo cuando se examina su microestructura en el microscopio electrónico se observa que no son macizas, sino que están formadas por un enrejado de fibras de calcita que se entrelazan formando una estructura muy porosa (Figura 3). Este tipo de organización se conoce como estereoma, no se conoce en ningún otro grupo de animales y aparece incluso en los fósiles más antiguos de equinodermos (Bottjer *et al*., 2006). Este tipo de esqueleto formado por múltiples placas tiene la ventaja de proporcionar a los investigadores un gran número de características anatómicas que permite reconstruir las relaciones evolutivas de las especies con gran detalle. Otra característica importante presente en los equinodermos es un sistema de tubos y canales que en vida se rellenan de fluidos y que se conoce como sistema vascular acuífero. Los elementos externos de dicho sistema reciben el nombre de pies ambulacrales (Figura 4) y están dispuestos en zonas determinadas conocidas como ambulacros. Estas estructuras son vitales para los equinodermos ya que se implican en funciones básicas como la respiración, alimentación y locomoción. Además los equinodermos tienen un sistema nervioso simple sin cerebro centralizado para coordinar las diferentes funciones.

Desde muy temprano en su historia evolutiva, estas características permiten separar a los equinodermos de otros animales pero gracias al estudio del ADN sabemos que evolucionaron a partir de un antepasado bilateral (Smith *et al*., 2004; Swalla & Smith, 2008). El ADN indica, además, que los equinodermos se incluyen en otro gran grupo de animales, los deuteróstomos, que está compuesto por organismos bilaterales e incluye a vertebrados como nosotros y a los gusanos bellota o hemicordados (Figura 1). Como todos los parientes cercanos a los equinodermos son bilaterales, su organización pentámera debe ser una novedad evolutiva. Esto se apoya además en estudios embriológicos (Smith, 2008). Todos los

¿Qué significa que la ontogenia recapitula la filogenia?

Si se examinan los primeros estadios en el desarrollo de varios vertebrados resulta curioso comprobar que todos son muy parecidos (ver figura i). Por ejemplo, los embriones de pollo y los humanos pasan por una fase en la que tienen surcos en el cuello que son muy parecidos a las hendiduras branquiales de los peces. Sin embargo, estas estructuras desaparecen en los adultos de pollos y humanos.

El biólogo alemán Ernst Haeckel consideró que, debido a la similitud de los embriones, estos animales debieron compartir un ancestro común; es decir, pollos y humanos tuvieron un ancestro parecido a un pez. La idea de Haeckel, que fue formulada a mediados del siglo XIX, se denomina "la ontogenia recapitula la filogenia" o simplemente "teoría de la recapitulación". Considera que los embriones de animales más evolucionados pasan por fases que se asemejan a los adultos de especies más primitivas. Si esto es correcto, significa que a partir del estudio de las especies actuales se puede inferir su evolución. Sin embargo, esta teoría ha sido muy discutida y algunos científicos han apuntado que, aunque algunas fases embrionarias de determinadas especies se parecen a los embriones de especies relacionadas, no son exactamente iguales a los adultos de dichas especies.

Hoy en día, la relación exacta entre la ontogenia y la filogenia no queda clara, aunque el estudio del desarrollo es una importante fuente de información para los biólogos evolutivos a la hora de entender la evolución. De hecho, estudiando los genes implicados en el desarrollo de las especies actuales, es posible reconstruir la evolución en el desarrollo de especies fósiles (Smith, 2008). Además, algunos cambios morfológicos que se observan a lo largo del registro fósil pueden compararse con los cambios ocurridos en el desarrollo de especies modernas. Esto se cumple para los equinodermos, pues los cambios ocurridos durante su evolución pueden equipararse a los cambios que sufren las larvas durante la metamorfosis.

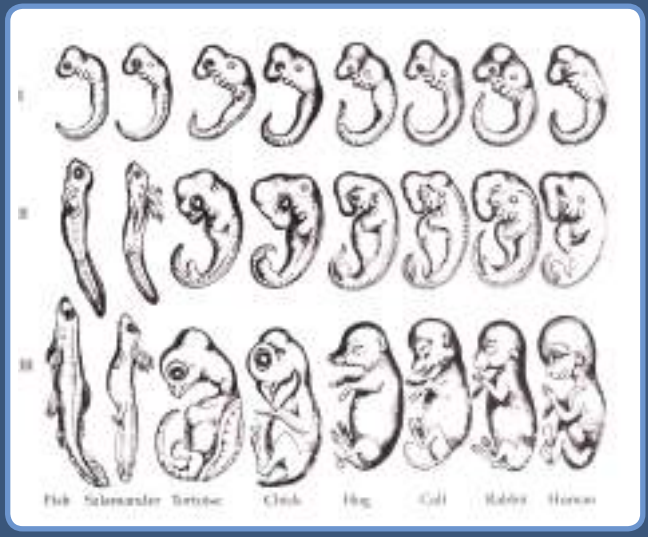


Figura i. Representación de Ernst Haeckel sobre su teoría de la recapitulación que muestra las similitudes entre los embriones de diferentes tipos de vertebrados. I–III representa diferentes estadios del desarrollo. Tomado de Romanes (1892).

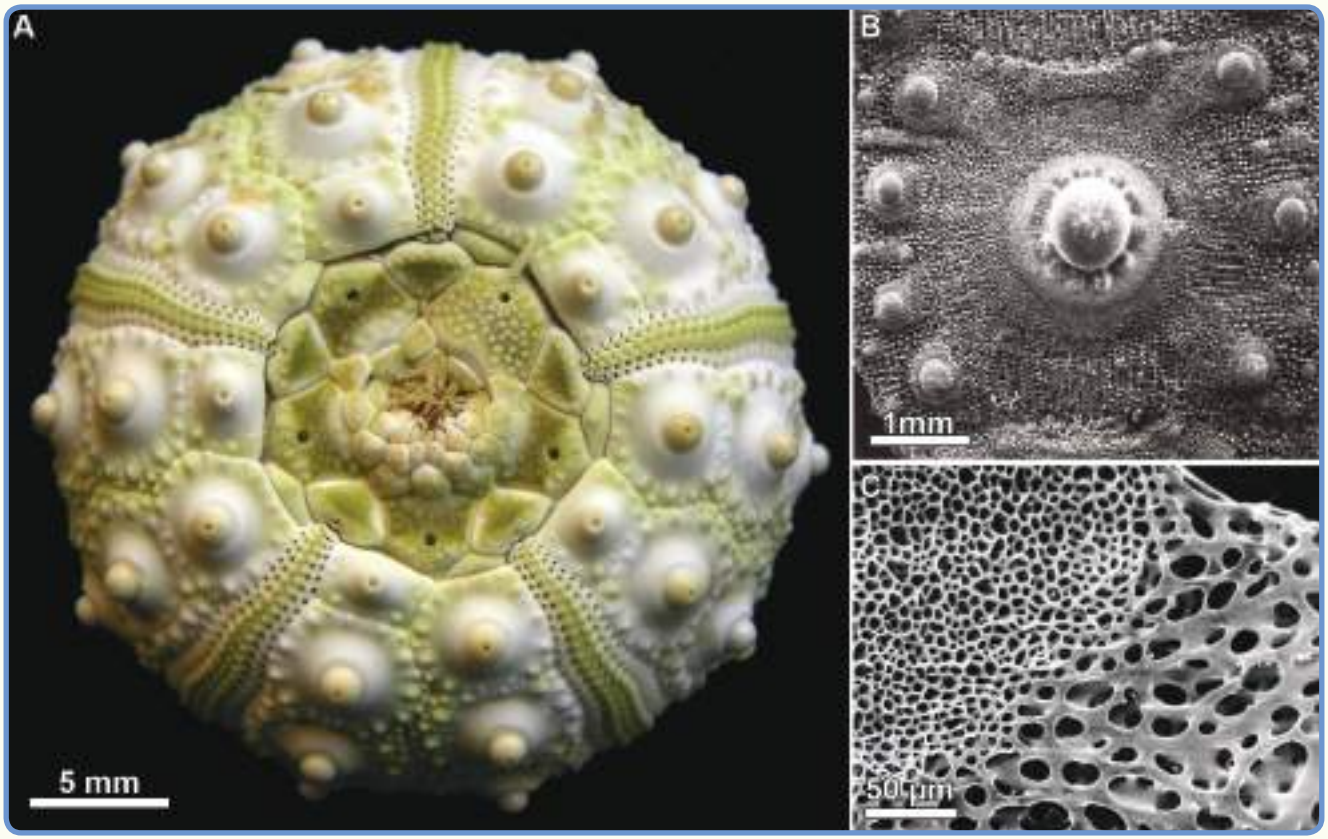


Figura 3. Estructura del esqueleto de los equinodermos. A, Esqueleto de erizo de mar, formado por placas de calcita fuertemente unidas. B, Detalle de una placa aislada, observada con microscopio electrónico, que muestra la estructura porosa del estereoma. C, Ampliación de una de estas placas mostrando la microestructura porosa del estereoma muy característica de equinodermos actuales y fósiles.

equinodermos actuales comienzan su ciclo vital a partir de larvas bilaterales que son planctónicas y viven filtrando partículas nutritivas del agua marina. Después de varias semanas las larvas sufren una metamorfosis en la que parte de su cuerpo es reabsorbido. Tras ella, surge el adulto pentámero que se desarrolla a partir de un pequeño grupo de células alojadas en un lado de la larva original (Figura 5B). Por el contrario, el grupo más cercano a los equinodermos, los hemicordados, tiene un desarrollo normal en el que la larva es bilateral y crece sin muchos cambios hasta generar un adulto también bilateral (Figura 5A). El desarrollo larvario que se observa en los equinodermos se considera como una recapitulación de su historia evolutiva desde un ancestro bilateral hasta un descendiente pentámero (ver *¿Qué significa que la ontogenia recapitula la filogenia?*).

Los biólogos evolutivos están muy interesados en tratar de comprender cómo los nuevos planes corporales de los animales aparecieron a lo largo de la evolución y, ya que ningún otro grupo de animales bilaterales sufre cambios tan drásticos desarrollando un plan corporal pentarradial, los equinodermos son un grupo

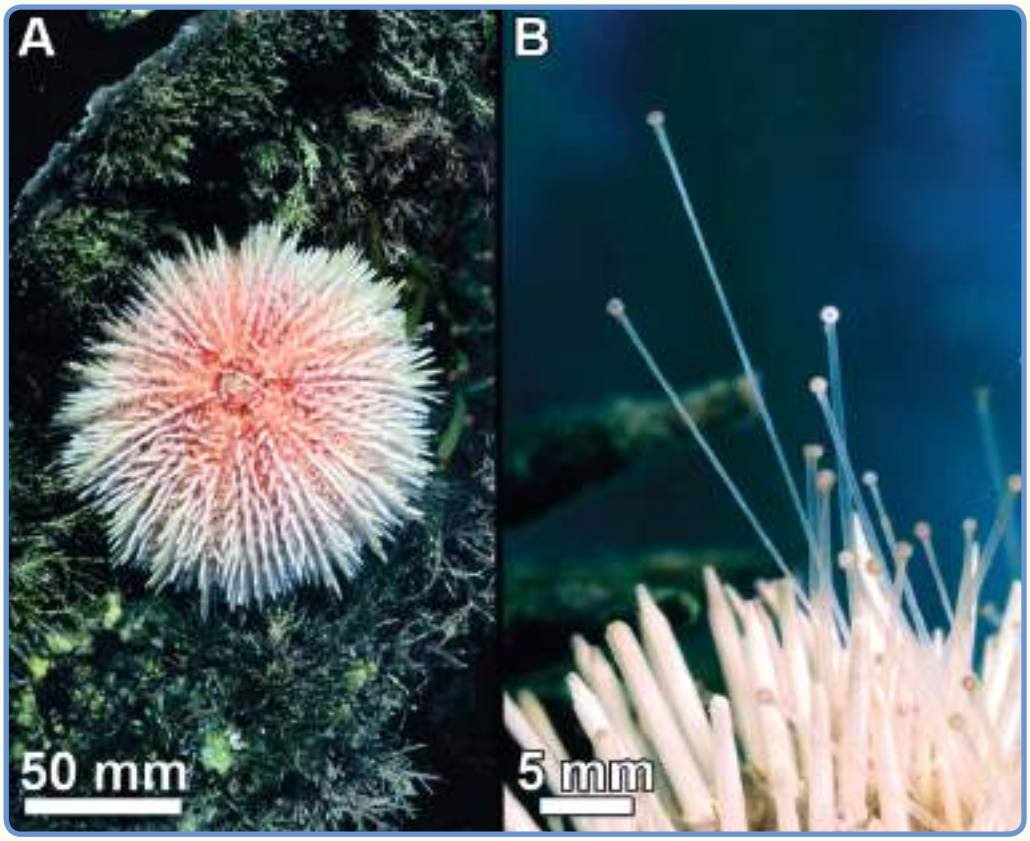


Figura 4. Erizo de mar actual (A) junto a un detalle de los pies ambulacrales (B).

ideal para este tipo de estudios. A pesar de que existen evidencias basadas en datos actuales que apuntan a que los primeros equinodermos pudieron ser bilaterales, el registro fósil no ofrecía pruebas concluyentes al respecto hasta nuestro descubrimiento. Esto es bastante sorprendente ya que existen equinodermos fósiles desde hace 525 millones de años y sus restos son relativamente abundantes en las rocas. Existe al menos un orden de magnitud más de especies fósiles que de actuales, lo que evidencia el éxito evolutivo del grupo. La mayoría son fósiles que muestran una simetría pentámera sugiriendo que esta morfología dominó desde tiempos remotos. Sin embargo, existen algunas formas muy antiguas con morfologías tremendamente peculiares. Estas formas tienen esqueleto formado por placas de calcita con estereoma pero carecen de simetría radial y su sistema vascular no resulta obvio a primera vista. Entre ellas se encuentra el nuevo fósil que presentamos en este trabajo y que bautizamos como *Ctenoimbricata spinosa*, el primer equinodermo que muestra simetría bilateral en estado adulto. Este es el fósil que tuvimos la suerte en encontrar (ver El descubrimiento de *Ctenoimbricata*) en las rocas que se estratifican en las faldas del Moncayo (Zaragoza) y cuyo estudio original fue publicado en 2012 por los autores del presente trabajo (Zamora *et al*., 2012).

Antes de hablar sobre este excitante fósil debemos introducir el periodo geológico donde fue encontrado –el Cámbrico–, además de algunos eventos importantes que ocurrieron en aquel momento.

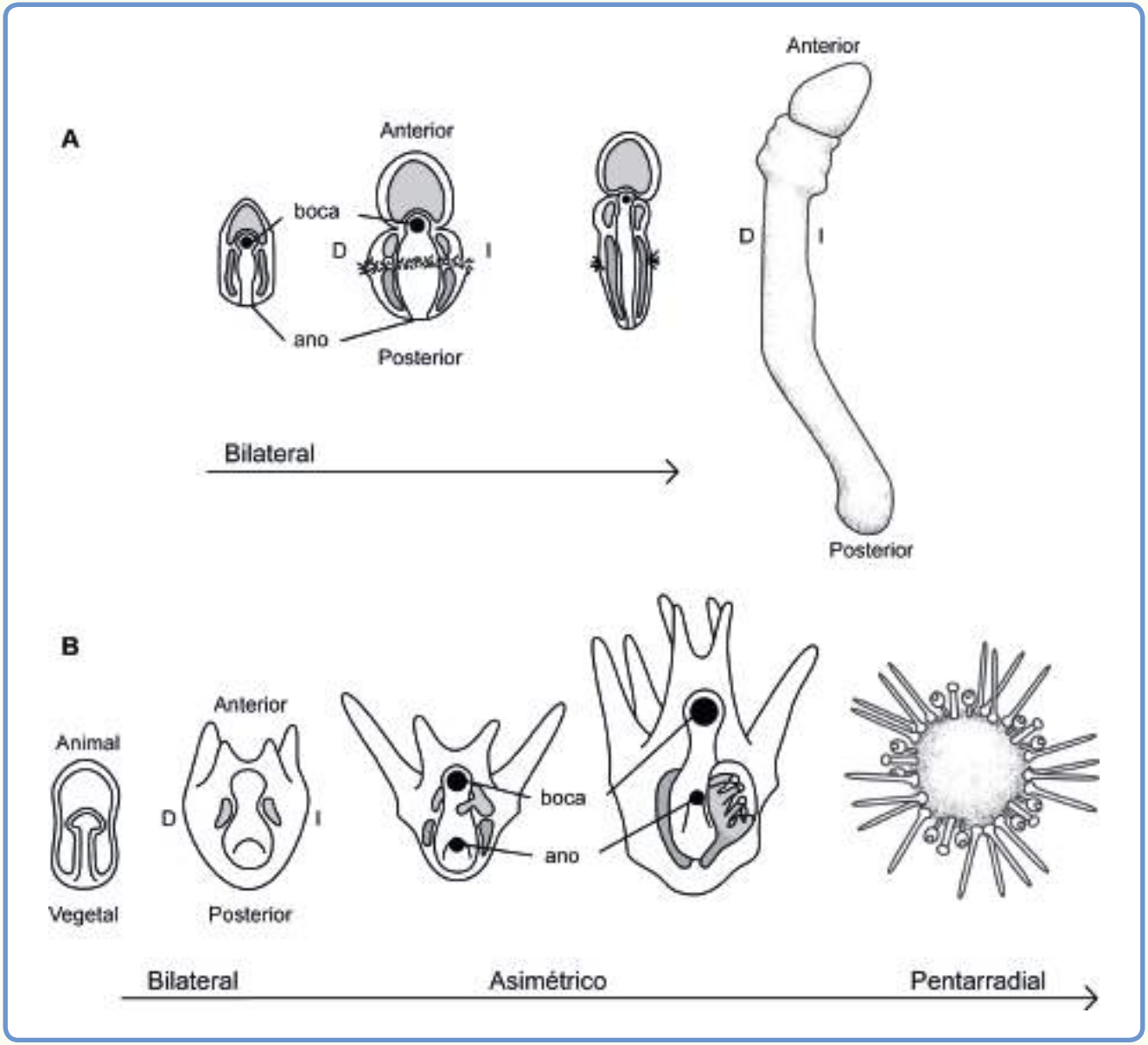


Figura 5. Comparación del desarrollo larvario entre equinodermos y hemicordados. A. El desarrollo de los hemicordados es directo y ocurre mediante un crecimiento continuo de la larva bilateral hasta un adulto también bilateral. B. El crecimiento de la larva de los equinodermos es totalmente diferente y comienza con una larva bilateral que pasa a un estadio asimétrico, tras la metamorfosis, para finalmente construir un adulto con simetría pentámera. Tomado de Smith (2008).

El descubrimiento de *Ctenoimbricata*

El pequeño pueblo de Purujosa (Zaragoza, España) se encuentra tallado en la roca jurásica de las faldas del Moncayo, en la parte más septentrional de las Cadenas Ibéricas. Samuel encontró los primeros fósiles de equinodermos cámbricos en esa región cuando era un estudiante de geología. Un día del año 2000 se dirigió a este lugar, con los mapas geológicos de la zona y junto a unos colegas aficionados a la paleontología, para prospectar las rocas cámbricas. Nada más llegar quedó fascinado porque había trilobites completos por todas partes y esto es algo muy inusual en rocas de esta edad. Desde el principio, Samuel se dio cuenta de que estaba ante un yacimiento importante debido a la abundancia y buena conservación de los fósiles. Días más tarde mostró sus hallazgos a un

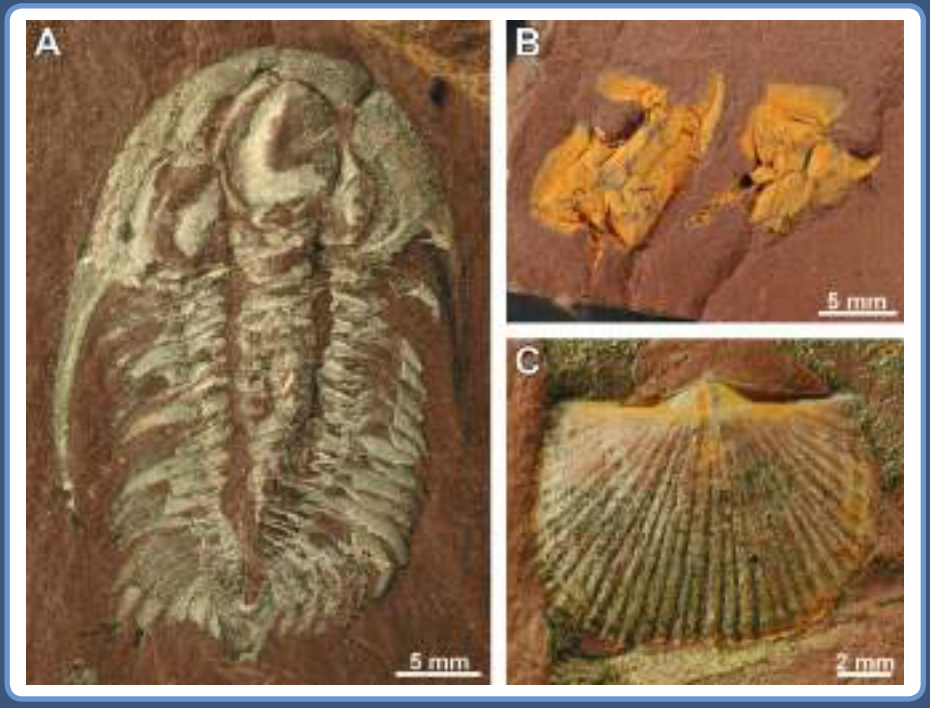


Figura i. Fósiles encontrados en las rocas de la Formación Murero (Purujosa, Zaragoza). A, Trilobites (*Eccaparadoxides pradoanus*). B, Equinodermos (*Ceratocystis* sp.). C, Braquiópodo (*Brahimorthis alvaroi*).

Catedrático de la Universidad de Zaragoza, Eladio Liñán, experto en trilobites. El Profesor Liñán rápidamente reconoció la importancia del hallazgo y le propuso a Samuel trabajar en la zona para la realización de una Tesis de Licenciatura. Así, Samuel empezó a trabajar en la zona de manera más meticulosa, realizando primero los mapas geológicos y luego midiendo columnas estratigráficas, así como recogiendo fósiles de todas las capas de roca. El resultado fue sorprendente ya que los fósiles carecían de deformación tectónica y permitían hacer estudios de mucho detalle. Los años pasaron y, desde entonces, Samuel ha dirigido numerosas excavaciones paleontológicas, financiadas en parte por el Gobierno de Aragón, y que han proporcionado hallazgos únicos, como el yacimiento más diverso de equinodermos cámbricos del mundo o cientos de trilobites en posición defensiva de enrollamiento. El contenido fósil de Purujosa es riquísimo en trilobites (Esteve *et al.*, 2011), braquiópodos (Mergl & Zamora, 2012), esponjas y, por supuesto, equinodermos (Rahman & Zamora, 2009; Zamora, 2010; Zamora & Rahman, 2009; Zamora & Smith, 2010, 2012; Zamora *et al.* 2009, 2013) (Fig. i).

La "caza" de fósiles en el Cámbrico no es una tarea sencilla: las rocas son duras y los fósiles, incluso aquí, no son tan abundantes como cabría esperar. Algunos aparecen muy aplastados o son muy pequeños y cuesta reconocerlos a simple vista. La forma más efectiva de encontrarlos es extrayendo grandes bloques de pizarra que son posteriormente lajados por los planos fosilíferos en piezas más pequeñas. A partir de la fractura de estas lajas se obtienen dos partes del fósil, el positivo y el negativo, y ambos son importantes ya que proporcionan información complementaria (Fig. ii).

Un nivel de pizarras verde-amarillas en la base de la Formación Murero proporcionó el fósil de *Ctenoimbricata*. Después de varios días de excavación sólo se encontró otro ejemplar, lo que indica la rareza de dichos fósiles en comparación con la abundancia de otros organismos (como trilobites o braquiópodos). Aunque a primera vista el fósil estaba parcialmente oculto en la roca parecía un hallazgo importante ya que mostraba características únicas. Después de una primera preparación química en el laboratorio, la importancia del fósil empezó a ser revelada.

Figura ii. Extracción de bloques durante el proceso de excavación.

La Explosión Cámbrica de los animales

El Cámbrico se extiende desde hace 541 hasta hace 485 millones de años, cientos de millones de años antes de la aparición de los primeros dinosaurios. Este periodo geológico (ver *La escala de los tiempos geológicos*) fue acuñado por el geólogo británico Adam Sedgwick mientras trabajaba en el centro de Gales a principios de 1830. Recibe su nombre de "Cambria", el nombre clásico de Gales.

El mundo cámbrico era muy diferente al actual, con gran parte de las masas continentales concentradas en el hemisferio sur, cerca del Ecuador (Figura 6). Estas masas incluían a Gondwana (que englobaba lo que es actualmente parte de Europa, África y Sudamérica), Laurentia (gran parte de la actual Norteamérica), Báltica (Escandinavia y Europa del este) y Siberia. El clima era bastante suave, sin casquetes polares significativos en los polos, y el nivel del mar era superior al actual. La vida era también muy diferente con una concentración alta de de animales en los mares.

Este periodo marcó un cambio radical en la vida que dominaba nuestro planeta. El registro fósil muestra que antes del Cámbrico las formas de vida eran predominantemente simples, organismos microscópicos, como bacterias (Figura 7A), además de otras formas enigmáticas de mayor tamaño y que se conocen como Fauna de Ediacara (Figura 7B). Sin embargo, durante el Cámbrico empezaron a aparecer, por primera vez y en unos pocos millones de años, animales complejos con partes duras (como esqueletos y conchas) (Figura 7C) que incluían representantes de la mayoría de los grupos actuales de animales (Figura 8). Esta aparición brusca, en términos geológicos, de los principales grupos de organismos que dominaron la Tierra se conoce como "Explosión Cámbrica".

Figura 6. Distribución de los continentes durante el Cámbrico.

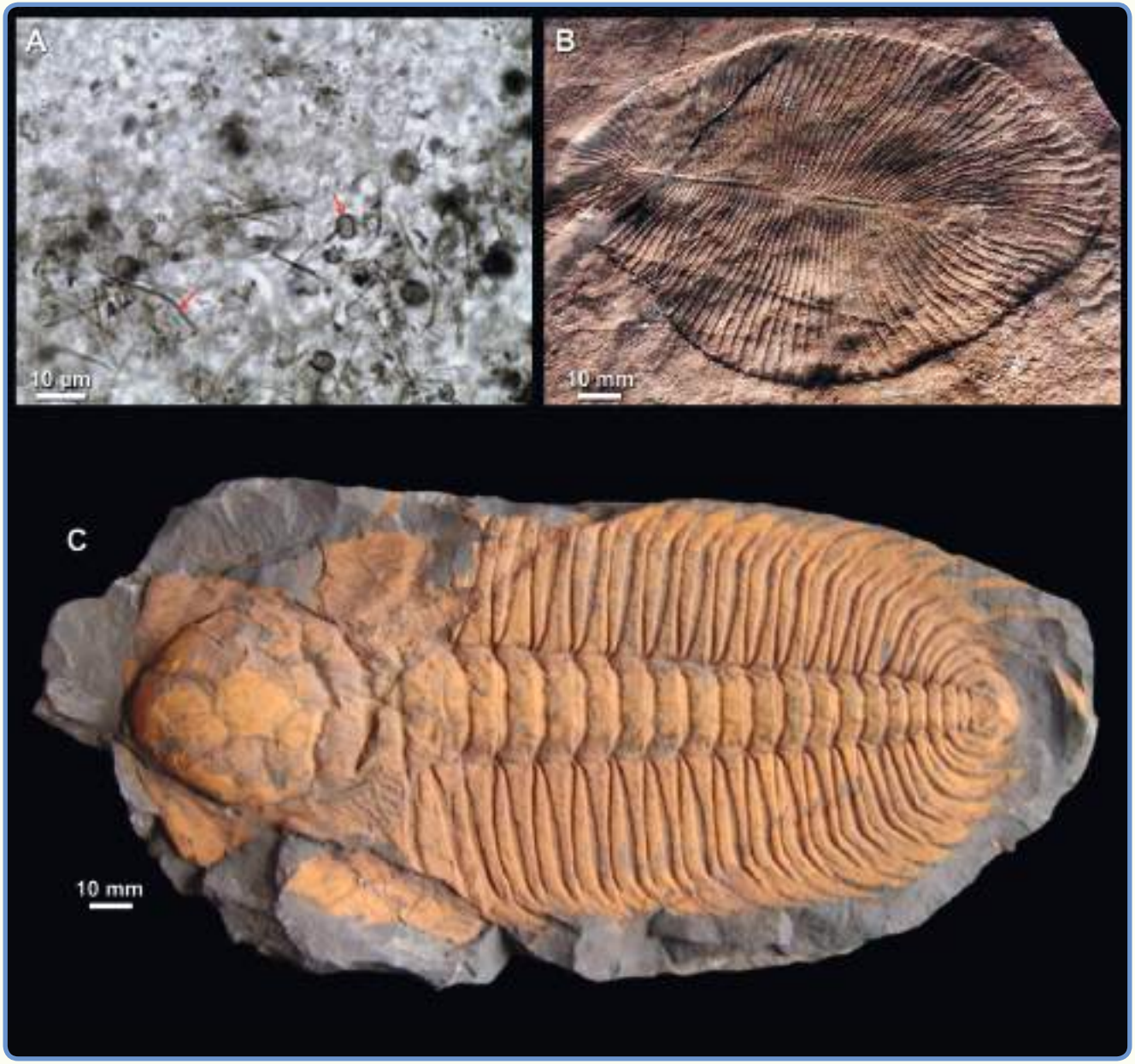


Figura 7. Comparación de fósiles cámbricos y precámbricos. A, Microfósiles precámbricos *Huroniospora* y *Siphonophycus* (indicados por flechas rojas); tomado de Wacey et al. (2012). B, El fósil del Ediacárico *Dickinsonia costata*; tomado de Wikimedia Commons (CC-BY-2.5). C, El trilobites cámbrico *Hydrocephalus carens*; cortesía de Mark Bell (University College, London).

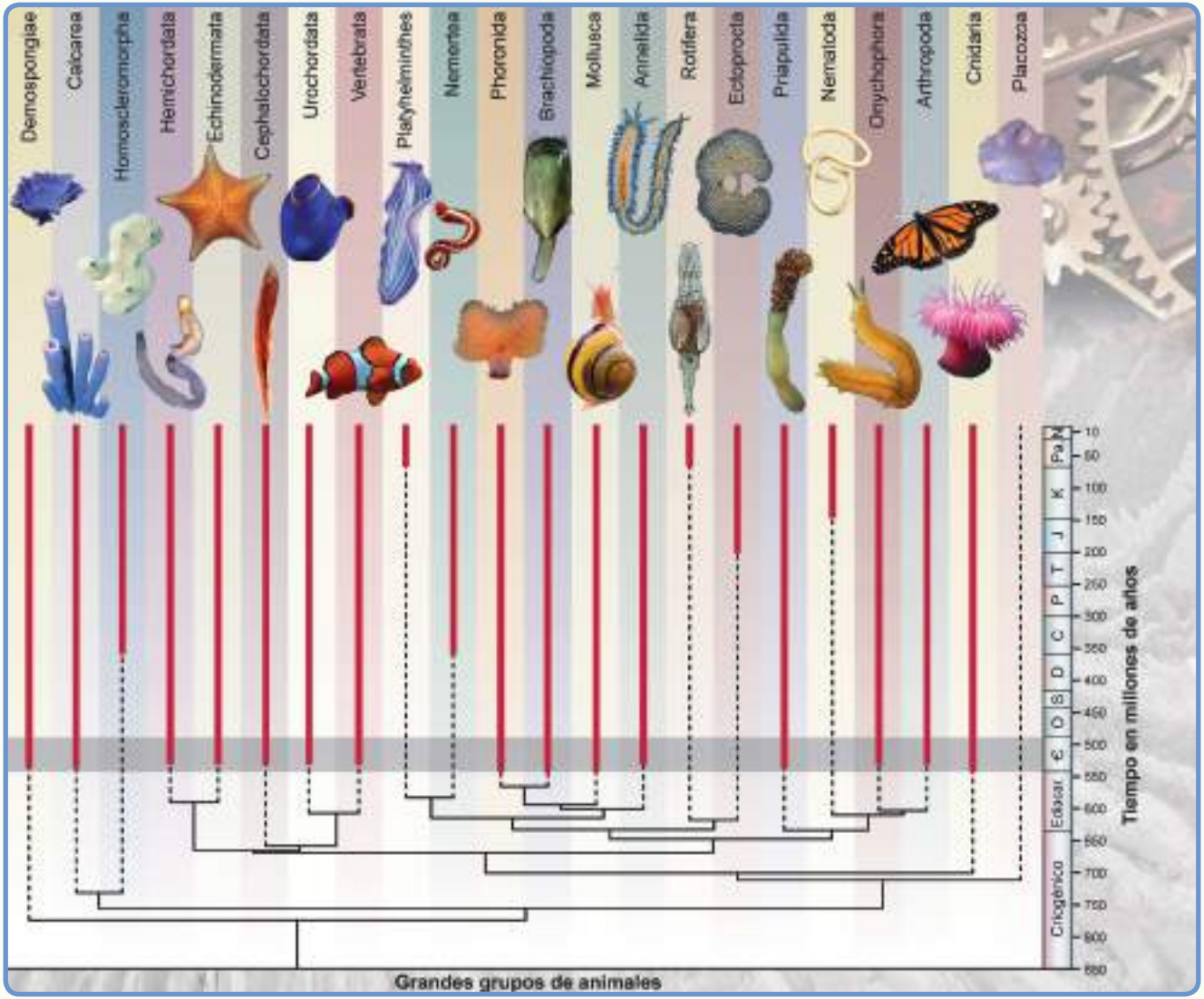


Figura 8. Árbol evolutivo que muestra las relaciones filogenéticas de los principales grupos de animales y la estimación de su origen a partir de datos moleculares; modificado de Erwin et al. (2011). La primera evidencia contrastable de la aparición de los principales grupos de animales proviene del Cámbrico; sin embargo, en base a datos de ADN y de proteínas de los animales actuales (relojes moleculares), se piensa que algunos grupos aparecieron antes, durante el Precámbrico (Criogénico y Ediacárico). En esta figura, los datos procedentes del registro fósil se marcan con líneas rojas gruesas y la extrapolación de los datos a partir de relojes moleculares con líneas negras discontinuas. Hay que tener en cuenta que el proceso de extrapolar datos a partir del estudio de los genes de las especies modernas es fuente de un debate muy importante entre paleontólogos y biólogos moleculares. Abreviaturas: Є, Cámbrico; O, Ordovícico; S, Silúrico; D, Devónico; C, Carbonífero; P, Pérmico; T, Triásico; J, Jurásico; K, Cretácico; Pa, Paleógeno; N, Neógeno. Las fotografías de los animales no están a escala.

La "Explosión Cámbrica" de los animales es un fenómeno que los científicos reconocieron hace ya más de 150 años. El mismo Charles Darwin se mostraba confuso acerca de dicho acontecimiento y en su libro "Sobre el Origen de las Especies" escribía: "Existe otra dificultad relacionada que resulta aun más grave. Me refiero a la manera en la que numerosas especies del mismo grupo aparecen de manera súbita en la rocas fosilíferas más antiguas". Darwin creyó que la aparición brusca de las especies entraba en conflicto con su teoría de la evolución por selección natural, donde los organismos evolucionaban de manera gradual debido a la adquisición de características ventajosas. Hoy en día los científicos aceptan que la "Explosión Cámbrica" responde a

La escala de los tiempos geológicos

Una de las principales contribuciones de la geología es proporcionar una escala cronológica, de más antiguas a más modernas, de las rocas que forman la corteza terrestre. La escala de los tiempos geológicos (Fig. i) permite a los científicos asignar las rocas a una edad determinada que puede ser calculada mediante métodos radiométricos o en base a la presencia de ciertos fósiles. Esto permite comprender la sucesión de los diferentes eventos que tuvieron lugar en la historia de la Tierra. El fósil que describimos en este trabajo procede del Cámbrico, un periodo muy importante de la historia de la vida caracterizado por la aparición de los principales grupos de animales. La base del Cámbrico está datada en 541 millones de años y su límite superior en 485 millones de años. *Ctenoimbricata* fue encontrado en la parte media del Cámbrico, en rocas que tienen una antigüedad aproximada de 508 millones de años.

Figura i. Escala de los tiempos geológicos que muestra la posición cronoestratigráfica del Cámbrico.

procesos evolutivos normales pero el debate se centra en entender el papel que jugaron los diferentes factores en dicho proceso (Budd & Jensen, 2000; Briggs & Fortey, 2005; Conway Morris, 2006; Erwin *et al*., 2011). ¿Existen fósiles de animales complejos antes del Cámbrico y que no han quedado conservados en las rocas? Si no los hubo, ¿qué propició la aparición súbita de animales complejos en el Cámbrico? Numerosos paleontólogos y biólogos evolutivos han empleado sus vidas en tratar de responder a dichas preguntas pero todavía existen muchos enigmas por resolver.

Otra tarea muy importante para los científicos es documentar y describir la gran variedad de fósiles que caracterizó el Cámbrico. Algunos de los hallazgos más significativos vienen de lo que se conocen como "Lagerstätten", lugares donde aparecen fósiles excepcionalmente conservados que, a veces, muestran conservadas hasta sus partes más delicadas, como los músculos, el estómago o el cerebro. Estos yacimientos conservan especies que no se conocen en ninguna otra parte del mundo, además de formas comunes en otros lugares como, por ejemplo, los trilobites (Figura 7C). Por ello, proporcionan una visión más real de lo que fue la vida en el Cámbrico de la que pueden ofrecer otros yacimientos que sólo conservan animales con esqueleto. Uno de los "Lagerstätte" más famosos del Cámbrico se conoce como "Burgess Shale" y se sitúa en las montañas rocosas de la Columbia Británica en Canadá. Este yacimiento fue descubierto por Charles Walcott en 1909 y preserva una comunidad de organismos que fueron enterrados de manera súbita en aguas relativamente profundas hace 505 millones de años. Las excavaciones en dicho yacimiento han proporcionado miles de fósiles que se clasifican en más de 150 especies; ejemplos notables incluyen al onicóforo espinoso *Hallucigenia*, al artrópodo acorazado *Wiwaxia* o a un animal enigmático de cinco ojos conocido como *Opabinia* (Figura 9). Al principio se pensó que muchos de estos animales pertenecían a linajes extintos (apodados *weird wonders*, algo así como "los raros fascinantes", por el biólogo evolutivo Stephen Jay Gould). Sin embargo, estudios más recientes han demostrado que en realidad se trata de antepasados de grupos actuales de organismos.

A partir de Burgess Shale y de otros lugares de conservación excepcional (como Chengjiang, en el sur de China, Emu Bay Shale en Australia o Sirius Passet en Groenlandia), conocemos razonablemente bien como era la vida en el Cámbrico. Los océanos estaban dominados por artrópodos, especialmente trilobites. Las esponjas eran también muy abundantes, mientras que otros grupos como braquiópodos, moluscos y gusanos fueron menos comunes. Existen evidencias de la presencia de un gran número de organismos que perforaban el sustrato, destruyendo los tapices microbianos que dominaron el fondo marino en tiempos anteriores. Por último, sin querer decir con ello que su importancia fue menor, los equinodermos también estaban presentes y mostraban una forma muy diferente a sus parientes actuales. ¡A continuación los veremos con más detalle!

Figura 9. Fósiles típicos de Burgess Shale (Cámbrico, Canadá). A, *Hallucigenia*. B, *Opabinia*. C, *Wiwaxia*. Cortesía de Jean-Bernard Caron, Royal Ontario Museum.

Los primeros equinodermos

Los equinodermos cámbricos eran muy extraños si los comparamos con sus representantes actuales. Algunos como los **edrioasteroideos** (Figura 10F) tenían una estructura similar a las formas recientes con cinco radios que irradian desde la boca para dar lugar a una simetría pentámera imperfecta. Los **eocrinoideos** (Figura 10A, 10C, 10H) también presentaron dicha simetría y se parecen superficialmente a los crinoideos actuales, pero eran más pequeños y algunos tenían unos pequeños poros respiratorios. La simetría pentámera en el Cámbrico fue la excepción y muchos grupos carecían de radios o presentaron menos de cinco (Paul & Smith, 1984; Sprinkle, 1992; Smith & Zamora, 2013). Los **helicoplacoideos** (Figura 10I) y un grupo recientemente descubierto y conocido como **helicocistoideos** (Fig. 10J) tenían cuerpos espirales con los radios dispuestos rodeando el cuerpo de forma helicoidal. Mientras que los helicoplacoideos tenían la boca situada en un lado del cuerpo y sólo tres radios, los helicocistoideos tenían cinco radios (como los equinodermos actuales) que irradiaban desde una boca situada en la parte superior. Tanto los eocrinoideos como los helicocistoideos tenían el cuerpo formado por una especie de copa de placas de calcita (llamada teca) que contenía la mayor parte de los órganos. Además, ambos tenían estructuras de fijación para anclarse sobre el fondo marino y mantener el cuerpo en posición vertical.

Entre los equinodermos cámbricos más raros se encuentran los carpoideos. Estos organismos fueron descritos por primera vez en la década de 1850 por el paleontólogo canadiense Elkanah Billings y el geólogo-paleontólogo francés Joachim Barrande. Dado que también se conocen como homalozoos o calcicordados su variedad de nombres refleja la tremenda confusión que ha generado la interpretación de sus fósiles, que se encuentran en rocas de todo el mundo desde el Cámbrico hasta el Carbonífero (desde hace 359 hasta hace 299 millones de años) (Rahman, 2009).

Existen cuatro tipos básicos de carpoideos, a cuál de ellos más enigmático: ctenocistoideos, cinctas, solutos y estilóforos. Todos presentan esqueleto de calcita, como otros equinodermos, pero ninguno muestra evidencia de simetría radial (Ubaghs, 1975; Smith, 2005); algunos son casi bilaterales y otros muy asimétricos. Los **cinctas** tenían forma de raqueta de tenis, con el cuerpo rodeado de un anillo compuesto por placas grandes y un apéndice posterior muy afilado (Figura 10B). Tenían la boca situada en la parte anterior derecha y un opérculo en la parte central anterior que seguramente se encargaba de expulsar agua. Los **solutos** también son muy enigmáticos y tenían un cuerpo muy asimétrico y con dos apéndices situados en ambos extremos del cuerpo; uno lo utilizaban para fijarse y estabilizarse en el sustrato mientras que el otro se destinaba a la alimentación (Figura 10G). Los **estilóforos** tuvieron algunas de las formas más raras conocidas; su cuerpo era muy asimétrico y tenían un solo apéndice (Figura 10D) cuya función es muy incierta: mientras que algunos investigadores piensan que se función era alimenticia otros creen que estaba implicado en la locomoción, de modo similar a la función que tenía la cola en los cordados primitivos. Finalmente, los **ctenocistoideos** (Figura 10E) eran equinodermos muy pequeños y aplastados, con una estructura anterior en forma de peine dedicada a la alimentación (conocida como ctenidio). Tenían una simetría casi bilateral con la boca situada en la parte anterior y el ano en la posterior.

Cuando los comparamos con las formas actuales, los equinodermos cámbricos son realmente raros. Esto les confiere cierto grado de misterio y a la vez atraen el interés por su estudio. Sobre algunos de ellos, especialmente los carpoideos, el debate es tal que cuestiones fundamentales como la posición de la boca y el ano, o la división del cuerpo y su orientación anatómica, no están claras. En otros grupos, como dinosaurios o trilobites ¡estas cuestiones quedaron resueltas hace siglos! Este problema surge en parte por la ausencia de animales actuales con los que podamos compararlos y por ello los paleontólogos ofrecen interpretaciones tan dispares.

A pesar de las dificultades planteadas, el estudio de los equinodermos cámbricos resulta fascinante ya que sus fósiles

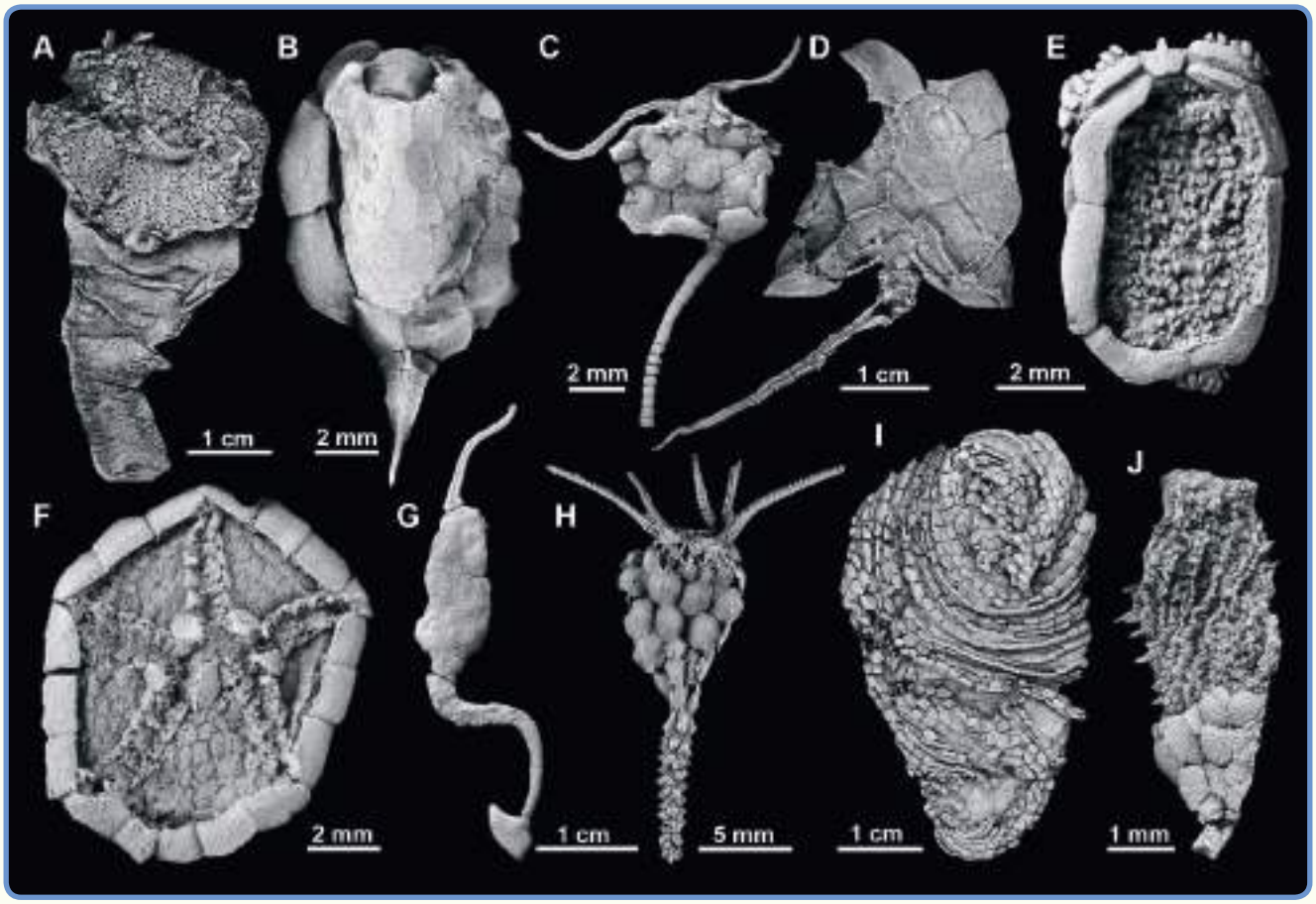


Figura 10. Representantes de diferentes grupos de equinodermos cámbricos. A, *Kinzercystis* (eocrinoideo). B, *Gyrocystis* (cincta). C, *Ubaghsicystis* (eocrinoideo). D, *Ceratocystis* (estilóforo). E, *Ctenocystis* (ctenocistoideo). F, *Cambraster* (edrioasteroideo). G, *Coleicarpus* (soluto). H, *Sinoeocrinus* (eocrinoideo). I, *Helicoplacus* (helicoplacoideo). J, *Helicocystis* (helicocistoideo). Tomado de Zamora et al. (2013) y Smith & Zamora (2013).

proporcionan las claves para reconstruir su evolución más temprana. Además proporcionan evidencias tangibles para reconstruir cómo se desarrolló la simetría pentámera que domina actualmente el grupo. Aunque algunos fósiles de cinctas y ctenocistoideos presentaron tendencias hacia el desarrollo de un cuerpo bilateral, ningún fósil del Cámbrico presentó este tipo de simetría hasta que descubrimos *Ctenoimbricata*.

Ctenoimbricata

Tan pronto como apareció *Ctenoimbricata* nos dimos cuenta de que se trataba de un hallazgo importante, ya que mostraba características únicas, nunca vistas en otros equinodermos cámbricos. En las rocas de Gondwana de este periodo los equinodermos suelen conservarse como moldes naturales (Zamora, 2010).

Escaneando *Ctenoimbricata*

La Tomografía Computarizada (CT) es una técnica de escaneo que utiliza los rayos X para obtener imágenes seriadas de un objeto sin necesidad de cortarlo físicamente. Es muy común en hospitales donde se utiliza para diagnosticar enfermedades y lesiones pero también tiene muchas otras aplicaciones fuera de la medicina, incluyendo la paleontología. La técnica resulta especialmente útil para estudiar fósiles que están cubiertos por roca y que no pueden ser preparados sin dañarlos. *Ctenoimbricata* es uno de estos fósiles, por lo que ha sido un ejemplo ideal para ser escaneado mediante CT.

Durante el escaneo el fósil rota 360º mientras lo atraviesan haces de rayos X. Las imágenes obtenidas se capturan a intervalos regulares durante la rotación y pueden ser utilizadas para obtener cientos o miles de secciones seriadas con la ayuda de un algoritmo informático determinado. Los rayos X reconocen diferencias en la densidad relativa del fósil y de la roca encajante. Ya que *Ctenoimbricata* está conservado como molde, es decir como un hueco en la roca, se trata de un fósil ideal para ser escaneado ya que existe un gran contraste entre el aire que ocupa sus huecos y la roca (Fig. iA).

El paso final, una vez obtenidas las radiografías, es la reconstrucción digital en 3D del fósil. Esto conlleva primero la generación de imágenes binarias (blanco/negro) basadas en los datos obtenidos del escáner. El objetivo de esta fase es separar el fósil de la roca y eliminar todos los artefactos que puedan alterar a nuestro resultado final (por ejemplo, grietas u otros fósiles). Una vez que el fósil ha sido individualizado llega el proceso más laborioso, que en el caso que nos ocupa llevó varios meses, y que consiste en identificar mediante diferentes colores (máscaras) los distintos elementos anatómicos (Fig. iB). En el caso de *Ctenoimbricata* se trabajó con más de 2.000 imágenes de manera independiente para obtener finalmente un modelo 3D que reflejó la anatomía con una escrupulosa exactitud (Fig. iC) y nos permitió describir el fósil con mucho detalle.

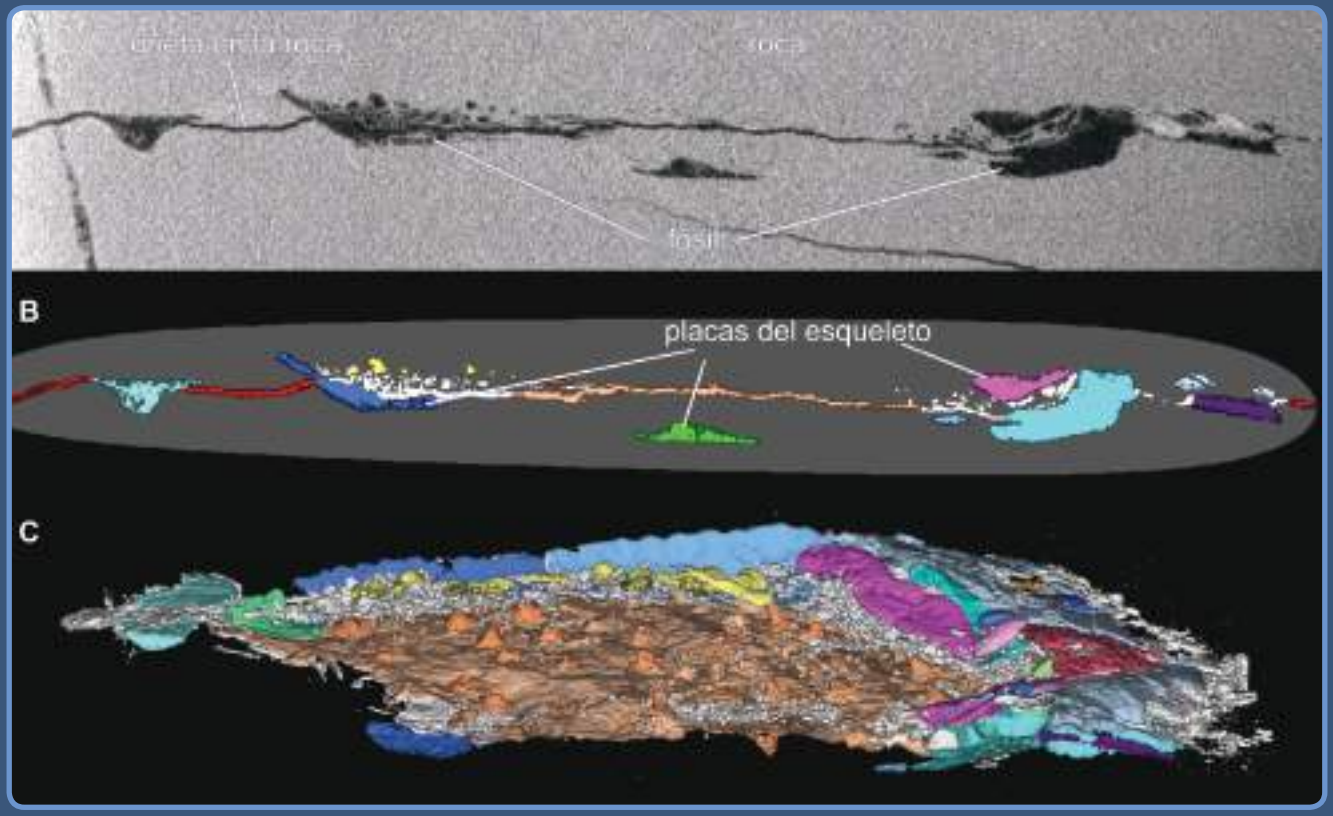


Figura i. Proceso de reconstrucción 3D. A, Imagen de una de las radiografía tomadas con el escáner CT de *Ctenoimbricata*. B, Interpretación digital de varios elementos anatómicos realizada con el ordenador. C, Reconstrucción parcial 3D en posición lateral mostrando en sección la imagen B.

En ellos la calcita original ha quedado disuelta dejando un hueco que suele estar relleno por óxidos de hierro dando al fósil un aspecto amarillo-naranja muy característico (Figura 11A). Tras eliminar dicho óxido con tratamientos químicos es necesario hacer réplicas con látex que reproducen fielmente la anatomía del fósil. La réplica de *Ctenoimbricata* (Figura 11B) mostró parte de su morfología pero pronto nos dimos cuenta de que una parte importante quedaba oculta en la roca y era imposible de observar con técnicas tradicionales. Por ello, decidimos realizar una tomografía computarizada de alta resolución en un escáner CT de rayos X (ver *Escaneando* Ctenoimbricata), una técnica novedosa que permite ver lo que queda oculto en el interior de la roca.

El escáner CT reveló que *Ctenoimbricata* fue un animal pequeño (20 mm de largo), con forma de disco, parte anterior y posterior bien reconocidas y un esqueleto con elementos simétricos dispuestos a izquierda y derecha, es decir, presentaba una disposición bilateral de los elementos anatómicos (Figura 12). El cuerpo se encontraba rodeado por una serie de placas de mayor tamaño que formaba un anillo marginal. Esta parte consistía en cuatro elementos situados en la parte anterior y que contribuyeron a la estructura alimenticia (ctenidio), cuatro elementos a cada lado y uno cerrando el anillo por la parte posterior (Figura 12G). El anillo estaba sellado por dos membranas situadas en la parte superior e inferior y que cubrían los principales órganos vitales.

Figura 11. A, Fósil de *Ctenoimbricata* conservado como molde natural parcialmente relleno de óxidos de hierro. B, Réplica en látex mostrando algunos detalles anatómicos.

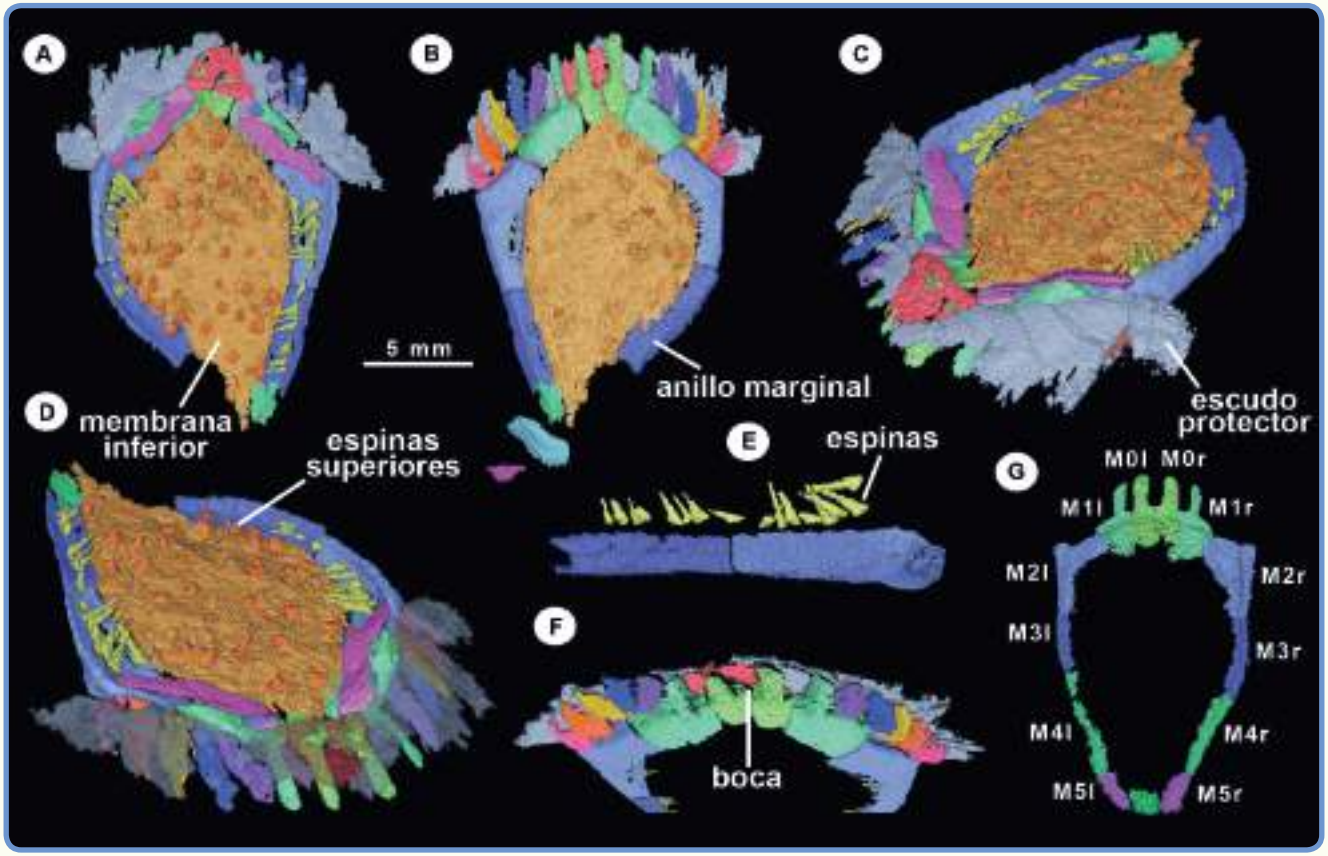


Figura 12. Reconstrucción 3D de *Ctenoimbricata* basada en los datos de microtomografía computarizada. Los diferentes colores representan partes distintas del esqueleto. El ejemplar G muestra una marcada simetría bilateral en la estructura del esqueleto que forma el anillo marginal y unos ejes bien definidos.

En la parte frontal existía una gran boca bordeada por las placas marginales anteriores y cubierta dorsalmente por una especie de escudo, a modo de tejado, formado por placas planas e imbricadas. Seguramente, este tipo de estructura protegía la zona donde se encuentran la boca y las estructuras relacionadas con la alimentación. La parte ventral anterior estaba formada por 14 elementos puntiagudos. Los cuatro centrales eran extensiones de las placas marginales mientras que el resto eran elementos libres y que articulaban en la parte exterior del anillo marginal. Estos elementos tenían forma de cuchillo y se solapaban distalmente. Su función era realizar movimientos laterales para rastrillar el fondo marino y poner partículas en suspensión que eran ingeridas por el animal. El ano se situaba en la parte posterior sobre la membrana dorsal.

Ctenoimbricata muestra uno de los sistemas defensivos más antiguos conocidos en un equinodermo. El anillo marginal estaba rodeado dorsalmente de largas espinas que disminuían de tamaño hacia la parte posterior y la membrana dorsal presentaba espinas más pequeñas en forma de botón (Figura 13).

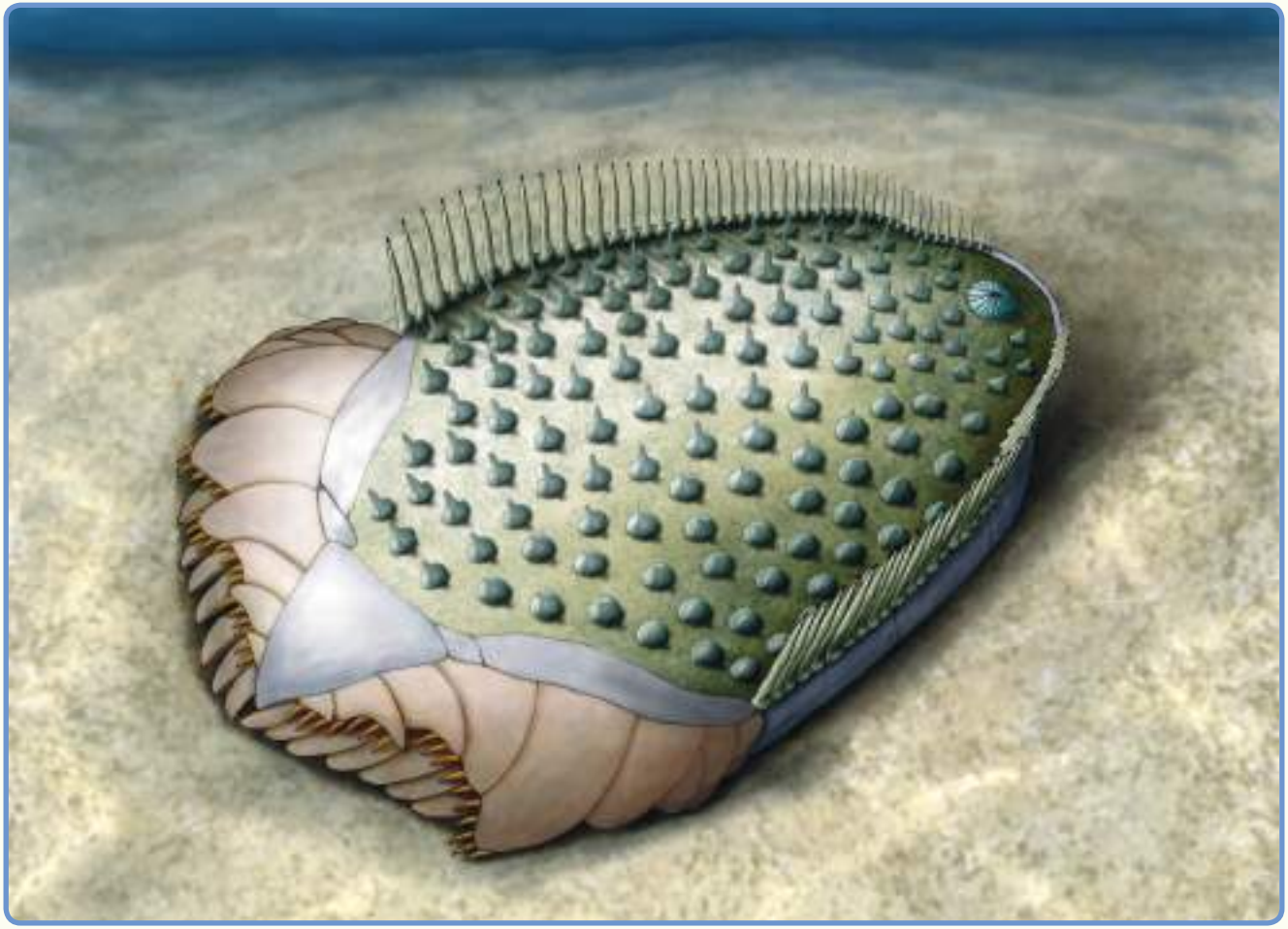


Figura 13. Reconstrucción de *Ctenoimbricata* en vida.

Importancia de *Ctenoimbricata* en la evolución de los equinodermos

Ctenoimbricata es un fósil excepcional. Es un equinodermo pero muy diferente a cualquier forma actual. Presenta esqueleto de calcita estereómica que ha quedado disuelto durante los procesos geológicos. Aunque no tenemos evidencia de su composición química exacta sabemos cómo fue su morfología. Los elementos del esqueleto se disponían de forma simétrica con un claro lado derecho y otro izquierdo, una boca anterior y un ano posterior. Este animal presentó claramente ejes antero-posterior, dorso-ventral e izquierdo-derecho, al igual que otros animales, pero al contrario que la mayoría de equinodermos. Además carecía de sistema vascular acuífero dispuesto en radios, una característica típica de los equinodermos actuales.

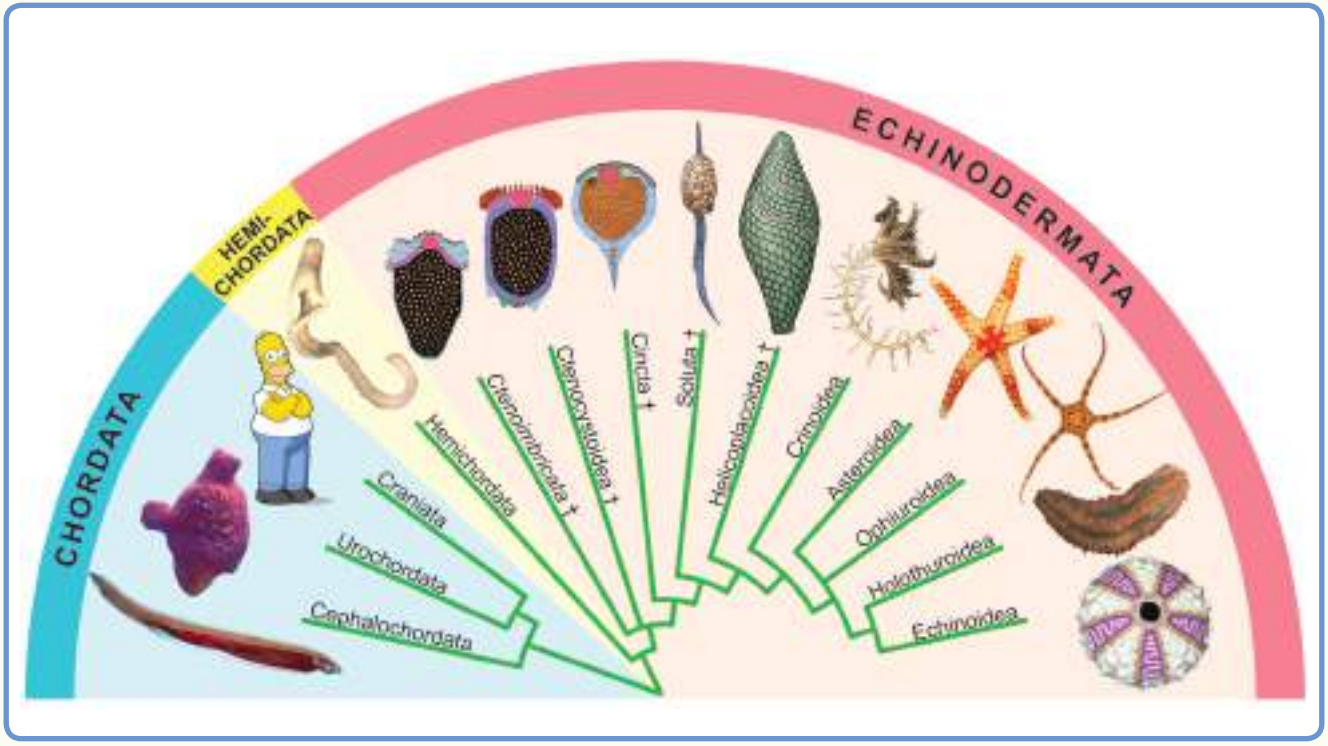


Figura 14. Árbol evolutivo de los principales grupos de deuteróstomos que muestra la posición filogenética de *Ctenoimbricata* en la base. Las cruces indican que los grupos son conocidos sólo por fósiles.

Esta es la primera evidencia tangible de cómo era el ancestro bilateral de los equinodermos pentarradiados. Sabíamos, gracias a las evidencias filogenéticas y el desarrollo ontogenético, que dicho animal existió (Peterson *et al*., 2000) pero *Ctenoimbricata* representa la prueba fósil de ello. Gracias a dicho hallazgo podemos saber cómo eran y cómo vivían los equinodermos justo al principio de su historia evolutiva. Estas formas bilaterales eran bentónicas y sedentarias pero no se fijaban al sustrato y quizás eran capaces de moverse distancias cortas mediante la expulsión de agua a presión, al igual que las vieiras actuales. No eran depredadores como las estrellas de mar sino que eran comedores de detritos y que dragaban corrientes de agua cargadas de sedimento con el ctenidio y capturaban las partículas nutritivas. Ya que vivían apoyados sobre el sustrato es muy posible que movimientos coordinados de las placas del ctenidio rastrillaran el suelo poniendo el sedimento en suspensión. El agua junto con el sedimento era ingerido por la boca, filtrado en el interior del cuerpo y posteriormente el residuo era expulsado por la misma cavidad. Este tipo de alimentación es característico de otros miembros de los deuteróstomos, como algunos cordados y hemicordados, y un sistema análogo se observa actualmente en los tunicados. Nuestro nuevo fósil proporciona evidencias de que los primeros equinodermos filtraban el sedimento en busca de alimento y de que muchas de las estrategias alimenticias que vemos hoy en día evolucionaron con posterioridad. Este tipo de alimentación es, además, la que tuvieron los deuteróstomos más primitivos.

Nuestro hallazgo proporciona datos importantes acerca de cómo se originó el plan corporal de los equinodermos modernos. Fósiles como el de *Ctenoimbricata* ayudan a reconstruir los pasos que siguieron los equinodermos hasta que adquirieron la simetría pentámera. Al comparar la morfología de *Ctenoimbricata* y la de un pequeño número de otras especies cámbricas sabemos que los equinodermos desarrollaron primero su esqueleto de calcita, después el sistema vascular acuífero y al final la simetría pentámera (Figura 14). Esta transformación radical de una forma bilateral a otra radial comenzó cuando las larvas empezaron a fijarse al sustrato, un proceso que necesitó una rotación de los ejes del cuerpo que todavía hoy observamos en los crinoideos. Mientras que *Ctenoimbricata* y otros equinodermos primitivos carecían de sistema vascular acuífero y vivían libres sobre el fondo, muchos, si no todos los equinodermos radiales del Cámbrico (como helicoplacoideos y helicocistoideos), se fijaban al sustrato. El registro fósil proporciona la evidencia más robusta de cómo y por qué los equinodermos se alejaron tanto desde la condición bilateral ancestral presente en otros grupos de animales.

Conclusiones

El Cámbrico fue un periodo fascinante para la historia de la vida y sus rocas proporcionan las claves de cómo los animales complejos empezaron a dominar nuestro planeta. España presenta algunos de los afloramientos cámbricos más completos de Europa y los fósiles son abundantes y están bien conservados proporcionando a los científicos una oportunidad excelente para entender como algunos animales vivieron en el margen occidental de Gondwana. Los fósiles de equinodermos son muy diversos en las rocas cámbricas de Aragón, especialmente en las que afloran en el Parque Natural del Moncayo, cerca de la pequeña localidad de Purujosa. Un fortuito golpe de martillo propició el descubrimiento de *Ctenoimbricata spinosa*, el equinodermo más primitivo conocido. Aunque su conservación era excepcional, fue necesario el empleo de tecnología sofisticada para su estudio. Se empleó un escáner CT para visualizar las partes que quedaban ocultas en la roca y reconstruir su morfología tridimensional. *Ctenoimbricata* fue un equinodermo bilateral cuyo plan corporal se asemeja más al nuestro que al de cualquier otro equinodermo. Este fósil proporciona la primera evidencia tangible de cómo eran y vivían los equinodermos justo al principio de su historia evolutiva, cuando se separaron de otros linajes de deuteróstomos y empezaron a explorar un nuevo plan corporal pentámero.

Agradecimientos

Agradecemos enormemente el apoyo técnico de Isabel Pérez (Universidad de Zaragoza) durante la preparación de las figuras. Jean-Bernard Caron (Royal Ontario Museum), Mark Bell (University College, London), Bertrand Lefebvre (Université de Lyon-CNRS) y Ron Parsley (Tulane University) han proporcionado algunas fotos de este manuscrito. Samuel Zamora está financiado por un contrato Ramón y Cajal (RYC-2012-10576) del Ministerio Economía y Competitividad (España). Imran A. Rahman está financiado por un contrato de investigación de la 1851 Royal Commission.

Referencias

Bottjer, D.J., Davidson, E.H., Peterson, K.J. & Cameron, R.A. (2006). Paleogenomics of echinoderms. *Science*. 314 (5801), 956–960. doi:10.1126/science.1132310

Briggs, D.E.G. & Fortey, R.A. (2005). Wonderful strife: systematics, stem groups, and the phylogenetic signal of the Cambrian radiation. *Paleobiology*. 31 (2), 94–112. doi:10.1666/0094-8373(2005)031[0094:WSSSGA]2.0.CO;2

Budd, G.E. & Jensen, S. (2000). A critical reappraisal of the fossil record of the bilaterian phyla. *Biological Reviews*. 75 (2), 253–295. doi:10.1111/j.1469-185X.1999.tb00046.x

Conway Morris, S. (2006). Darwin's dilemma: the realities of the Cambrian 'explosion'. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*. 361 (1470), 1069–1083. doi:10.1098/rstb.2006.1846

Darwin, C.R. (1859). *On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life*. John Murray, London.

Haeckel, E. (1866). *Generelle Morphologie der Organismen. Allgemeine Grundzüge der organischen Formen-Wissenschaft, mechanisch begründet durch die von Charles Darwin reformirte Descendenz-Theorie*. Georg Reimer, Berlin.

Esteve, J., Hughes, N.C. & Zamora, S. (2011). Purujosa trilobite assemblage and the evolution of trilobite enrollment. *Geology*. 39 (6), 575–578. doi:10.1130/G31985.1

Erwin, D.H., Laflamme, M., Tweedt, S.M., Sperling, E.A., Pisani, D. & Peterson, K.J. (2011). The Cambrian conundrum: early divergence and later ecological success in the early history of animals. *Science*. 334 (6059), 1091–1097. doi:10.1126/science.1206375

Mergl, M. & Zamora, S. (2012). New and revised occurrences of rhynchonelliformean brachiopods from the middle Cambrian of the Iberian Chains, NE Spain. *Bulletin of Geosciences*. 87 (3), 571–586.

Paul, C.R.C. & Smith, A.B. (1984). The early radiation and phylogeny of echinoderms. *Biological Reviews*. 59 (4), 443–481. doi:10.1111/j.1469-185X.1984.tb00411.x

Peterson, K.J., Arenas-Mena, C., Davidson, E.H. (2000). The A/P axis in echinoderm ontogeny and evolution: evidence from fossils and molecules. *Evolution and Development*. 2 (2), 93–101. doi:10.1046/j.1525-142x.2000.00042.x

Rahman, I.A. (2009). Making sense of carpoids. *Geology Today*. 25 (1), 34–38. doi:10.1111/j.1365-2451.2009.00703.x

Rahman, I.A. & Zamora, S. (2009). The oldest cinctan carpoid (stem-group Echinodermata) and the evolution of the water vascular system. *Zoological Journal of the Linnean Society*. 157 (2), 420–432. doi:10.1111/j.1096-3642.2008.00517.x

Romanes, G.J. (1892). *Darwin, and After Darwin. An Exposition of the Darwinian Theory and a Discussion of Post-Darwinian Questions*. Open Court, Chicago.

Smith, A.B. (2005). The pre-radial history of echinoderms. *Geological Journal*. 40 (3), 255–280. doi:10.1002/gj.1018

Smith, A.B. (2008). Deuterostomes in a twist: the origins of a radical new body plan. *Evolution and Development*. 10(4),492–502.doi:10.1111/j.1525-142X.2008.00260.x

Smith, A.B. & Zamora, S. (2013). Cambrian spiral-plated echinoderms from Gondwana reveal the earliest pentaradial body plan. *Proceedings of the Royal Society B*. 280 (1765). doi:10.1098/rspb.2013.1197

Smith, A.B., Peterson, K.J., Wray, G. & Littlewood, D.T. (2004). From bilateral symmetry to pentaradiality: the phylogeny of hemichordates and echinoderms. In: Cracraft, J. & Donoghue, M.J. (eds.) *Assembling the Tree of Life*. Oxford University Press, New York. Pp. 365–383.

Sprinkle, J. (1992). Chapter 11. Radiation of Echinodermata. In: Lipps, J.H. & Signor, P.W. (eds.) *Origin and Early Evolution of the Metazoa* Plenum Press, New York. Pp. 375–398.

Swalla, B.J. & Smith, A.B. (2008). Deciphering deuterostome phylogeny: molecular, morphological and palaeontological perspectives. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B*. 363 (1496), 1557–1568. doi:10.1098/rstb.2007.2246

Ubaghs, G. (1975). Early Palaeozoic echinoderms. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*. 3, 79–98. doi:10.1146/annurev.ea.03.050175.000455

Wacey, D., Menon, S., Green, L., Gerstmann, D., Kong, C., McLoughlin, N., Saunders, M. & Brasier, M. (2012). Taphonomy of very ancient microfossils from the ~3400 Ma Strelley Pool Formation and ~1900 Ma Gunflint Formation: new insights using a focused ion beam. *Precambrian Research*. 220–221, 234–250. doi:10.1016/j.precamres.2012.08.005

Zamora, S. (2010). Middle Cambrian echinoderms from North Spain show echinoderms diversified earlier in Gondwana. *Geology*. 38 (6), 507–510. doi:10.1130/G30657.1

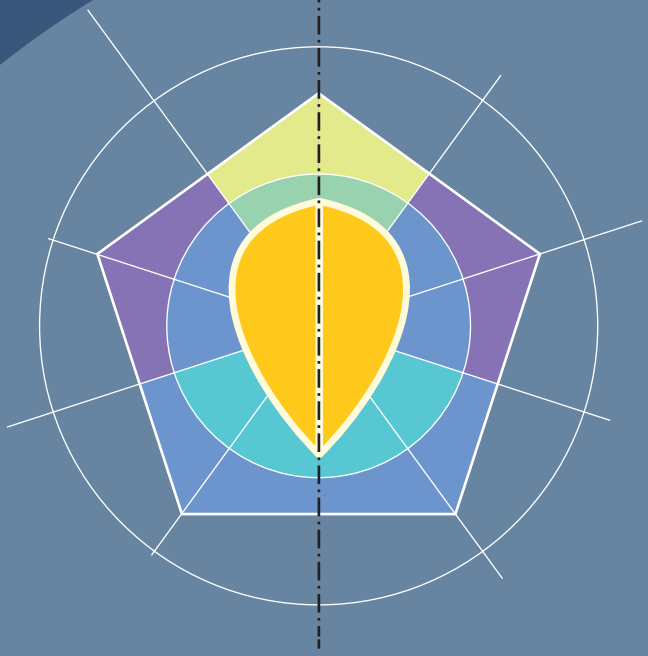
Zamora, S. & Rahman, I.A. (2009). Fósiles virtuales cámbricos del Parque Natural del Moncayo. *Naturaleza Aragonesa*. 23, 12–20.

Zamora, S. & Smith, A.B. (2010). The oldest isorophid edrioasteroid (Echinodermata) and the evolution of attachment strategies in Cambrian edrioasteroids. *Acta Palaeontologica Polonica*. 55 (3), 487–494. doi:10.4202/app.2010.0012

Zamora, S. & Smith, A.B. (2012). Cambrian stalked echinoderms show unexpected plasticity of arm construction. *Proceedings of the Royal Society B*. 279 (1727), 293–298. doi:10.1098/rspb.2011.0777

Zamora, S., Gozalo, R. & Liñán, E. (2009). Middle Cambrian gogiids (Eocrinoidea, Echinodermata) from Northeast Spain: taxonomy, palaeoecology and palaeogeographic implications. *Acta Paleontologica Polonica*. 54 (2), 253–295. doi:10.4202/app.2008.0010

Zamora, S., Rahman, I.A. & Smith, A.B. (2013). The ontogeny of cinctans (stem-group Echinodermata) as revealed by a new genus, *Graciacystis*, from the middle Cambrian of Spain. *Palaeontology*. 56 (2), 399–410. doi:10.1111/j.1475-4983.2012.01207.x



A Cambrian bilateral ancestor for pentaradial echinoderms

Samuel Zamora, Imran A. Rahman and Andrew B. Smith

Authors

Samuel Zamora studied geology at the University of Zaragoza, Spain, graduating in 2004. He completed his PhD in 2009 at the same university, studying Cambrian echinoderms from North Spain. His doctorate was awarded the maximum score possible (Cum Laude) and won the Best Science Thesis prize from the Faculty of Sciences. During 2010–2012, he spent two years working as a postdoc at the Natural History Museum, London, where he was trying to understand how echinoderms developed a pentaradial body plan from a bilateral ancestor. In 2013, he was awarded a Postdoctoral Fellowship at the Smithsonian Institution National Museum of Natural History, and he was based in Washington D.C., USA for one year. He currently works at the Spanish Geological Survey funded by a Ramón y Cajal grant and he is Research Collaborator at the Smithsonian Institution. Samuel has been interested in fossils and geology since he was a child, and he is experienced in finding all kinds of fossils from rocks of any age. He has published extensively on the morphology and evolutionary relationships of a broad range of Cambrian and Ordovician echinoderms from all over the world. He is also strongly committed to public engagement activities, and has participated in a range of conferences and exhibitions related to palaeontology.

Imran A. Rahman is a palaeontologist at the University of Bristol, UK. He completed an undergraduate degree in palaeobiology at University College London in 2005 and obtained a PhD in palaeontology at Imperial College London in 2009. Subsequently, he worked briefly as a postdoc at the University of Manchester, before undertaking a NERC Postdoctoral Research Fellowship on echinoderm palaeobiology, which was split between the University of Birmingham and the University of Bristol. He is currently based at the University of Bristol and holds a Research Fellowship from the Royal Commission for the Exhibition of 1851. The focus of this fellowship is the form, function and evolution of early fossil echinoderms; Imran uses a wide range of interdisciplinary techniques – including X-ray imaging, 3-D printing and computer modelling – to better understand echinoderm ancestry, with implications for the emergence of animals more generally. He is co-founder and co-editor of the popular science website Palaeontology [online].

Andrew Smith is a palaeobiologist interested in the systematics and evolutionary history of echinoderms. He is Scottish by birth and studied geology at Edinburgh University then biology at Exeter University. After a post-doctoral stint in the Geology Department of Liverpool University working on primitive fossil echinoderms he took up a position at the Natural History Museum where he worked for 30 years as the resident echinoderm specialist before retiring in 2012. He is an expert on the fossil record of sea urchins and their extinct relatives, and studies large-scale evolutionary processes, especially diversification and extinction in the sea. His work ranges from using molecular systematics to investigate relationships among the major groups of living echinoderms, to investigating their earliest fossil record. He is the creator and editor of a comprehensive website directory for all the higher taxa of sea urchins, the Echinoid Directory. He has received many awards for his research from both the geological and zoological communities and is an elected fellow of both the Royal Society and Royal Society of Edinburgh.

How did we meet?

Samuel first met Imran while studying for his PhD nearly a decade ago. During a short visit to London in 2005, a senior and now retired researcher at the Natural History Museum, London, Dick Jefferies, encouraged him to work with Imran on primitive echinoderms, saying: "You two should work together, you are both young and will understand each other better than an old man like me!". At the time Imran had just started a PhD at Imperial College London, the focus of which was using X-ray imaging to produce three-dimensional (3-D) reconstructions of fossil echinoderms. They published their first paper together on an important fossil from the Moncayo Natural Park, Spain in 2009 (Rahman *&* Zamora, 2009) and have written many others since. They share a common appreciation of British pubs and beer, finding this an ideal place to share ideas about echinoderms.

Around the same time, Andrew was working predominantly on the evolution of echinoids; however, in 2005 he published a paper on the pre-radial history of echinoderms, in which he emphasized that the infamous fossil carpoids were primitive echinoderms, rather than derived taxa (or primitive chordates). After reading this paper, Samuel decided to contact Andrew – he was delighted to read that someone else agreed with his thoughts on the origin of echinoderms, and he was inspired by Andrew's ideas. They soon arranged a meeting in London to collaborate on the description of a new fossil from North Spain. They have been working together ever since, and Samuel spent two years in London for his first postdoc under Andrew's supervision. One of their favourite projects involved a trip to Morocco funded by National Geographic to look for fossils that revealed the origin of echinoderms in that part of the world. While most people go to Morocco to collect giant trilobites, Andrew and Samuel were the most atypical collectors; with their knees on the floor and eyes ten centimetres above the rocks, they examined the rock layers at temperatures of 40 °C, trying to locate Cambrian fossil echinoderms that had passed unseen by most other fossil collectors.

Samuel, Imran and Andrew collaborated together to produce the paper that won this edition of the Paleonturologia prize. In 2011, they combined an important fossil collected by Samuel in the Moncayo Natural Park, with the expertise of Andrew on the evolution of echinoderms and the ability of Imran to reconstruct fossils in 3D to provide the first fossil evidence that the earliest echinoderms were bilateral and not radial.

Introduction

Starfish must be the most easily recognizable animal that a casual observer is likely to encounter on a visit to the beach. With their five radiating arms emanating from a central disc (Fig. 1) they have a shape that is strikingly different from that of other animals that move about over the sea floor. Whereas worms, shrimps and fishes have a bilateral, or mirror-plane, symmetry with a clear front and back and with left and right sides that are mirror images of each other, starfish have what is called pentaradial, or five-fold, symmetry: the animal is composed of five identical, serially repeated parts arranged radially around the centre, and there is no obvious front or back, nor any unique plane of bilateral symmetry. Adult echinoderms therefore have no clear anterior-posterior (front-back) axis, no dorso-ventral (upper-lower) axis and no obvious left-right axis (Peterson *et al*., 2000). Even the animals themselves appear confused over which way they should progress. If you look carefully, a starfish will first lead with one of its five arms, but then simply switch to lead with a different arm when it wants to change direction.

Page 13

Figure 1. The morphology of echinoderms compared with other deuterostomes. The starfish (A) and sea urchin (B) are typical echinoderms and both clearly show the characteristic pentaradial symmetry that distinguishes all living echinoderms. By contrast, the acorn worm (a hemichordate) (C) and the lizard (a chordate) (D) have a bilateral body plan with a clear anterior-posterior axis and left and right sides that are mirror images of each other.

Starfish are members of the phylum Echinodermata, a large and important group of marine invertebrate animals that also includes such well known forms as the sea urchins, brittle stars and sea cucumbers (see *The five echinoderm classes*). There are approximately 10,000 living species of echinoderm, classified into five major groups: the starfish (Asteroidea), brittle stars (Ophiuroidea), sea urchins and sand dollars (Echinoidea), sea cucumbers (Holothuroidea) and feather stars and sea lillies (Crinoidea). Starfish are slow-moving predators that typically turn their stomach inside out to envelope and digest their prey and live mouth-down on the sediment. Ophiuroids are fast-moving predators with powerful jaws. Their slender, muscular arms are flexed snake-like to propel the animal quickly over the sea floor. Sea urchins are primarily algal grazers or deposit feeders, consuming organic matter on the sea floor, and have a formidable array of spines that deter potential predators. Sea cucumbers are either deposit or suspension feeders, capturing the small organic particles settled on the surface of the sediment or suspended in the water column, while sea lillies are exclusively suspension feeders, using their cone-shaped fan of tentacles to sweep fine organic particles from the water column.

The five echinoderm classes

Crinoids. Crinoids are the least diverse of the five echinoderm classes, with just some 600 extant species, although they were very much more diverse in the geological past. They are sister group to all other echinoderms and still retain a rather primitive development which includes obligate fixation during metamorphosis. Unlike other echinoderms, which

live with their mouth facing down towards the sea floor, crinoids live mouth-upwards and filter feed using their highly developed network of arms. A typical stalked crinoid has a long stem, long branched arms that form a parabolic filtration fan, and a remarkably small body in which the digestive organs are enclosed. All crinoids are passive suspension feeders, using their network of arms and tube-feet to filter organic material from sea water.

Asteroids. Asteroids are free-living and move over the sea floor with their mouth facing downwards. There are some 1750 extant species; a typical starfish has five arms emerging from a small, often poorly defined, central body, although some can have as many as 20 arms. They are mostly predators feeding on sedentary organisms. Starfish move with rigid arms, using their tube-feet to pull themselves over the sea-floor and up inclined surfaces. Asteroids first emerged at the start of the Ordovician.

Ophiuroids. Ophiuroids are highly active epifaunal predators or suspension feeders that live mouth down. They have a small disc-like body and long whip-like arms that they use for locomotion, moving in a snake-like fashion propelled by sinuous movements of their arms. They are the most diverse of the five classes of echinoderm with over 2200 extant species and are at their most diverse at bathyal depths in outer shelf and continental slope environments. Ophiuroids first appear at the start of the Ordovician.

Holothurians. Holothurians have the least skeletalized and most highly flexible body of any echinoderm, with calcite ossicles typically reduced to microscopic elements embedded in a thick dermis. There are some 2000 extant species. They typically have a thick, cylindrical body with a ring of tentacles surrounding the mouth at one end. They are slow moving, slug-like, detritus and suspension filter feeders. Most live epifaunally although some groups burrow and one spends much of its time swimming. Holothurians occur widely, are a dominant component of the deep-sea fauna and are responsible for massive amounts of sediment reworking. Their fossil record is very incomplete and largely comprises their isolated body wall spicules.

Echinoids. Echinoids are the most commonly encountered of the echinoderm classes with some 850 extant species. They have a rigid shell, or test, which is covered in a dense array of spines and are either pentaradially symmetrical (regular echinoids) or have a secondary bilateral symmetry (irregular echinoids). Inside the test is a complex jaw apparatus with five teeth that meet vice-like at their tips. The group has a rich fossil record extending back some 450 million years. All regular echinoids live epifaunally moving over the sea floor using their spines and their suckered tube feet to climb and cling onto hard surfaces. In high-energy coastal habitats they are crevice dwellers, or live in borings. They are predators on sessile organisms or are algivores using their lantern to bite and rasp at algae or other encrusters. Irregulars are primarily deposit feeders and many live buried within the sediment.

All five classes of echinoderm have body plans, or "blueprints", that are constructed with a pentaradial organization, although in some groups it is less obvious than in others (Smith *et al*. 2004). In both starfishes (Asteroidea) and brittle stars (Ophiuroidea) the pentaradial form is obvious (Fig. 2B,D), although a small minority of species have more than five arms. In sea urchins the pentaradial pattern is also clearly evident from the radiating pattern of plates

that make up their skeleton (Fig. 2C). Sea cucumbers at first glance look very worm-like (Fig. 2E), but their pentaradiality is evident from the five-fold pattern of radiating tentacles that surround the mouth. Similarly, the five-fold symmetry in sea lillies (Fig. 2A) is not immediately apparent until you study their skeleton in detail and find a pentaradiate signal everywhere from the shape of the ossicles in the stalk to the arrangement of tentacles around the mouth.

Page 14

Figure 2. The five extant echinoderm classes. (A) A stalked sea lily (crinoid). (B) A starfish (asteroid). (C) A sea urchin (echinoid). (D) A brittle star (ophiuroid). (E) A sea cucumber (holothurian).

Echinoderms share a number of other unique features that set them apart from all other animals. They have a skeleton of plates that are embedded underneath their skin and which often bear articulated spines. These plates are made of calcium carbonate (calcite) and do not appear unusual until you examine their structure under a microscope and discover that it has the form of an open meshwork of rods (Fig. 3). This type of skeletal organization, termed stereom, is found in no other animal group and occurs in even the earliest fossil echinoderms (Bottjer *et al*., 2006). This multi-element skeleton also has the advantage that it provides a wealth of features that are important for the accurate reconstruction of the evolutionary relationships of species. A second important feature shared by all echinoderms is that they all have a system of fluid-filled tubes and tentacles called the water vascular system. The external elements are termed tube feet (Fig. 4) and they are arranged into zones called ambulacra; these structures are incredibly important to the animal, being used to capture food particles and for getting oxygen into the body, as well as playing a role in locomotion and adhesion. The echinoderm water vascular system is unusual in that it develops from elaboration of a single U-shaped body cavity that forms around the mouth. Echinoderms also have a very simple nervous system with no central plexus or brain for co-ordination.

Page 16

Figure 3. Structure of the echinoderm skeleton. (A) The skeleton of a sea urchin here seen to be composed of many calcite plates that fit tightly together. (B) Detail of the surface of a single plate under a scanning electron microscope showing the porous nature of its skeleton. (C) High-powered magnification of a small area of an echinoderm plate showing the mesh-like structure (stereom) that is characteristic of the skeletons of both modern and fossil echinoderms.

Page 17

Figure 4. Modern sea urchin (A) and detail of the tube feet extending through its spine canopy (B).

All of these features set echinoderms apart from other animals, yet we know from studying their DNA that they must have evolved from typical bilateral ancestors (Smith *et al*., 2004; Swalla & Smith, 2008). Analysis of their DNA shows that they represent a branch of life lying within the great group Deuterostomia, bilaterian animals that include both vertebrates like ourselves and the worm-like hemichordates (Fig. 1). Because all the close relatives of echinoderms are exclusively bilaterally symmetrical, their pentaradial organization must be an evolutionary novelty. This deduction is confirmed by examining the development of echinoderms (Smith, 2008). Members of all five echinoderm groups begin life as a bilaterally symmetrical larva that is free-living and suspension feeds in the plankton. However, after a few weeks of life have passed a strange metamorphosis begins in which the larval body is resorbed and the pentaradial adult starts to emerge from a cluster of cells in the side of the larval body (Fig. 5B). By contrast, their closest relatives, the worm-like enteropneusts or acorn worms, undergo a normal development in which a bilateral larva passes without significant modification into a bilateral adult (Fig. 5A). The developmental transformation seen in echinoderms can be thought of as representing a highly condensed recapitulation of their evolutionary transformation from bilaterian ancestor to pentaradial descendent (see *Does ontogeny recapitulate phylogeny?*).

Page 18

Figure 5. Comparison of the developmental pathways in echinoderms and hemichordates. (A) Development of hemichordates is direct and occurs through continuous growth that begins with a bilateral larva and ends in a bilateral adult. (B) Echinoderm development is dramatically different and involves metamorphosis, starting with a bilateral larva and ends in a pentaradial adult. Source: Smith (2008).

Does ontogeny recapitulate phylogeny?

If you examine the early developmental stages of different vertebrate species, it is striking how alike they are (Fig. i). For example, chick and human embryos pass through a stage where they have grooves in their neck that are similar to the gill slits of fish, even though these structures are not present in adult chickens and humans. The German biologist Ernst Haeckel famously took this as evidence of their shared ancestry; chickens and humans had a fish-like ancestor. Haeckel's idea – which he formulated in the mid to late 1800s and is termed ontogeny recapitulates phylogeny, or simply recapitulation theory – states that during their development, derived species pass through stages that resemble the adults of more primitive species, representing successive stages in their evolution. If true, this would mean that we could use the development of modern species to directly infer their evolutionary history and relationships; however, this theory has been largely discredited, with scientists pointing out that while the early embryonic stages of a species can resemble the embryos of related species, they are not at all like the adults of these species.

Today, the exact relationship between ontogeny and phylogeny remains unclear, yet investigating development in order to better understand evolution is an important focus in evolutionary biology. For instance, by studying the genes involved in the development of living species, it is possible to reconstruct the evolution of development in the fossil record (Smith, 2008). Moreover, morphological changes that are observed in the fossil record sometimes hint at ontogenetic transformations that occur during the development of modern groups. Such is the case in echinoderms, where primitive fossil forms with distinctive morphologies evolved in an order that approximates the developmental sequence of living species.

Figure i. Representation of Ernst Haeckel's recapitulation theory, showing the similarity between the embryos of different vertebrate species. I–III represent successive developmental stages. Note that the accuracy of Haeckel's drawings is debated by scientists. Source: Romanes (1892).

Evolutionary biologists are currently very interested in trying to understand how major new body plans arose during evolution, and because no other group of bilaterians has departed so radically from the ancestral bilaterian body plan, echinoderms are an ideal group in which to study this process. Yet, despite the strong evidence to suggest that echinoderms must have been bilateral at an early stage in their evolution, the fossil evidence of this part of their evolutionary history has been completely lacking until now. This is a little surprising as echinoderms have left a rich record in the rocks since they first appeared some 525 million years ago. Their plated skeleton fossilizes readily and at least an order of magnitude more fossil species than living species have been recorded in the rock record. The vast majority of these are pentaradiate in form, showing that this body plan came to dominate at a very early stage. However, there are some very ancient and peculiar extinct forms that have a stereom skeleton but which have neither pentradial symmetry nor an obvious water vascular system, and which are therefore prime candidates for being primitive pre-radiate echinoderms. Among them is the newly discovered fossil *Ctenoimbricata spinosa*, the first echinoderm that can be said to have true bilateral symmetry. It is this fossil which we were lucky enough to discover (see *How was* Ctenoimbricata *discovered?*), and which forms the subject of the paper by Zamora *et al.* (2012). However, before we discuss this exciting fossil, we'll first introduce the time period it comes from – the Cambrian – together with some of the important events that occurred during this period.

How was *Ctenoimbricata* discovered?

The small village of Purujosa lies in the northern most part of the Iberian Chains within the Moncayo Natural Park (Zaragoza, Spain). Samuel discovered echinoderm fossils in the Cambrian outcrops around Purujosa for the first time when he was an undergraduate student. Some amateur collectors and he were visiting the area in the year 2000 based on earlier reports by some German researchers and a local geological map. Samuel was astonished to find that there were complete trilobites spread everywhere – this was clearly an important and highly fossiliferous site that nobody knew about. He realized the importance of the place and brought a selection of fossils to show to Professor Eladio Liñán, an expert in trilobites at the University of Zaragoza. Professor Liñán was fascinated by the finds and proposed that Samuel should work on this outcrop and its fauna for his undergraduate project. Samuel accepted and began mapping the area and measuring stratigraphic sections. As he started splitting the rocks, he began to find fossil echinoderms, in greater abundance and better preserved than in any other part of Spain. Over the succeeding years, Samuel has carried out several professional excavations in the area funded by the Government of Aragón, collecting thousands of fossils, including trilobites (Esteve *et al*. 2011), brachiopods (Mergl & Zamora, 2012), sponges and echinoderms (Rahman & Zamora, 2009; Zamora, 2010; Zamora & Rahman, 2009; Zamora & Smith 2010; 2012; Zamora *et al*. 2009, 2013), among others (Fig. i). Hunting fossils in the Cambrian is not easy – rocks are hard and fossils, even here, are uncommon and often squashed flat and difficult to recognize. The most effective way to collect fossils is to extract large slabs of rock that are later carefully split into smaller pieces along planes of weakness, keeping both part and counterpart of any fossil discovered (Fig. ii).

One level at the base of the Murero Formation composed of green-yellow shales provided the first fossil of *Ctenoimbricata*. Despite further extensive excavation at this locality, only one other specimen of this species has so far been discovered, indicating how rare it is compared with other fossils such as trilobites and brachiopods. Although when first collected the fossil seemed to be rather poorly preserved because it was coated with iron oxides, it was clearly an important find and very different from any other Cambrian echinoderm. However, it was only after careful cleaning and preparation in the laboratory that the true importance and significance of the fossil started to become apparent.

Figure i. Fossils collected from the Murero Formation in Purujosa, Spain. (A) Trilobite (*Eccaparadoxides pradoanus*). (B) Echinoderms (*Ceratocystis* sp.). (C) Brachiopod (*Brahimorthis alvaroi*).

Figure ii. Extraction of blocks during the excavation process.

The Cambrian Explosion of Animals

The Cambrian spans the time from around 541 million to 485 million years ago, hundreds of millions of years before the first dinosaurs. This geological time period (see *The Geological Time Scale*) was named after *Cambria*, the classical name for Wales, by the English geologist Adam Sedgwick based on work he had done on the rocks of central Wales in the early 1830s. The Cambrian world was quite unlike the modern one, with most continental landmasses concentrated in the southern hemisphere, near the equator (Fig. 6). This included Gondwana (a grouping of today's southern continents, notably western Europe, Africa and South America), Laurentia (most of present-day North America), Baltica (Scandinavia and Eastern Europe) and Siberia. The Earth's climate was probably fairly mild during the period, with no significant ice

at the poles, and sea levels were generally high. Life was also very different to today, with the vast majority of species living in the oceans, rather than on land.

Page 21 Figure 6. The Earth's continents during the Cambrian.

The Geological Time Scale

One of the most important undertakings in the history of geology was to devise a formal chronology, from oldest to youngest, of all the rocks on Earth. This geological time scale (Fig. i) allows scientists to assign rocks of a certain age – which could be determined using radiometric dating of radioactive minerals in the rocks, or based on the presence of diagnostic fossils – to specific hierarchical chunks of time (e.g. systems/periods and eras), allowing us to understand the sequence in which key events in Earth history occurred. The fossils described in this article come from the Cambrian, a very important period of time characterized by the sudden appearance of most of the major animal groups. The base of the Cambrian is dated at about 541 million years ago, while the upper boundary of this period is dated at around 485 million years ago. *Ctenoimbricata* was collected from the middle part of the Cambrian and is approximately 508 million years old.

Figure i. Geological time scale, indicating the chronostratigraphic position of the Cambrian period.

This period marked a radical change in the makeup of life on Earth. The fossil record shows that life before the Cambrian consisted predominantly of simple, microscopic organisms, such as bacteria (Fig. 7A), as well as some larger enigmatic creatures (Fig. 7B). However, in the Cambrian abundant fossils of complex animals with hard parts (i.e. skeletons and shells) suddenly appear for the first time in Earth's history (Fig. 7C). This includes representatives of nearly all the major groups of modern animals (Fig. 8). This relatively rapid – at least in terms of the geological time scale – appearance of animals is called the Cambrian explosion.

Page 22 Figure 7. Comparison of typical Precambrian and Cambrian fossils. (A) The Precambrian microfossils *Huroniospora* and *Siphonophycus* (indicated by red arrows). Source: Wacey *et al.* (2012). (B) The Ediacaran fossil *Dickinsonia costata*. Source: Wikimedia Commons (CC-BY-2.5). (C) The Cambrian trilobite *Hydrocephalus carens*. Source: Mark Bell, University College London.

Page 23 Figure 8. Evolutionary tree showing the relationships between the major animal groups and the timing of their origination. The first unambiguous evidence of animals in the fossil record is from the Cambrian period; however, animal history is sometimes extrapolated back into the Precambrian (Cryogenian and Ediacaran) based on assumptions about the amount of time required to accumulate the observed differences between the DNA or protein sequences of living species. In this figure, the known fossil record of animals is indicated by thick red bars, while extrapolated histories are shown by dashed lines. Note that the process of extrapolating the history of animals based on the molecular makeup of modern species is a source of great debate in palaeontology and evolutionary biology. Abbreviations: Є, Cambrian; O, Ordovician; S, Silurian; D, Devonian; C, Carboniferous; P, Permian; T, Triassic; J, Jurassic; K, Cretaceous; Pe, Paleogene; N, Neogene. Modified from: Erwin *et al.* (2011); animal images not to scale.

The Cambrian "explosion" of animals is a phenomenon that has been recognized by scientists for over one hundred and fifty years. Charles Darwin was troubled by it, writing in his ground-breaking book, *On the Origin of Species*: "There is another and allied difficulty, which is much graver. I allude to the manner in which numbers of species of the same group, suddenly appear

in the lowest known fossiliferous rocks" (p. 306). Darwin felt that the abrupt appearance of species conflicted with his theory of evolution by natural selection, whereby organisms evolved gradually, through the inheritance of beneficial traits. Today, scientists agree that the Cambrian explosion can be reconciled with normal evolutionary processes, but debates over the significance of this event rumble on (Budd & Jensen, 2000; Briggs & Fortey, 2005; Conway Morris, 2006; Erwin *et al*. 2011). Was there an extensive history of animals before the Cambrian which is not preserved in the fossil record? If not, what caused the apparently explosive appearance of animals in the Cambrian? Attempting to answer these and related questions has occupied the careers of many notable palaeontologists and evolutionary biologists.

Another important task for researchers is to document and describe the many and varied fossils that characterize the Cambrian explosion. Some of the most important finds come from Lagerstätten – sites of exceptionally preserved fossils, which can even reveal the soft parts of an organism, such as the muscles, gut and other organs. These sites contain fossils that are not known from any other deposits, as well as the remains of more familiar Cambrian animals – including the iconic trilobites (Fig. 7C), which flourished in the oceans at the time. As a result, they provide a more truthful picture of animal life than conventional fossil deposits, which typically preserve only organisms with skeletons or shells. One of the most famous Cambrian Lagerstätten is the Burgess Shale from British Columbia, Canada. Discovered by Charles Walcott in 1909, this site preserves the remains of a relatively deep-water community that was rapidly buried in mud about 505 million years ago. It has yielded hundreds of thousands of specimens of over 150 fossil species; notable examples include the spiny worm-like *Hallucigenia*, the armoured slug-like *Wiwaxia* and the five-eyed *Opabinia* (Fig. 9). Previously, some of these fossils were thought to represent entirely extinct groups (dubbed "weird wonders" by the famous evolutionary biologist Stephen Jay Gould). However, subsequent studies have shown that most of the fossils can be slotted into modern animal groups.

Page 25

Figure 9. Notable fossils from the Burgess Shale Lagerstätte. (A) *Hallucigenia*. (B) *Opabinia*. (C) *Wiwaxia*. Source: Jean-Bernard Caron, Royal Ontario Museum.

Based on the Burgess Shale and other exceptional Cambrian sites (e.g. the Chengjiang biota from southwest China, Emu Bay Shale from south Australia and Sirius Passet from north Greenland), we now have a good idea of what life was like during the Cambrian explosion. The oceans teemed with arthropods, especially trilobites. Sponges were also rather abundant at this time; other groups, such as brachiopods, molluscs and worms, were probably less common. There is evidence of extensive burrowing by animals, which destroyed the microbial mats that had covered the sea floor in previous time periods. Last, but by no means least, echinoderms existed in the Cambrian, but were very different to all living forms. We'll discuss these fossils in a little more detail now.

Early echinoderms

Compared to modern groups, many Cambrian echinoderms are very peculiar in appearance. Some of them like **edrioasteroids** (Fig. 10F) had a similar structure to living species, with five rays arising from the mouth to give a kind of pentaradial symmetry. **Eocrinoids** (Fig. 10A, C, H) also show pseudo five-fold symmetry and are rather similar in appearance to modern crinoids, but smaller in size and with tiny pores in the body that were used in respiration. However, five rays in echinoderm fossils from the Cambrian is the exception, and most groups lack rays or have less than five (Paul & Smith, 1984; Sprinkle, 1992; Smith & Zamora, 2013). **Helicoplacoids** (Fig. 10I) and a recently discovered group of animals called **helicocystids** (Fig. 10J) have spiral body plans, in which rays ran along the body wall helicoidally. While helicoplacoids have a mouth on the side of the body and only three rays, helicocystids have five rays (like modern groups) running from a mouth that is situated on the top of the body. Both eocrinoids and helicocystids have bodies constructed with a small cup that contained most of the major organs and an attachment structure on the bottom that kept the body upright on the sea floor.

Page 27 ▸ Figure 10. Representatives of Cambrian echinoderms. (A) *Kinzercystis* (eocrinoid). (B) *Gyrocystis* (cinctan). (C) *Ubaghsicystis* (eocrinoid). (D) *Ceratocystis* (stylophoran). (E) *Ctenocystis* (ctenocystoid). (F) *Cambraster* (edrioasteroid) (G) *Coleicarpus* (solutan). (H) *Sinoeocrinus* (eocrinoid). (I) *Helicoplacus* (helicoplacoid). (J) *Helicocystis* (helicocystid).

Among the strangest Cambrian echinoderms are the carpoids. Carpoids were first described in the late 1850s by the Canadian palaeontologist Elkanah Billings and the French geologist and palaeontologist Joachim Barrande. They are also known as homalozoans or calcichordates; the variety of names reflects the tremendous confusion there has been in the interpretation of these fossils, which have been recognized from the Cambrian to the Carboniferous (359 million to 299 million years ago), and are found in rocks all over the world (Rahman 2009). There are four groups of carpoids: ctenocystoids, cinctans, solutans and stylophorans. All have calcite skeletons, like other echinoderms, but none show a trace of radial symmetry (Ubaghs, 1975; Smith, 2005); some are almost bilaterally symmetrical and others are asymmetrical. **Cinctans** have a tennis racquet-like morphology in which the body is surrounded by a large marginal ring of stout plates and with a stiff appendage at the rear (Fig. 10B). They have a mouth in the front right of the body and a very peculiar outlet valve in the anterior part, which probably served to expel water from the body. **Solutans** are also enigmatic, having a very asymmetrical body and two appendages: one used for movement or attaching the animal to the sea floor and the other for feeding (Fig. 10G). **Stylophorans** have perhaps the weirdest form ever seen in a fossil echinoderm. Their body is typically very asymmetrical and has one appendage, the function of which is still uncertain (Fig. 10D). While some researchers think it was a feeding appendage, others favour a locomotory function, similar to the tail of some primitive chordates. Finally, **ctenocystoids** (Fig. 10E) are very small, flat animals, which have an anterior comb-like feeding structure (known as the ctenoid organ). They had an almost bilaterally symmetrical body plan, with an anterior mouth and a posterior anus.

The strange form of these Cambrian echinoderms compared to their living relatives makes them some of the most intriguing animals ever known. For some of them, especially the carpoids, debate surrounds fundamental characteristics such as the position of the mouth, the anus and the body orientation – which are open to interpretation and are thus disputed by palaeontologists. In most other extinct groups, such as trilobites or dinosaurs, there are no such basic problems, and at least the anatomical orientation of the animal is clear. This problem arises in part because there are no obvious living animals with which the carpoids can be compared, and this is perhaps the main reason why their interpretation is so contentious, with researchers still disagreeing over basic questions such as where is the mouth, and which end is the front.

Nevertheless, studying these fossils is very important because they reveal long-lost body plan organizations of echinoderms that provide tangible evidence for reconstructing the early evolution of the group. They provide snapshots of the path taken by echinoderms as they evolved towards the highly atypical and exceptional morphology that we see today. Although some of those forms such as cinctans or ctenocystoids show bilateral tendencies, until our study there was no perfectly bilateral echinoderm known from the Cambrian, or indeed any other time in the geological record.

Ctenoimbricata

As soon as we saw *Ctenoimbricata* we realized it was an extremely important find, showing features that are missing in all other Cambrian echinoderms. In Cambrian rocks from Gondwana, echinoderms are preserved as natural moulds (Zamora, 2010). Here, the original calcite skeleton has been dissolved away, leaving only an empty space where the animal once was, often coated with iron oxides that give the fossil a characteristic yellow-orange colour (Fig. 11A). After removal of the iron oxides with chemical treatments, we made a cast of the fossil that replicated the morphology of the original animal by pouring liquid latex into the cavity and letting it set. The latex cast of *Ctenoimbricata* (Fig. 11B)

revealed part of the morphology, but it soon became clear that most of the anatomical details were embedded more deeply in the rock and impossible to recover using this traditional technique. For this reason, we decided to study the fossil with CT scanning (see *CT scanning* Ctenoimbricata), a novel technique that uses X-rays to reveal hidden structures inside the rock.

Page 30

Figure 11. (A) Fossil of *Ctenoimbricata* preserved as a natural mould filled with iron oxides. (B) Latex cast showing some anatomical details.

CT scanning *Ctenoimbricata*

Computed tomography (CT) is a scanning technology that uses X-rays to produce cross-section images of an object without cutting it open. It is commonly used in hospitals for diagnosing and monitoring a range of injuries and diseases, but also has numerous applications outside of medicine, including palaeontology. The technique is particularly useful for studying fossils that are buried in rock and, hence, cannot be isolated without the risk of damage. *Ctenoimbricata* is just such a fossil, and so was ideally suited to imaging with CT.

During a CT scan, the fossil is rotated around 360° while high-energy X-rays are passed through it. X-ray images are captured at regular intervals during the rotation, and these can be used to create hundreds or thousands of cross-section images, or slices, with the aid of a special computer algorithm. The slices map the extent to which X-rays are attenuated (i.e. caused to lose intensity) by the fossil, distinguishing between parts that are composed of different minerals. *Ctenoimbricata* is preserved as a mould in shale, and thus the slices clearly show what is fossil and what is rock (Fig. iA).

The final step is to digitally reconstruct the fossil in 3D. This involves generating binary (black/white) images based on the shades of grey in the CT slices, with all of the pixels that represent the fossil turned 'on' and everything else (e.g. rock) turned 'off'. After the fossil has been virtually separated from the rock, it can be helpful to colour in different parts of the fossil, so that these can be individually examined in the final 3-D model. For *Ctenoimbricata*, we digitally coloured the various skeletal plates (Fig. iB), and this allowed us to describe the fossil in far greater detail than would otherwise have been possible (Fig. iC).

Figure i. 3-D reconstruction process. (A) Slice image from the micro-CT scan of *Ctenoimbricata*. (B) Digital interpretation of different anatomical elements using computer software. (C) Resultant 3-D reconstruction in lateral view, showing some of the anatomical features highlighted in (B).

The CT scan revealed that *Ctenoimbricata* is a small (20 mm in length), disc-like animal with a clearly defined anterior-posterior axis and with skeletal elements arranged bilaterally symmetrically along that axis (Fig. 12). A uniserial row of stout plates (marginal ring) frames the body, and consists of four elements at the anterior that form part of the feeding apparatus (ctenidium), four on either side of the body and a single posterior element (Fig. 12G). Upper and lower plated membranes cover the centre of the disc and enclose the body cavity, in which the internal organs were located in life.

Page 31

Figure 12. Three-dimensional computer reconstruction of *Ctenoimbricata* based on a CT scan. The different colours represent different parts of the skeleton. Note that the specimen in (G) shows a perfect bilateral arrangement of plates with six elements on each side building the marginal frame.

At the front of the fossil, there is a wide mouth framed by marginal plates and covered on the upper (dorsal) surface by a

sheet of overlapping plates. This dorsal roof is formed of several superimposed series of thin, flat plates that overlap at the posterior like roof tiles. This flexible plated membrane probably functioned to protect the feeding structures. On the lower (ventral) surface, the mouth is lined anteriorly by 14 spine-like elements. The four median elements are anterior extensions of the marginal frame plates, while the remaining 10 are free elements that articulate with the outer edge of the marginal plates; they were presumably mobile. Distally, these plates taper, becoming knife-like, and they overlap from posterior to anterior. From their shape and position, it is likely that the function of these knife-like elements was to disturb the surface of the sea floor, perhaps to aid feeding; in their closed position, they would have formed a fine filter stopping any large particles from entering the mouth. The anus was probably situated in the dorsal membrane, in the very posterior part.

Ctenoimbricata shows one of the oldest defensive systems ever seen in a Cambrian echinoderm, displaying spines in several parts of the body. The largest of these articulated in circular pits situated on the plates of the marginal ring. Another series of smaller spines covered the dorsal membrane (Fig. 13).

Page 32 ▸ Figure 13. Reconstruction of *Ctenoimbricata* in life position.

Importance of *Ctenoimbricata* to echinoderm evolution

Ctenoimbricata is a most exceptional fossil. It is an echinoderm, but unlike any echinoderm we see today. It has an echinoderm-like skeleton that is composed of a large number of small plates that appear to have been made of stereom, although we have no direct evidence of their chemistry as the original plates have long since been dissolved away. Intriguingly, the elements of the skeleton are bilaterally symmetrically organized on the left and right, with a clear anterior mouth and posterior anus – this animal has an unambiguous anterior-posterior axis, dorso-ventral axis and left-right axis, like any bilateral animal (but like no other echinoderm). Furthermore, this animal lacks any sign of having a water vascular system, a ubiquitous character in modern echinoderms.

Here then is the first hard evidence of what the bilaterian ancestor to pentaradial echinoderms looked like. We knew from phylogenetic and developmental arguments that such an animal must have existed (Peterson *et al*., 2000), but here we have the first tangible evidence from the fossil record. It is an important discovery for two main reasons. First, it tells us about the mode of life of echinoderms right at the start of their evolutionary history. These bilaterally symmetrical echinoderms were benthic and sedentary, though not fixed in any way to the sea floor and perhaps able to move short distances by using jets of expelled water, like present-day scallops. They were not vagile predators like starfishes, but appear to have been deposit feeders, drawing water currents through the ctenoid organ to capture organic particles. As they lived flattened on the sea floor it is possible that active movement of the lower flap of their ctenoid organ agitated the sediment and resuspended organic particles that had settled there. Water currents were drawn into a large oral cavity, filtered for their particles and then expelled through a different part of the same opening. This form of oral cavity feeding is characteristic of the early members of other deuterostome groups, including chordates and hemichordates, and a closely analogous system is found in modern tunicates. Our new fossil provides clear evidence that echinoderms also started out as particulate filter feeders before diversifying into other modes of feeding later in their evolutionary history. Oral cavity filter feeding was the primitive mode of feeding used by all deuterostomes!

Another important outcome of our discovery is that we can now with confidence start to piece together the way in which the modern echinoderm body plan was assembled. Fossils like *Ctenoimbricata* play a key role in helping us put in order the steps involved in building the modern echinoderm body plan. By comparing the morphology of *Ctenoimbricata* and the small number of other non-radiate echinoderms from the Cambrian, we can deduce that echinoderms first evolved their distinctive skeleton of calcite plates, then their

water vascular system, and only finally their pentaradial symmetry (Fig. 14). This radical departure from bilateral symmetry probably occurred when larvae started to fix to hard substrates (skeletal debris in the sediment initially), a process that necessitated significant body axis rotation still observed today in the earliest development of crinoids. Whereas *Ctenoimbricata* and other primitive echinoderms lacking a water vascular system are all free-living, most if not all of the Cambrian radiate echinoderms (e.g. helicocystids and eocrinoids) were attached by a stalk to skeletal debris early in their growth. The fossil record thus provides our strongest evidence as to how and why echinoderms departed so radically from the bilaterian body plan that served other invertebrate groups so well.

Page 33

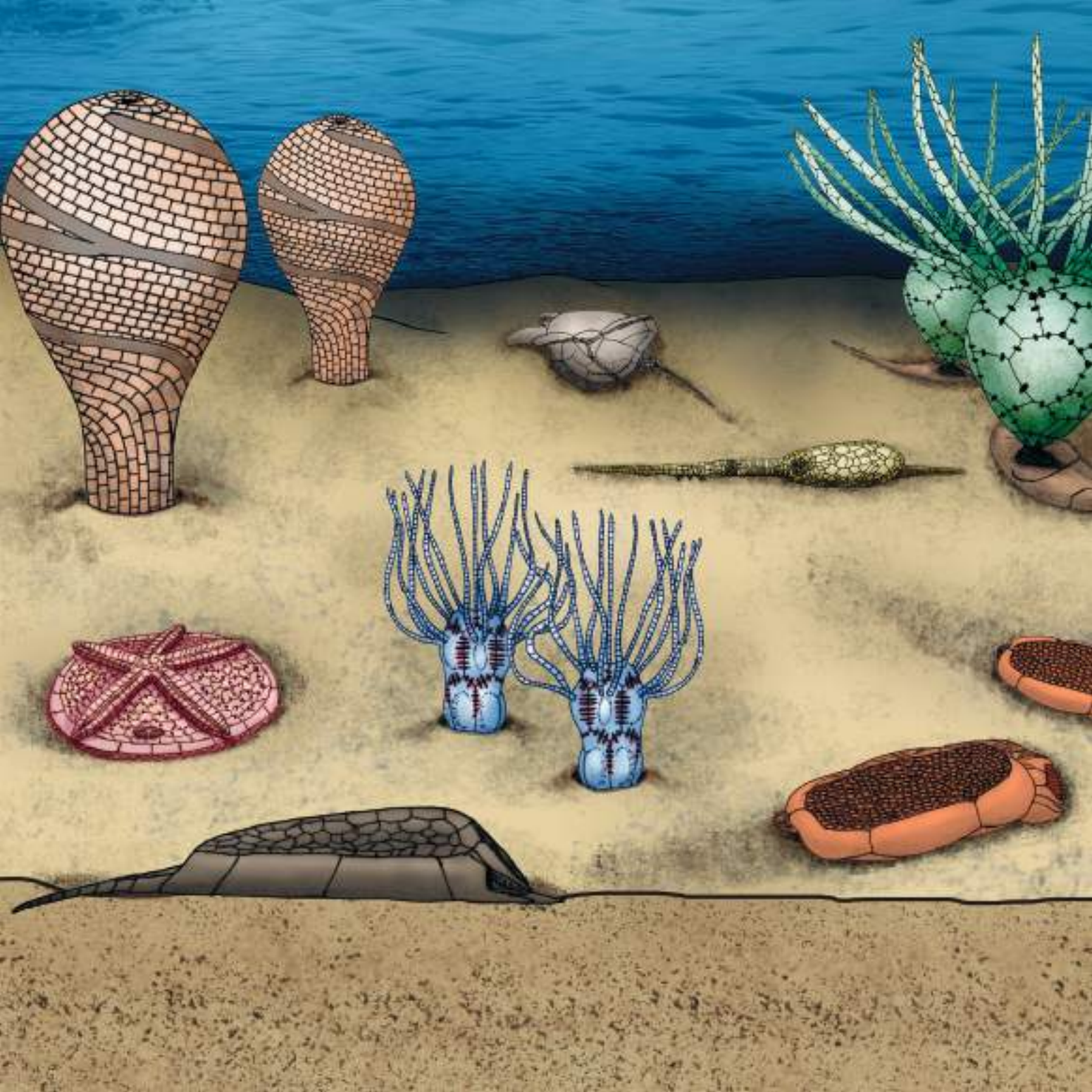
Figure 14. Evolutionary tree of major deuterostome groups showing the position of *Ctenoimbricata* as the earliest, most primitive branch along the lineage leading to modern echinoderms.

Conclusions

The Cambrian was a fascinating period in the history of life and its rocks provide important clues as to how complex animals evolved. Spain has some of the most complete Cambrian sections in Europe and fossils are abundant and well preserved providing scientists with an excellent opportunity to understand the sorts of animals that lived along the western margin of the supercontinent Gondwana at this time. Fossil echinoderms were diverse in the Cambrian rocks of Aragón, especially in those cropping out around the Moncayo Natural Park, close to the small village of Purujosa. A lucky hammer blow resulted in the discovery of a fascinating fossil, *Ctenoimbricata spinosa*, the most primitive echinoderm ever discovered. Although very well preserved, we had to use a cutting-edge CT scanning technique to reveal the complete morphology of the fossil and fully understand its three-dimensional shape. *Ctenoimbricata* is a bilateral echinoderm with symmetry comparable to our own body organization and very different from that of any living echinoderm. This fossil provides the first tangible evidence of what echinoderms looked like and how they lived right at the start of their history, before they had diverged very far from other deuterostomes and started to develop their unique radially-organized body plan.

Acknowledgements

We are very grateful for the technical support of Isabel Pérez, who prepared most of our figures. Jean-Bernard Caron (Royal Ontario Museum), Mark Bell (University College London), Bertrand Lefebvre (University of Lyon-CNRS) and Ron Parsley (Tulane University) are thanked for providing photographs used in the figures. S. Z. was funded by a Ramón y Cajal Grant (RYC-2012-10576) from the Spanish Ministry of Economy and Competitiveness. I. A. R. was funded by an 1851 Royal Commission Research Fellowship.



Índice

Introducción Página 11

La Explosión Cámbrica de los animales Página 21

Los primeros equinodermos Página 26

Ctenoimbricata Página 27

Importancia de *Ctenoimbricata* en la evolución de los equinodermos Página 32

Conclusiones Página 34

Agradecimientos Página 34

Contents

Introduction Page 41

The Cambrian Explosion of animals Page 45

Early echinoderms Page 47

Ctenoimbricata Page 48

Importance of *Ctenoimbricata* to echinoderm evolution Page 50

Conclusions Page 51

Acknowledgements Page 51

¡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 (*Paleonturología*) 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.

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

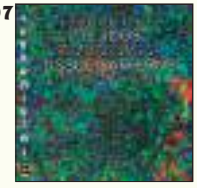
Teoría del Homosaurus (Paleontología imaginaria de Dino y Saura) es un cuento del que es autor Elifio Feliz de Vargas (Teruel, 1964), veterinario. En 1990 obtuvo la "Ayuda a la Creación Literaria" concedida por el Instituto de Estudios Turolenses y en 1991 el Premio "Teruel" de relatos.

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.***

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.***

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).

15

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

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).

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***.

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.

19

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

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).

21

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

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.

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***.

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).

DINÓPOLIS TERUEL FUNDACIÓN

FUNDACIÓN TERUEL SIGLO XXI

DINÓPOLIS TERUEL

GOBIERNO DE ARAGON