

## La "Explosión" Cámbrica, formas de transición y el árbol de la vida

### Introducción: ¿Que es todo este alboroto?

La reivindicación más fundamental de la evolución biológica es que todos los organismos actuales representan los extremos de las ramas ascendentes que diversifican el Árbol de la Vida.

El "Árbol de la Vida" es una metáfora extremadamente poderosa, que captura la esencia de la evolución. Como las ramas de un árbol, cuando seguimos la pista a cada una de las líneas descendentes (linajes) hacia el pasado (árbol abajo), convergen con otros linajes en las ramas de sus ancestros comunes. De forma similar, estos linajes antiguos convergen asimismo con otras a medida que vamos hacia atrás en el tiempo. De esta manera, todos los organismos, tanto extintos como actuales, están al final conectados por una cadena ininterrumpida de ascendencias con modificaciones, que converge en un pasado distante en un tronco ancestral común de organismos unicelulares.

Esta metáfora del árbol se aplica tanto a la aparición del primer representante de los mayores grupos de invertebrados actuales (tales como anélidos, caracoles o artrópodos), así como a la primera aparición y diversificación de los dinosaurios, las aves o los mamíferos. Esta temprana diversificación de los invertebrados ocurrió aparentemente alrededor del límite Precámbrico/Cámbrico, durante un intervalo de tiempo de unas pocas decenas de millones de años. Este periodo de rápida diversificación evolutiva es conocido como "La Explosión Cámbrica". La Explosión Cámbrica ha sido foco de intensos estudios científicos, discusiones y debates durante décadas, incrementándose actualmente su atención en los medios de comunicación. Recientemente ha recibido también considerable atención por parte de críticos de la evolución, ya que esta plantea retos a la evolución. Estos críticos argumentan que la esperada transición entre los grandes grupos de invertebrados (filos) está ausente y que su aparición súbita en el registro fósil demuestra que las explicaciones evolutivas no son viables.

¿Cuáles son algunos de los argumentos de los críticos de la evolución? John Morris del ICR escribe:

"Si la evolución es correcta, la primera vida fue bastante simple evolucionando más complejamente a través del tiempo. Sin embargo, la Explosión Cámbrica de la Vida ha revelado la complejidad de la misma desde su origen desacreditando la evolución. El inmenso despliegue de vida compleja que aparece en los estratos de roca más bajos y antiguos sin ancestro aparente, contradice el dogma de la evolución. El intento desesperado de la evolución para rellenar este hueco con ancestros fósiles más simples, no ha hecho más que empeorar el debate... Observemos la magnitud de este

### KEITH B. MILLER



*Keith Miller es profesor asistente de geología e investigador en la Universidad Estatal de Kansas en los Estados Unidos. Es editor de "Perspectives on an Evolving Creation" (Eerdmans, 2003), una antología de ensayos de destacados científicos cristianos evangélicos que aceptan la evolución teísta. También un miembro del comité ejecutivo de la revista Scientific American Afiliación, una asociación de cristianos en las ciencias, y miembro del consejo de Kansas Citizens for Science, una organización educativa sin ánimo de lucro que promueve una mejor comprensión de la ciencia.*

problema desde la perspectiva de la evolución. Muchas y variadas formas de vida multicelular compleja brotaron repentinamente sin ninguna evidencia de ancestros menos complejos. Hay numerosas formas unicelulares en niveles de estratos inferiores, pero estos ofrecen escasa ayuda para resolver el misterio. Ni una sola clase básica o filo de invertebrados marinos es respaldado por una línea ancestral que una la vida unicelular con los participantes en la Explosión Cámbrica, ni tampoco las filas básicas están relacionados unos con otros. ¿Cómo dio entonces comienzo la evolución? "1

Stephen Meyer, defensor del Diseño Inteligente y otros han escrito:

"Decir que la fauna del periodo cámbrico apareció de una forma geológicamente repentina, implica también la ausencia de claros organismos intermedios de transición que conecten los complejos organismos cámbricos con las formas más simples de organismos encontrados en los estratos inferiores. De hecho, en casi todos los casos, los planos y estructuras corporales presentes en los animales del periodo Cámbrico no tienen morfológicamente antecedentes claros en estratos más antiguos."2

Y:

"Una tercera característica de la explosión Cámbrica (así como el posterior registro fósil) debe de ser mencionada. La mayor parte de los planes corporales que surgen en el periodo Cámbrico manifiestan un considerable aislamiento o disparidad entre ellos y posteriormente, "inmovilidad". A pesar de que todos los animales cámbricos y posteriores organismos se clasifican claramente dentro de un número limitado de planes corporales básicos, cada uno de estos planes básicos presenta claras diferencias morfológicas, y por tanto disparidad, con los demás. Los planes corporales de los animales (tal y como se representa en el registro fósil), no se gradúan imperceptiblemente de unos a otros, sea en un lapso de tiempo específico de la historia geológica o a lo largo de la historia geológica. En cambio, los planes corporales de los organismos

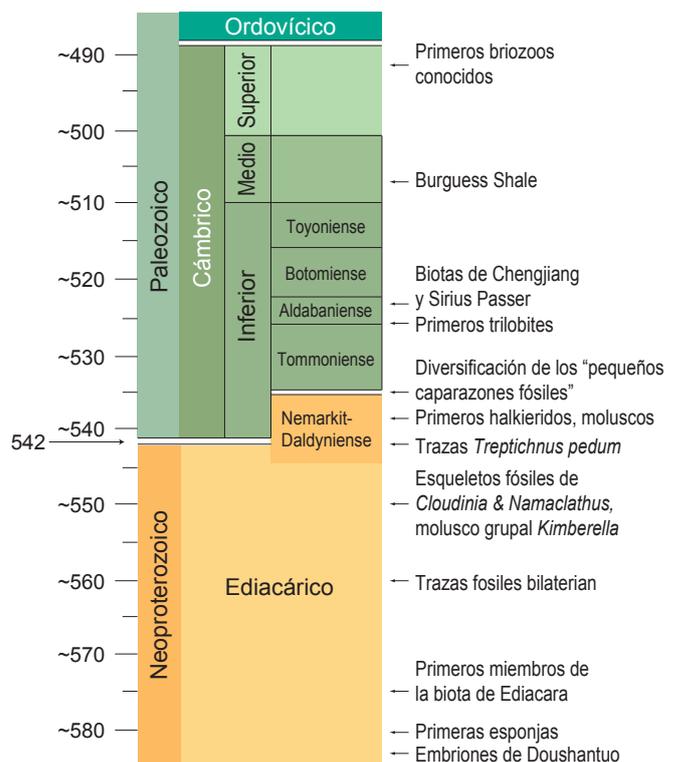
que caracterizan cada filo, mantienen las características morfológicas y rasgos organizativos característicos, y por lo tanto su aislamiento respecto a los otros, a través del tiempo."3

¿Están estas críticas justificadas? Hasta qué grado es la explosión Cámbrica realmente problemática para el esquema evolutivo de un ininterrumpido árbol de la vida que retrocede hasta la más temprana vida en la Tierra?

### Escalas geológicas de tiempo: ¿cómo de grande fue el "Bang"?

La relativa rapidez de la diversificación de invertebrados durante la explosión Cámbrica se opone al trasfondo de la historia biológica y geológica de la Tierra. El tiempo geológico es desconocido para la mayoría la gente y su inmensidad es difícil de entender.

Dos líneas de evidencias jalonan nuestra comprensión sobre la duración de la diversificación animal que dio lugar a la aparición de los mayores grupos de invertebrados actuales. La primera es la datación de estratos cruciales



de la historia geológica, como por ejemplo el límite Precámbrico/Cámbrico y varios horizontes de importante contenido fosilífero. La segunda es la datación de la primera aparición reconocible de los representantes fósiles de los mayores grupos o filos de invertebrados. Esta última es cuestionada a medida que se realizan nuevos descubrimientos fósiles.

Originalmente la base del Cámbrico se situó en la primera aparición de organismos con esqueletos mineralizados: los trilobites. Sin embargo, una diversa colección de minúsculas placas, tubos y escamas fueron descubiertos en los estratos situados por debajo de los estratos que contienen a los trilobites más antiguos.<sup>4</sup> Este intervalo que contiene a los "pequeños caparzones fósiles" se designa el Tomotense. Debido a la presencia de minúsculos tubos mineralizados y perforaciones simples aún más antiguos, no se consensuó una definición internacional para este límite hasta 1994. En ese momento se situó la base del Cámbrico en la primera aparición de pequeñas perforaciones fósiles dominadas por *Treptichnus pedum*.

Hasta principios de los noventa, la edad del límite Precámbrico/Cámbrico no pudo ser rigurosamente establecida y se estimó alrededor de hace 575 millones de años. Sin embargo, en 1993 nuevos datos radiométricos cercanos al hasta entonces aceptado límite Precámbrico/Cámbrico, revelaron que este límite es significativamente más joven, alrededor de 544 millones de años.<sup>5</sup> Recientemente, la Comisión Internacional de Estratigrafía ha aceptado formalmente una datación más precisa;  $542 \pm 0.3$  millones de años. La base para esta datación fue el descubrimiento de una fuerte caída (o pico negativo) global en la abundancia del isótopo de carbono-13 coincidente con el límite del Cámbrico previamente definida. En Omán este registro isotópico también coincide con una capa de ceniza volcánica, cuya datación mediante el método radiométrico uranio/plomo indica una edad de 542 millones de años.<sup>6</sup> Este horizonte también marca la última aparición de diversos fósiles característicos del periodo Ediacárico (Precámbrico tardío).<sup>7</sup> Tales eventos de extinción se utilizan para subdividir la escala de tiempo geológico.

Las más tempranas y diversas comunidades de fósiles invertebrados del Cámbrico están representadas por la biota de Chengjiang, en China. Estos depósitos están datados en 525-520 millones de años. El famoso yacimien-

to de Burgess Shale es considerablemente más joven, datado alrededor de 505 millones de años, mientras que el final del periodo Cámbrico se sitúa en 490 millones de años. Por lo tanto, el periodo Cámbrico tuvo una duración de 52 millones de años. *Por comparar, el tiempo transcurrido desde la extinción de los dinosaurios al final del Cretácico, es de 65 millones de años. El Cámbrico fue un periodo de tiempo muy extenso.*

Si la explosión Cámbrica abarca el tiempo transcurrido desde la base del Cámbrico hasta los estratos que contienen la biota de Chengjiang, entonces este periodo de diversificación de los planes corporales de la fauna tiene una duración de alrededor de 20 millones de años. Sin embargo, no todos los filos de la fauna actual con un registro fósil, aparecieron durante esta ventana de tiempo. Los briozoos por ejemplo, organismos coloniales con esqueleto, no son reconocidos en el registro fósil hasta el fin del Cámbrico, hace alrededor de 491 millones de años.<sup>8</sup> Es más, varios filos de invertebrados actuales tienen un registro fósil que se extiende hasta el Neoproterozoico tardío, previo al Cámbrico. Se han reconocido esponjas de hace 580 millones de años, algunos cnidarios (grupo que incluye medusas y anemonas) se encuentran presentes entre la fauna de Ediacara, de hace alrededor de 555 millones de años, y los grupos troncales de algunos filos (ver discusión posterior), aparentemente también formaban parte de la fauna de Ediacara.<sup>9</sup>

Definir la explosión Cámbrica no es tan sencillo como pueda parecer. Aunque hubo claramente una explosión de innovación evolutiva y diversificación durante los aproximadamente los primeros 20 millones de años del Cámbrico, este fue precedido por un prolongado periodo de 40 millones de años en los cuales surgieron los metazoos (animales multicelulares) y alcanzaron niveles cruciales de complejidad anatómica. El periodo Ediacárico presencié la aparición de organismos con las características fundamentales que caracterizarían a los organismos del posterior periodo Cámbrico (tales como tres capas de tejidos y cuerpos con simetría bilateral, con boca y ano), así como la aparición de los primeros representantes de los filos actuales. La base del Cámbrico no está marcada por una abrupta aparición de filos actuales sin raíces Precámbricas. Es un punto subjetivamente definido en un continuo. La "explosión" Cámbrica parece que tuvo una "mecha muy larga".

### Clasificando animales: ¿Qué fundamenta un nombre?

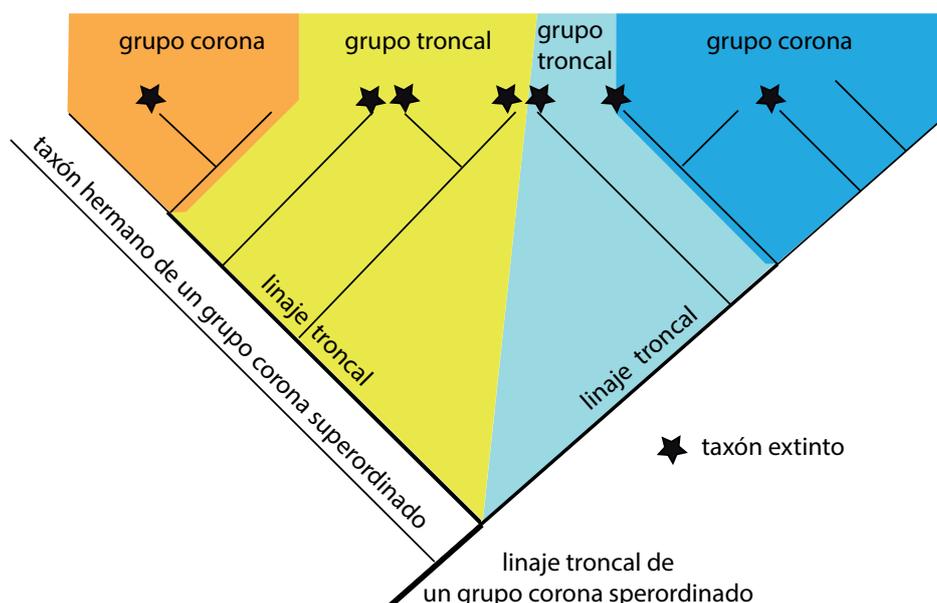
El procedimiento de clasificación de organismos se llama taxonomía y el nombre para grupos individuales es "taxón". De manera significativa, la primera pregunta que necesitamos responder es: ¿qué es un filo? Un filo se identifica a menudo como un grupo de organismos que comparten un plan corporal básico, un grupo unido por una organización corporal común. Sin embargo, los filios pueden ser fundamentalmente, como todas las demás categorías taxonómicas, agrupaciones de taxones que están más estrechamente relacionadas entre ellos que con cualquier otro grupo.

La cladística es el método más aceptado hoy en día para agrupar organismos. En cladística, todos los grupos taxonómicos son monofiléticos, es decir, todos los miembros del grupo descienden de un ancestro común que es el miembro fundador de este taxón. Cada rama del árbol de la vida cuyos miembros comparten el mismo antepasado se llama clado (de ahí el término cladística). Los taxones estrechamente relacionados que no comparten el mismo antepasado común, son llamados taxones hermanos. Estos taxones hermanos generalmente tienen más parecido entre ellos que los taxones descendientes con sus ancestros de clado. Como resultado, asignar estos organismos a sus correspondientes grupos monofiléticos puede ser una tarea difícil. Por lo tanto, los organismos de un filo pueden

tener grandes similitudes con taxones de filios hermanos con el que están estrechamente relacionados. De hecho, la asignación de un organismo dado o espécimen fósil a un filo puede ser tan problemático como asignarlo a niveles inferiores tales como clase, orden, familia etc.<sup>10</sup>

El hecho de que las características anatómicas que se usan para definir los filios actuales no aparecieron simultáneamente, sino que fueron añadidas a lo largo del tiempo, complica aún más la asignación de organismos fósiles a un filo concreto. Esto ha resultado en la distinción entre "grupos corona" y "grupos troncales" (ver abajo) en la literatura científica. Un grupo corona está compuesto por todos los organismos actuales asignados a este filo, además de todos aquellos organismos extintos descendientes del antepasado común de esos organismos actuales. Un grupo troncal está compuesto por organismos más estrechamente relacionados a un filo actual que a otro, pero que no poseen todas las características que distinguen al grupo corona. Resulta que los organismos que aparecen en el comienzo del periodo Cámbrico son, con pocas excepciones, grupos troncales y no grupos corona. Esto es, la gama completa de caracteres que definen los filios actuales no habían aparecido todavía. De hecho, muchos grupos corona no aparecen en el registro fósil hasta después del Cámbrico.<sup>11</sup>

La existencia de grupos troncales sirve para entender como el plan corporal básico de un invertebrado actual



pudo haberse construido en diferentes pasos. Los grupos de invertebrados más importantes son a menudo retratados por los críticos de la evolución por poseer anatomías que son ambas irreducibles en organización y separados de otros grupos por vacíos infranqueables. En teoría no puede existir transición. Esta opinión se ilustra el siguiente comentario de John Morris.

“Supongamos que usted quiere encontrar, por ejemplo, los ancestros de las almejas, un importante habitante en la explosión Cámbrica. Cuando usted sigue las pistas fósiles incluso en estratos aún más antiguos, ¿qué encuentra?. Encuentra almejas. La primera o más antigua aparición de las almejas ocurre de manera brusca o repentina. No hay ancestros que no sean almejas. Es imposible distinguir una línea evolutiva, porque las almejas han sido siempre almejas. Los fósiles de almejas son bastantes abundantes y se encuentran por todo el mundo en rocas de todas las edades y actualmente existen. Abundan una gran variedad de ellas, pero todavía son almejas. La variedad no indica origen. Esto mismo ocurre con toda la fauna de la explosión Cámbrica. ¿Como pueden los científicos evolucionistas usar los fósiles como evidencia de una ascendencia común para toda la vida?”<sup>12</sup>

El filo Mollusca, al cual pertenecen las almejas, ilustra cómo los planes corporales modernos pudieron evolucionar de grupos troncales más tempranos. Existe una serie de formas de transición bien documentada que abarca a los pre-moluscos (moluscos troncales) a través de los primeros moluscos primitivos hasta la primera almeja inequívoca. Los organismos de este grupo adquirieron gradualmente todas las características que actualmente consideramos para definir “almeja”. El organismo similar a los moluscos más antiguo que conocemos es *Kimberella* de edad Ediacárica (Neoproterozoico tardío). Es un organismo primitivo que carece de muchos rasgos de los moluscos modernos y es considerado como un molusco grupal. El que es considerado el primer “grupo corona” de moluscos aparece durante el Cámbrico temprano formando parte de la “pequeña fauna con caparazones”. Aunque puedan ser reconocidos como moluscos, muchos de estos fósiles pertenecen tanto al grupo hermano o grupo troncal de clases actuales. Las

formas fósiles de bivalvos (“almejas”) más tempranas están relacionadas a través de series de formas de transición a dos de estos grupos extintos – las clases *Rostroconchia* y *Helcionelloida* (con caparazón con forma de copa). Aparentemente, la aparición de las valvas unidas de las almejas evolucionó por compresión lateral de los caparazones con forma de copa y posterior adelgazamiento y pérdida de material del caparazón a lo largo de la línea de bisagra.<sup>13</sup> Las características que utilizamos para identificar “almejas” no surgieron como un paquete completo, si no que fueron adquiridos a lo largo del tiempo.

Algunos críticos de la evolución se concentran en el patrón “descendente” vs. “ascendente” de la aparición de taxones superiores. Es decir, en el registro fósil la diversidad a nivel de filo alcanza su pico antes de la diversidad a nivel de clase, y la diversidad a nivel de clase lo alcanza antes de la de orden, etc. Estas críticas interpretan este aparente patrón “descendente” como contraria a las expectativas de la teoría de la evolución. Por ejemplo, Stephen Meyer y colaboradores han argumentado:

“En vez de mostrar un origen gradual ascendente de los planes corporales básicos, donde la diversificación o especiación a menor escala precede la aparición de disparidad morfológica de mayor escala, la disparidad precede a la diversidad. De hecho, el registro fósil muestra un patrón “descendente” en esos conceptos básicos, en el cual la disparidad morfológica entre varios planes corporales separados surge repentina y previamente a la aparición de la diversidad a nivel de especie (o superiores).”<sup>14</sup>

Sin embargo, este patrón es un artefacto generado por la forma de asignar las especies a taxones superiores. El sistema de clasificación es jerárquico debida a la agrupación de especies en categorías más amplias e inclusivas. Cuando se aplica esta clasificación jerárquica a un árbol evolutivo que se diversifica, automáticamente resulta en un patrón “descendente”. Consideremos las especies pertenecientes a una sola línea de evolución con ascendencia a nivel de género. Este género será entonces agrupado en una familia junto con otros linajes estrechamente relacionados con él. Los ancestros comunes de esos géneros serán, por definición, incluidos en esa familia. Lógicamente, esos ancestros

tienen que ser más antiguos que cualquiera de las especies incluidas en la familia. Por lo tanto, cualquier taxón a nivel de familia debe aparecer en el registro fósil antes que la mayoría de los géneros incluidos en la misma. Otra manera de verlo es el hecho de que la primera aparición de cualquier taxón superior será la misma que la primera aparición del taxón inferior más antiguo e del grupo. Por ejemplo, un filo debe ser tan antiguo como la clase más antigua que contiene. La mayoría de los filios contienen múltiples clases, que a su vez incluyen multitud de órdenes, y así sucesivamente. Por lo tanto, cada taxón superior aparecerá tan temprano como la del primer taxón inferior incluido en el grupo.

Adicionalmente, niveles taxonómicos superiores reflejan aspectos más generales del plan corporal. De este modo, un espécimen mal preservado puede ser asignado con seguridad a un filo concreto, pero no a ninguna clase. De manera similar, un fósil primitivo puede mostrar características distintivas de un filo concreto, pero puede que no sea claramente asignable a ninguna clase en particular por tratarse de una forma de transición, es decir, un grupo troncal o grupo hermano a organismos de una clase actual. Ambos factores pueden provocar el reconocimiento más rápido de las categorías taxonómicas superiores que las inferiores. El patrón descendente de la aparición de taxones es, por lo tanto, totalmente coherente con un árbol de la vida que se diversifica.

Hay un último sesgo en la reconstrucción del pasado debido al proceso de asignación de organismos a un determinado filo. Debido a que los filios son definidos según los determinados rasgos anatómicos característicos, no pueden ser reconocidos en el registro fósil hasta que esos rasgos característicos evolucionan. Sin embargo, la división de la rama del árbol de la vida al que un filo concreto pertenece, puede haber ocurrido algunos millones de años antes que la evolución de esos caracteres identificativos. Actualmente, por lo tanto, se considera que la primera aparición de un filo ocurre tras una evolución anatómica significativa a lo largo de una rama concreta del árbol. Los puntos de diversificación de las ramas del árbol de la vida serán siempre más antiguos que los taxones definidos por la rama.<sup>15</sup>

### El registro fósil: ¿hay suficientes evidencias?

Hay dos errores opuestos sobre el registro fósil que tienen que ser tomados en cuenta: 1) que es tan incompleto

que incluso puede no tener valor a la hora de interpretar patrones y tendencias a lo largo de la historia de la vida, y 2) que es tan bueno que se puede esperar un registro relativamente completo de detalles de transiciones evolutivas de casi todos los linajes.

Entonces, ¿cuál es la calidad del registro fósil? Se puede afirmar con seguridad que sólo una pequeña fracción de las especies que habitaron la Tierra alguna vez ha sido preservada en el registro geológico y posteriormente descubierta y descrita científicamente.<sup>16</sup>

Existe todo un campo de investigación científica denominada "tafonomía" (literalmente "el estudio de la muerte"). El estudio tafonómico comprende todas aquellas investigaciones de los procesos activos desde el momento de la muerte de un organismo hasta su enterramiento final bajo los sedimentos. Estos procesos incluyen la descomposición, carroñeo, destrucción mecánica, transporte y disolución química y alteración. Las formas en las cuales los restos de organismos son mecánicamente y químicamente alterados tras el enterramiento son también examinados, incluyendo los diferentes procesos de fosilización. El enterramiento y "fosilización" de los restos de un organismo de ninguna manera garantiza su preservación definitiva como fósil. Algunos procesos como la disolución o recristalización pueden destruir todo registro fósil de la roca. Lo que nosotros recuperamos como fósiles son aquellos restos de organismos "afortunados" que han podido esquivar el amplio espectro de procesos destructivos pre- y post-deposicionales que se despliegan contra ellos.

Los organismos de cuerpo blando y organismos sin un esqueleto mineralizado tienen muy pocas probabilidades de preservación bajo la mayoría de las condiciones ambientales. Hasta el Cámbrico casi todos los organismos eran de cuerpo blando e incluso hoy en día, la mayoría de las especies de las comunidades marinas son de cuerpo blando. El descubrimiento de nuevos yacimientos de fósiles de cuerpo blando suele ser siempre acogido con gran entusiasmo. Es habitual encontrar en estos yacimientos nuevas especies con morfologías inusuales, y nuevos taxones superiores ¡que pueden ser definidos en base a unos pocos especímenes! Estas localidades suelen encontrarse erráticamente y muy espaciadas tanto geográficamente como geológicamente.

Incluso es poco probable que aquellos organismos con una parte dura puedan ser preservados bajo condiciones "normales". Estudios sobre el destino de las conchas de las almejas en aguas costeras poco profundas revelan que las conchas son rápidamente destruidas por carroñeo, perforaciones, disolución química y fracturación. Su enterramiento ocasional producido por grandes tormentas es un proceso que favorece la incorporación de las conchas al registro sedimentario y su posterior preservación como fósiles. Lograr la transferencia de material de vertebrados terrestres al registro fósil es todavía más difícil. Las condiciones ambientales terrestres son muy destructivas: se produce la descomposición y la depredación o ataque de carroñeros simultáneamente a su destrucción por meteorización física y química.

El potencial de fosilización de los distintos ambientes varía radicalmente. La preservación es potenciada bajo condiciones que limitan los procesos destructivos tanto físicos como químicos. Por eso, los ambientes marinos o de agua dulce con bajos niveles de oxígeno, altas salinidades o tasas relativamente altas de sedimentación favorecen la preservación. De manera similar en algunos ambientes las condiciones bioquímicas pueden favorecer la temprana mineralización de los esqueletos e incluso de los tejidos blandos mediante una amplia gama de componentes (por ejemplo, carbonato, sílice, piritita y fosfato). Por consiguiente, la probabilidad de conservación es muy variable. Como resultado, el registro fósil conserva preferentemente la biota de algunos tipos de ambiente, en oposición a la conservación de la biota de otros ambientes.

Además de estas tendencias de preservación, la erosión, deformación y metamorfismo de rocas sedimentarias originalmente fosilíferas han destruido una proporción importante del registro fósil a lo largo del tiempo geológico. Es más, muchas de las rocas sedimentarias que contienen fósiles están escondidas en el subsuelo o situadas en áreas geográficas de difícil acceso o pobremente estudiadas. Por estas razones, de las especies que existieron alguna vez y que han sido conservadas en el registro fósil, sólo una pequeña porción ha sido descubierta y estudiada científicamente. Aun así, se mantiene la promesa de hallar nuevos e importantes descubrimientos.

Las fuerzas desplegadas para evitar la preservación fósil garantizan también que los fósiles más tempranos de un grupo animal que se conocen sean datados posterior a la

evolución de ese grupo. El registro fósil siempre indica solo una edad mínima de la primera aparición de los organismos.

Debido al sesgo del registro fósil, las especies más abundantes y geográficamente más diseminadas cuyos organismos contienen una parte dura serán las mejor representadas en el registro fósil. Asimismo, las especies de corta duración que pertenecen a líneas de rápida evolución tienen menos probabilidades de conservación que las especies estables de larga duración. Debido a que los cambios evolutivos son probablemente más rápidos en pequeñas poblaciones aisladas, es improbable que se conserve un registro detallado de las transiciones evolutivas especie por especie. Es más, la captura de ese evento evolutivo en el registro fósil requiere el muestreo fortuito en la localidad geográfica concreta donde se desarrollaron esos cambios.

Si utilizamos el modelo del árbol de la vida con ramas que se diversifican, la expectativa que se busca es la conservación de aisladas ramas de un árbol evolutivo originalmente frondoso. Pocas de estas ramas (o linajes) son bastante completas, mientras que la mayoría son reconstruidas mediante evidencias incompletas. Como resultado, los patrones de la historia evolutiva a gran escala pueden ser mejor apreciadas que los patrones de transiciones población a población o especie a especie. Las tendencias evolutivas, a lo largo de mayores periodos de tiempo y a través de mayores transiciones anatómicas, pueden ser trazadas mediante la reconstrucción de secuencias en las que las características anatómicas fueran adquiridas en una rama evolutiva del árbol de la vida.

### Antes de la "Explosión": ¿qué es lo que explotó?

Una cuestión importante es qué organismos existieron antes de la "explosión" Cámbrica. ¿Dónde estaban los precursores del Precámbrico?, o por el contrario, ¿ocurrió la explosión Cámbrica en un vacío biológico real? Muchos críticos de la evolución afirman que el Precámbrico estaba desprovisto de fósiles que pudiesen representar planes corporales ancestrales de los invertebrados cámbricos.

Las palabras de Darwin son a menudo citadas como evidencia de la falta de seriedad del problema de la evolución.

"Existe otra dificultad relacionada, que es incluso más seria: aludo a la manera en que las especies pertenecientes a las diferentes grandes divisiones del reino

animal aparecen repentinamente en las rocas fosilíferas más antiguas. La mayoría de los argumentos que me han convencido de que todas las especies existentes pertenecientes al mismo grupo descienden de un único progenitor, se aplica con igual fuerza a las especies conocidas más tempranas."<sup>17</sup>

Cuando Darwin publicó su modelo de descendencia con las modificaciones relativas a la selección natural, el conocimiento del registro fósil se encontraba en su infancia. De hecho, el registro fósil Precámbrico y Cámbrico se desconocía por aquel entonces. Incluso todavía no se habían descubierto los fósiles del famoso yacimiento de Burgess Shale y otras unidades similares. Tras más de un siglo de trabajo paleontológico, la situación ha cambiado radicalmente. Manteniendo las expectativas evolutivas, hoy en día se conocen fósiles del Precámbrico tardío y Cámbrico temprano que registran varias transiciones drásticas de la historia de la vida.

El descubrimiento de fauna del Precámbrico superior ocurrió en la década de 1950 y se publicitaron extensamente hasta entrada la década de 1970. Este descubrimiento hace referencia a la famosa fauna fósil de Ediacara, denominada por los estratos fosilíferos de las Montañas de Ediacara en Australia meridional y actualmente reconocidas en distintas localidades a lo largo del mundo. Estos organismos suelen aparecer conservados como impresiones en areniscas y limolitas. Aparecen también asociadas a esta fauna trazas y perforaciones simples de organismos que muestran un limitado aumento de la complejidad y diversidad hacia el Cámbrico.

Hoy en día el registro de la vida que se conoce se extiende más allá de los fósiles de Ediacara (~565-545 Ma) hasta el pasado geológico pretérito. Fósiles de algas, protistas y bacterias están presentes a lo largo de una gran parte del Precámbrico. Los fósiles de bacterias más antiguas y convincentes han sido reconocidas en rocas de hace 3,5 billones de años, mientras que las evidencias de señales químicas de vida indican edades incluso más tempranas. Montículos de finas láminas formadas por bacterias y algas (llamadas estromatolitos) aparecen también por esa época y se convierten en relativamente abundantes hacia hace 2,7 billones de años. Las evidencias de algas eucariotas, que contienen un núcleo y orgánulos internos rodeados por

membrana datan edades de hace 1500 millones de años, o incluso más antiguas si se aceptan las evidencias químicas. La multicelularidad apareció hace 1000 millones de años en forma de diversas y relativamente desarrolladas algas marinas. Los fósiles de metazoos más tempranos (animales multicelulares) son representados por fósiles de formas simples de disco en rocas de hace 610-600 millones de años.<sup>18</sup>

La evidencia inequívoca de la aparición más temprana de metazoos se encuentra preservada en los espectaculares depósitos de fosfatos de Doushantuo en China, datados en por lo menos 580 millones de años. Los fosfatos tienen la capacidad de conservar los organismos y tejidos con tanto detalle, que frecuentemente se pueden reconocer células individuales. En los lugares donde las condiciones ambientales son ideales para este tipo de conservación, pueden formarse depósitos fosilíferos extraordinarios. En el caso de Doushantuo, la fosfatación ha conservado no solo una gran variedad de restos de algas, sino que también ha permitido la conservación de tejidos celulares de esponjas y tubos milimétricos que pueden representar a los cnidarios primitivos.<sup>19</sup> Sin embargo, es mucho más espectacular la preservación de huevos de metazoos y embriones prematuros. Se desconoce por ahora la afinidad exacta de estos embriones, pero podrían representar cnidarios o incluso bilaterales (animales con simetría bilateral).<sup>20</sup>

Los fósiles de Ediacara proporcionan la siguiente ventana hasta la aparición de los metazoos. Estas unidades fosilíferas abarcan un periodo de tiempo entre hace aproximadamente 575 millones de años hasta la base del Cámbrico y han sido encontrados en el sur de Australia, Namibia, la costa del Mar Blanco en Rusia y Terranova. Los fósiles de los enigmáticos organismos de cuerpo blando fueron conservados como impresiones o moldes en la superficie de estratos de areniscas y limolitas. Estas capas de sedimentos fueron acumulados en ambientes marinos poco profundos donde el fondo marino estaba cubierta por láminas firmes de algas microbianas. Este recubrimiento firme del lecho marino parece haber sido importante a la hora de determinar el modo de vida de los organismos de Ediacara, al igual que su modo de conservación único.<sup>21</sup>

La mayoría de las impresiones de cuerpos blandos de Ediacara (o Vendianense) pueden ser clasificadas a groso modo en tres grupos generales según su forma: discos, hojas y cuerpos planos con simetría bilateral. La afinidad

biológica de estos fósiles es muy difícil de determinar y son todavía muy debatidos.<sup>22</sup> Las formas de disco son las más tempranas en aparecer y las más comunes entre los fósiles de Ediacara. Han sido frecuentemente identificadas como medusoides (medusas), pero muchas parecen haber estado sujetas al lecho y ninguna presenta estructuras claras que puedan ayudar a asignarlas a un grupo biológico actual. Algunas conservan lo que parecen claros tentáculos alrededor de sus márgenes, lo que sugiere que están relacionadas con un grupo hermano o grupo troncal de los cnidarios. Algunos fósiles con forma de saco pueden incluso ser antozoos primitivos (el grupo de cnidarios que incluye las anémonas y los corales).<sup>23</sup>

Algunos fósiles con forma de disco pueden estar relacionados con otros filos actuales. Una de esas formas parece ser una esponja que puede ser asignable a la clase moderna de los hexactinellidos.<sup>24</sup> Otra forma de pequeño disco que tiene una parte central elevada y cinco hendiduras radiales ha sido interpretada como un equinodermo primitivo (el filo que incluye las actuales estrellas de mar y los erizos de mar), que carecen de las características placas calcáreas y porosas y otros rasgos diagnósticos de los equinodermos.<sup>25</sup>

Los fósiles con forma de hoja incluyen organismos que estaban anclados al fondo marino por un tallo y otros parecen ser libres nadadores. Estos fósiles han sido clasificados en el grupo de los cnidarios actuales (pennatuláceos o plumas marinas) o los ctenoforos. Sin embargo, al igual que en el caso de las formas de disco, las formas de hojas son bastante diversas y puede que algunas no puedan relacionarse con filos actuales.<sup>26</sup> Otros, aunque no puedan ser incluidas en ningún grupo de cnidarios actuales, pueden ser formas primitivas de cnidarios, o incluso formas primitivas de antozoos. El descubrimiento de formas de hojas mejor conservadas en el Cámbrico, que recuerdan mucho a algunas formas de los fósiles de Ediacara parece apoyar esta interpretación.<sup>27</sup>

Las formas de Ediacara con simetría bilateral son las más diversas y son los fósiles más enigmáticos del Precámbrico superior. Algunos de estos fósiles parecen ser experimentos precoces del trazado hacia filos actuales.<sup>28</sup> Por ejemplo, *Dickinsonia* y el similar *Yorgia* son formas bastante largas, aplanadas y muy segmentadas que algunos científicos las han interpretado como anélidos o anélidos primitivos, mientras que otros investigadores les han visto más semejanza con

otros filos de gusanos o incluso cordados. Estos organismos parecen haber podido moverse por el fondo marino ya que se han reconocido trazas de arrastre y de reposo asociadas a estas formas. Incluso sin que se pueda relacionarlos con algún filo actual, estos organismos parecen haber sido al menos metazoos bilaterales móviles. Otra forma bilateral que ha sido objeto de debate actualmente es *Kimberella*. Este fósil de 555 millones de años ha sido interpretado como un molusco primitivo.<sup>29</sup> El descubrimiento de rasguños asociados a *Kimberella* indican que tenía algún tipo de estructura para alimentarse (aunque probablemente no una rádula de molusco de verdad), que le permitía pastar las abundantes láminas de algas. A otros fósiles bilaterales se les han asociado similitudes con los artrópodos, aunque estas interpretaciones son actualmente debatidas.

Un componente importante de los fósiles del registro de Ediacara, aunque no reciba mucha atención, es la presencia de trazas fósiles tales como huellas, perforaciones y rastros de búsqueda de comida. A excepción de los casos mencionados arriba, no se han encontrado cuerpos fósiles de los organismos que crearon estas trazas. Estas marcas suelen ser pequeñas hendiduras sin ramificar y rellenas de sedimento y con geometrías horizontales sobre la superficie de sedimento o bajo la fina lámina de algas. Perforaciones algo más complejas aparecen hacia la base del Cámbrico, que incluyen perforaciones que se ramifican irregularmente y perforaciones verticales someras.<sup>30</sup> El reconocimiento de estas trazas es importante porque indican la existencia de pequeños organismos similares a los gusanos que probablemente se nutrían sobre y entre la capa de algas que cubrían áreas extensas del lecho marino. La identidad biológica de estos organismos es desconocido, pero claramente eran bilaterales.

Hay otra colección más de fósiles que pertenecen al Ediacárico tardío (550-543 millones de años) que revelan otro aspecto de la diversidad de metazoos antes del Cámbrico. Estos fósiles contienen pequeños tubos, conos y estructuras de copa calcificadas o fosfatizadas, que indican la presencia de animales capaces de producir esqueletos mineralizados. Suelen estar embebidos en montículos algales que forman estructuras arrecifales, que incluso llegan a ser abundantes.<sup>31</sup> Estos arrecifes de algas y metazoos presagian los arrecifes de algas del posterior Cámbrico. El muy peculiar *Namacalathus* (que se encuentra como fósil calcificado),

con forma de copa y tamaño centimétrico, vivía adherido a los montículos algales mediante tallos o tentáculos. Aunque la forma conservada de estos fósiles parece ser consistente con la forma de los cnidarios, su biología es todavía incierta. Las estructuras como sobre cono de *Cloudina* y la forma más tubular de *Sinotubulites* podrían haber sido producidos por varios tipos de gusanos, como por ejemplo los serpúlidos. Sin embargo, como en el caso de las trazas fósiles, la identidad de los organismos que crearon estos tubos continúa sin conocerse. Otra observación trascendental de los fósiles de *Cloudina* es que muchos de ellos están perforados biológicamente. Estas perforaciones evidencian la primera clara evidencia de depredación antes del Cámbrico.

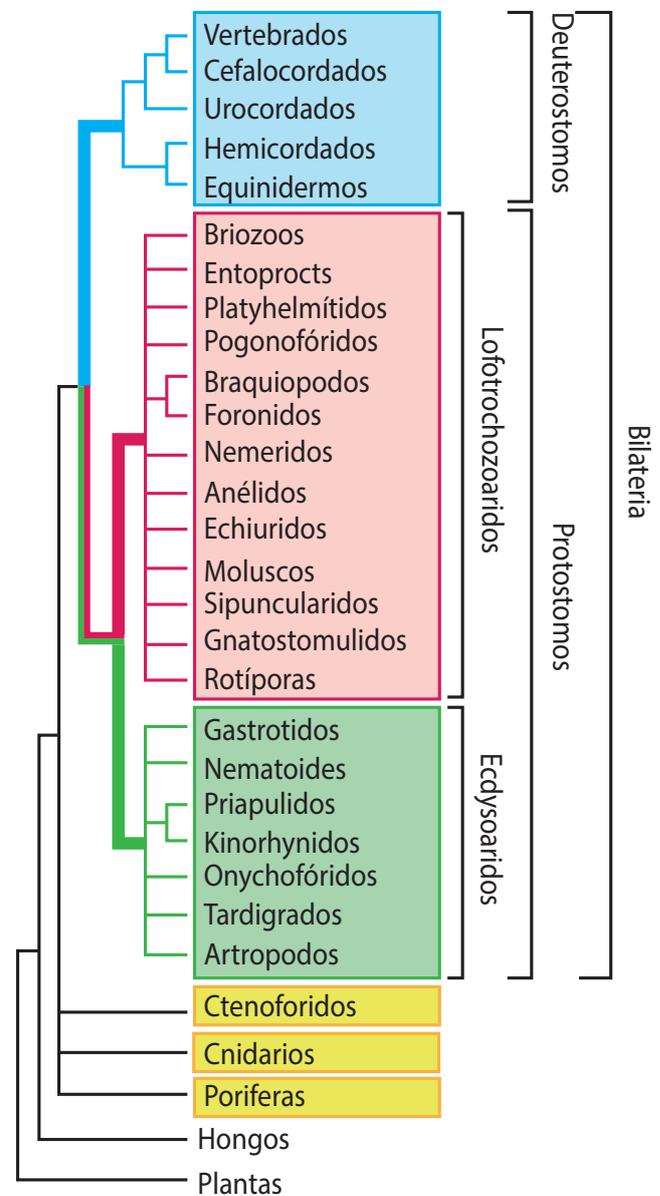
De todo lo mencionado arriba sobre el Precámbrico tardío se deduce claramente que la explosión Cámbrica no ocurrió en un vacío biológico. Aunque muchos de los especímenes fósiles son enigmáticos y difíciles de clasificar, aun así muestran una significativa diversidad biológica. Es más, al menos algunos pocos filos actuales habían aparecido para el comienzo del Cámbrico, y otras formas aparentemente representan grupos primitivos relacionados con filos que evolucionaron posteriormente.

### Zona cero: ¿Cómo eran los animales del Cámbrico?

Una de las características principales de la explosión Cámbrica fue la rápida diversificación de organismos con caparazones, placas y otros tipos de partes duras. También son conocidos del Cámbrico una gran variedad de organismos de cuerpo blando. Aunque algunos fósiles pueden ser clasificados en filos actuales, también hay especímenes que parecen representar grupos primitivos o intermedios de filos modernos, así como especímenes sin una relación conocida. Los representantes de muchas de las clases actuales y otras categorías taxonómicas inferiores aparecen también durante el Cámbrico. Unos pocos yacimientos fósiles de excepcional conservación, como el yacimiento de Burgess shale en Canadá, contribuyen al conocimiento de la diversidad de taxones del Cámbrico. Este tipo de depósitos de conservación excepcional son conocidos como Konservat-Lagerstätten (del Alemán "depósitos de conservación"). Depósitos similares del Cámbrico temprano-medio han sido encontrados por todo el mundo, en particular el depósito chino del Cámbrico temprano de la fauna de Chengjiang. Adicionalmente, las trazas fósiles se hacen mucho más va-

riadas, complejas y abundantes durante el Cámbrico, lo que sugiere una nueva y ampliada actividad animal.

Algunos de los primeros fósiles en aparecer cerca de la base del Cámbrico son pequeñas placas esqueléticas, espinas, tubos y caparazones con forma de copa que se suelen denominar "pequeños fósiles con caparazón".<sup>32</sup> Entre estos se encuentran espículas de diferentes grupos de esponjas



Relaciones evolutivas entre filos de animales basadas en el RNA ribosómico. Modificado de Adoutte et al., PNAS. 2000

y las conchas del "grupo corona" de moluscos y braquiópodos más temprano. Sin embargo, la identidad biológica de muchos de estos elementos esqueléticos diminutos eran completamente desconocidos hasta hace poco. Fósiles completos bien preservados en el yacimiento de Chengjiang, y otros fósiles lagerstätten alrededor del mundo, han revelado que algunos de estos pequeños fósiles eran espinas y elementos defensivos de metazoos más grandes. Análisis más detallados de otros fósiles han revelado que estos organismos representaban grupos primitivos de filos actuales, en vez de grupos extintos.

El descubrimiento de especímenes completos del Cámbrico tardío ha revelado que una gran variedad de escamas, placas y espinas de entre los pequeños fósiles con caparazones encajan y podían cubrir cuerpos de organismos con forma de babosa.<sup>33</sup> Estos organismos son los halkieridos y los wiwaxidos. Los halkieridos tenían un caparazón cónico como algunos moluscos y estructuras calcáreas similares a los de las cerdas quitinosas de los anélidos poliquetos. El grupo relativamente más joven *Wiwaxia* estaba cubierto por estructuras similares a las escamas y espinas, incluso más parecidos a los de los poliquetos, y también poseían una rádula distintiva de los moluscos. Estos organismos inusuales tenían semejanzas con los moluscos y los anélidos poliquetos, que son filos estrechamente relacionados. Por todo ello, estos organismos parecen haberse situado en algún lugar del árbol de la evolución cerca del punto de diversificación de las ramas de los moluscos y de los anélidos.

Otros fósiles con forma de copa son los helcionélidos del Cámbrico temprano. Estos son interpretados como un grupo corona de los moluscos denominados monoplacóforos. Tal y como ya se ha discutido más arriba en la sección "Clasificando animales", existe un evidente registro fósil de la transición de los helcionélidos primitivos con forma de copa a los primeros bivalvos. También se han reconocido transiciones fósiles similares de los helcionélidos a los gasterópodos.

Otro grupo importante del Cámbrico inferior de organismos representados por pequeñas placas son los lobopodios. Los lobópodos hasta hace poco eran un enigmático grupo de extraños fósiles, con forma de oruga, extremidades carnosas lobuladas y placas o espinas mineralizadas a lo largo de la parte dorsal. Son similares al grupo actual *Onychophora*, o gusanos aterciopelados, pero se conside-

ran pertenecientes a otro grupo distinto.<sup>34</sup> Los lobópodos más antiguos que se conocen tienen ciertas similitudes con un grupo particular de gusanos denominados priapúlidos paleoscolécidos que también tienen pequeñas placas o tubérculos a lo largo de su cuerpo.<sup>35</sup> Los lobópodos podrían descender de este tipo de gusanos del cual se ha conservado un registro fósil del Cámbrico inferior. Es más, los lobópodos han sido reconocidos como la unión fundamental a la hora de reconstruir el ensamblaje del plan corporal de los artrópodos. Tienen características anatómicas en común con los artrópodos, en particular con los peculiares artrópodos en forma de tallo como *Opabinia* y *Anomalocaris*, que se han encontrado preservados en los yacimientos fósiles relativamente más jóvenes de Chengjiang y Burgess. Estos organismos más tardíos poseían extremidades como los lobópodos pero también tenían branquias como solapas a lo largo del cuerpo y apéndices para alimentarse. Se ha descubierto que los organismos intermedios entre los lobopodios y el grupo temprano de artrópodos con forma de tallo también poseían branquias.<sup>36</sup> De mayor interés es la evidencia disponible de la extraordinaria preservación de membranas musculares en algunos de estos organismos transicionales. Estos especímenes indican una progresión de pasos en la transformación de la anatomía interna desde los lobopodios hasta los artrópodos verdaderos.<sup>37</sup>

El grupo *Tommatia* es un grupo de caparazones de formas cónicas compuestas de fosfato cálcico, que han sido hasta hace poco uno de los grupos más enigmáticos de pequeños fósiles con caparazones. Aun así, nuevos descubrimientos de especímenes articulados muestran que pares de elementos esqueléticos simétricos encajan para formar un cono abierto que se encontraba adherido al suelo marino en la base. Una abertura en la base indica la presencia de una estructura muscular similar al pedículo de los braquiópodos. La pareja de conchas también tiene características similares a los pequeños paterínidos, grupo corona de braquiópodos con conchas de fosfato cálcico que también aparecieron en el Cámbrico inferior.<sup>38</sup> Por lo tanto, estos fósiles representan aparentemente a los braquiópodos troncales que descendieron a su vez de filtrantes con forma tubular armada adheridos al suelo marino.

Tras la aparición de los pequeños fósiles con caparazón, las comunidades de diversos metazoos fósiles de Chengjiang en China están datados en alrededor de 525-520

millones de años, 20 millones de años más tarde que el comienzo del Cámbrico. La extraordinaria preservación de estos horizontes fósiles es similar a la de los depósitos de Burgess Shale, los cuales se han datado en alrededor de 515-505 millones de años. Estos extraordinarios fósiles nos dan una perspectiva de la composición de las comunidades biológicas marinas de aquellos tiempos, debido a que se han preservado tanto los organismos de cuerpos blandos como los de esqueletos mineralizados.<sup>39</sup> Estas capas contienen abundantes esponjas y cnidarios, así como gusanos priapulidos, anélidos, lobópodos, moluscos como *Wiwaxia* y braquiópodos. Sin embargo, probablemente el rasgo más espectacular de yacimientos del tipo de Chengjiang y Burgess son la abundancia y diversidad de artrópodos.

Los artrópodos representan el 50% o más de los especímenes fósiles recolectados de estos yacimientos. Estos fósiles incluyen artrópodos troncales como los anomalocarídeos, trilobites que llegaron a dominar durante el Paleozoico y algunas especies que parecen ser crustáceos y quelicerados. Sin embargo, la mayoría de los fósiles pertenecen a grupos troncales primitivos que aparentemente representan experimentaciones evolutivas tras la aparición de los verdaderos artrópodos, pero anteriores a la aparición de los demás grupos de artrópodos actuales. En el Burgess Shale sólo una única de esas especies primitivas (*Marrella*) representa un tercio de los especímenes fósiles encontrados. Estos fósiles muestran disposiciones inusuales y tipos de apéndices.

Los cordados (que incluyen a los vertebrados), hemicordados (que incluyen a los actuales "gusanos bellota") y equinodermos (que incluyen a las estrellas de mar y equinoideos actuales) son todos deuterostomados y tienen en común el mismo patrón de desarrollo embrionario inicial. A pesar de que los representantes modernos de estos filos parecen extremadamente diferentes, están directamente emparentados en el árbol de la vida, y se entiende que han evolucionado de un ancestro común. Escasos especímenes de Chengjiang, pero muy significativos, parecen ser cordados troncales y equinodermos troncales, así como especímenes que han sido interpretados como organismos cercanos a los ancestros comunes de los cordados y equinodermos. Estos organismos simples del Cámbrico poseían las características anatómicas que se esperan en los organismos que han adquirido algunas,

pero no todas, las características distintivas de los cordados o equinodermos.

Se ha descrito recientemente que un grupo troncal de los deuterostomados, llamados vetulicolios, pueden representar la anatomía de organismos cercanos a la base de la rama evolutiva de los deuterostomados, que fueron los ancestros de ambos, cordados y equinodermos. Estos organismos de cuerpo blando estaban segmentados y poseían estructuras ovales interpretadas como aperturas branquiales y una boca terminal. Es significativo que otro grupo primitivo de deuterostomados, llamados vetulocístidos, mantienen similitudes con los vetulicolios así como con algunos extraños equinodermos primitivos.<sup>40</sup> Se cree que estos organismos estaban anclados al sedimento y que poseían una boca similar a la de los equinodermos, así como aperturas respiratorias.<sup>41</sup> Por todo ello podrían representar organismos ancestrales de los equinodermos ancestrales que eran caracterizados por peculiares formas globulares y asimétricas.

El grupo más primitivo de cordados son los urocordados, o tunicados, que tienen un cuerpo adulto con forma de saco que filtra el agua marina a través de aperturas faríngeas. En su forma larval similar a la de los renacuajos, poseen notocordas rígidas (estructuras diagnósticas de los cordados) que se pierde en la forma adulta. Un posible tunicado ha sido descrito en Chengjiang.<sup>42</sup> Otro grupo primitivo de cordados son los cefalocordados (actualmente representados por los anfibios) que poseían una notocorda como adulto, aperturas faríngeas y músculos distribuidos en conjuntos paralelos. Algunos fósiles han sido interpretados pertenecientes al grupo de los cefalocordados.<sup>43</sup> Por último, pero de particular interés, es un fósil que podría ser un ancestro de los vertebrados.<sup>44</sup> El *Haikouichthys*, además de una notocorda, bolsas branquiales y conjuntos de músculos, parece haber tenido unas estructuras características de los vertebrados que incluyen una cavidad alrededor del corazón, una aleta dorsal y cartílago tanto alrededor de la cabeza como en series de elementos a lo largo de la notocorda. Por lo tanto, los especímenes fósiles de Chengjiang incluyen fósiles que ocupan distintas posiciones de transición significativas desde deuterostomados primitivos, a los grupos de los equinodermos y cordados.

Los fósiles de la explosión Cámbrica eran diversos e incluían organismos que pueden ser adscritos a numerosos

filos actuales. Como hemos visto, estos organismos eran también representantes de los grupos troncales que poseían algunas, pero no todas, las características diagnósticas que definen a los grupos principales de los organismos actuales. El plan corporal de los filos fue distribuyéndose gradualmente. Es más, se han preservado pasos importantes entre filos actuales y sus ancestros comunes. Estos incluyen: la aparición de los moluscos a partir de sus ancestros comunes con los anélidos, la evolución de los artrópodos a partir de los lobópodos, la aparente evolución de los braquiópodos a partir de *Tommotia*, y la aparición de los cordados y equinodermos de los primitivos deuterostomados. Aunque el esquema no sea aún completo, los espectaculares hallazgos del Cámbrico inferior y medio apoyan la conclusión de que las principales ramas de animales del árbol de la vida están unidos a un tronco común de metazoos.

### Posibles causas de la Radiación Cámbrica: ¿qué encendió la mecha?

Existen numerosas hipótesis sobre la geológicamente rápida diversificación de invertebrados del Cámbrico, de los cuales proponen varias innovaciones evolutivas o estímulos ambientales. Niveles críticos de complejidad ecológica o de comportamiento pudieron también estimular la diversificación. A nivel molecular, los organismos podrían haber alcanzado un umbral crítico de organización genética o podría haber evolucionado un gen clave.

Numerosos cambios ambientales ocurrieron durante el Precámbrico tardío y durante el Cámbrico temprano que pudieron tener importantes consecuencias para la evolución de los metazoos. Al final del Precámbrico ocurrieron diversos episodios de glaciaciones prácticamente globales en los que el hielo marino y los glaciares continentales se extendieron hasta regiones ecuatoriales. El último de estos episodios denominados "Tierra bola de nieve" ocurrió hace aproximadamente 635 millones de años.<sup>45</sup> Este evento en concreto precede a la evidencia más temprana que se tiene de la existencia de los metazoos. Los principales cambios en la temperatura y la química del océano asociados a la transición de una Tierra bola de nieve a un periodo de efecto invernadero pudieron haber causado profundos efectos en la vida. En particular, los datos isotópicos indican que los océanos se oxigenaron cada vez más tras el final de la última glaciación global.<sup>46</sup> Niveles de oxígeno más altos

podrían haber sido críticos para la respiración aeróbica y la evolución de los organismos con tamaños de cuerpo más grande.

La aparición de partes duras mineralizadas fue un hecho importante de la "explosión" Cámbrica. La habilidad de los organismos para secretar partes duras tuvo importantes consecuencias tanto para la evolución de los metazoos, así como para la probabilidad de estos organismos de preservarse en el registro fósil. El aumento de la diversidad de fósiles durante el Cámbrico temprano se debe en gran medida a los organismos con partes duras resistentes. Los cambios en el quimismo del agua marina pudieron tener un papel importante en permitir o estimular la precipitación mineral a los organismos marinos. Con una adecuada concentración de iones concretos, procesos fisiológicos corrientes, como la respiración o la fotosíntesis, pueden causar la precipitación. Esta biomineralización pudo haber sido posteriormente modificada a través de la selección natural. Además, las partes duras pueden ser una manera sencilla para acumular iones útiles, o en cambio, pueden ayudar a deshacerse de aquellos iones tóxicos. Los iones de carbonato y fosfatos, presentes en la mayoría de los esqueletos, son unas buenas defensas contra los cambios de pH. Un estudio reciente sobre la química del agua marina durante el Proterozoico tardío y el Cámbrico temprano indica que entre hace 544 y 515 Ma ocurrió un gran cambio en la concentración de iones de calcio.<sup>47</sup> Este intervalo de tiempo coincide con el comienzo de la biomineralización generalizada en el registro fósil.

La aparición de partes duras tuvo que tener consecuencias importantes en el comportamiento. Los esqueletos duros proveen de fijaciones firmes para los músculos, permitiendo diversas actividades y movimientos, que no serían posibles sin ellos, y los esqueletos ayudarían a soportar cuerpos más grandes y más complejos. Las partes duras también proveerían de una armadura de protección contra los predadores y evidencias de depredación han sido encontradas en el registro fósil correspondientes a edades tan tempranas como la primera aparición de elementos esqueléticos. Las interacciones predador-presa parecen particularmente efectivas en la producción de escaladas evolutivas, mediante la evolución de las defensas de las presas y la evolución de las estrategias de los predadores para superar a estas. Los animales con una armadura mi-

neralizada promovería la selección de mandíbulas y garras en los predadores. La evolución de predadores más efectivos al mismo tiempo aumentaría la presión selectiva hacia esqueletos más resistentes en las presas.

Los cambios en el comportamiento animal también pueden provocar cambios en el ambiente físico. Un gran cambio medioambiental en el Cámbrico temprano ocurrió como resultado del aumento de la complejidad e intensidad de la bioturbación (realización de galerías, excavaciones o simplemente el movimiento y mezcla del sedimento por organismos). La excavación de galerías puede ser la consecuencia de escapar de predadores o para buscar recursos alimenticios. La evolución de estos comportamientos perturbó el hábitat del fondo marino de aquella época. Durante gran parte de Precámbrico y también durante el Cámbrico inferior, el fondo marino estaba cubierto por tapices microbianos o algales. Estos tapices suministraban una base estable para animales sésiles y mantenía el lodo fuera del agua, facilitando a los organismos filtrantes la obtención de grandes cantidades de nutrientes y poca cantidad de sedimento. La aparición de organismos de pasto, la excavación y otros tipos de bioturbación perturbaron estos tapices. Esto creó un problema a los animales adaptados al antiguo fondo marino, pero proporcionó un nuevo hábitat de fondo marino fangoso.<sup>48</sup> Es más, la constante excavación hizo aflorar nutrientes enterrados, haciéndolos accesibles a los animales en la superficie del sedimento.

Los nutrientes disponibles y las funciones ecológicas también fueron alterados por la aparición de metazoos planctónicos o nectónicos en el Cámbrico temprano. Por debajo del Cámbrico Inferior no hay evidencias de zooplankton macroscópico o animales que nadasen. Sin embargo, numerosos animales que nadaban activamente y se nutrían de plancton aparecieron durante el Cámbrico. Al mismo tiempo, se extinguieron muchos tipos de algas planctónicas y las formas supervivientes eran mucho más pequeñas. La evolución de la habilidad para nadar y alimentarse de plancton desemboca en la diversificación de animales que se nutren de plancton, pero también afecta a los organismos que habitan en el fondo marino.<sup>49</sup> Tanto los restos fecales como los caparazones de estos animales caerían al fondo marino, removiendo grandes cantidades de nutrientes de la columna de agua y transfiriéndolos al fondo marino, donde anteriormente era inaccesible para los animales. Incluso hoy

en día, la mayoría de los nutrientes en las grandes profundidades marinas tienen este origen.

Este pequeño estudio de los posibles factores de la explosión Cámbrica ilustra como la química del océano, el medio, la ecología y el comportamiento animal están complejamente entrelazados. Repercusiones positivas y negativas complejas hacen muy difícil desenredar cuál es el factor más importante en la rápida diversificación de la vida de los metazoos al término del Precámbrico y durante el Cámbrico temprano. Sin embargo, las evidencias desde distintas fuentes indican firmemente que diversos cambios muy significativos en el medio oceánico global conspiraron para prender el detonador de la innovación evolutiva.

### Conclusiones

Teniendo en cuenta nuestro actual y constantemente creciente conocimiento del pasado más antiguo, está cada vez más claro que la aparición de animales multicelulares no es un misterio impenetrable. Aunque todavía hay mucho que se desconoce, y nunca será conocido, hay también mucho descubierto, y mucho entusiasmo en lo que hay todavía por aprender. Los animales del Cámbrico no aparecieron con su complejidad moderna del vacío, si no que proporcionan pistas hacia su ancestro común. A pesar de las afirmaciones de los escépticos de la evolución, el registro fósil proporciona múltiples ejemplos de organismos que muestran anatomías de transición. Se puede observar que las características anatómicas que definen el plan corporal de la mayor parte de los filos actuales de animales han sido adquiridas gradualmente durante la temprana evolución de los metazoos. Al igual que con los demás grupos taxonómicos (por ejemplo clases, órdenes, familias, géneros, especies), las divisiones entre filos colapsan a medida que nos movemos hacia tiempos más cercanos respecto a sus ancestros comunes. El árbol de la vida continúa alto y erguido.

### Notas

1. Morris, J.D., 2008, The Burgess shale and complex life, *Acts & Facts* 37 (10): 13
2. Meyer, S.C., M. Ross, P. Nelson, & P. Chien. 2003. The Cambrian explosion: biology's big bang. Pp. 323-402 in J. A. Campbell & S. C. Meyer, eds., *Darwinism, Design and Public Education*: Michigan State University Press, Lansing, p. 326.
3. Meyer, S.C., M. Ross, P. Nelson, & P. Chien. 2003. The Cambrian explosion: biology's big bang. Pp. 323-402 in J. A. Campbell & S. C.

- Meyer, eds., *Darwinism, Design and Public Education*: Michigan State University Press, Lansing, p. 333.
4. Rozanov, A.Y., 1984, "The Precambrian-Cambrian boundary in Siberia," *Episodes* 7: 20-24. Rozanov, A.Y., and A.Y. Zhuravlev, 1992, "The Lower Cambrian fossil record of the Soviet Union," IN J.H. Lipps and P.W. Signor (eds.), *Origin and Early Evolution of the Metazoa*: Plenum, New York, p.205-282,
  5. Bowring, S.A., J.P. Grotzinger, C.E. Isachsen, A.H. Knoll, S.M. Pelechaty, and P. Kolosov, 1993, "Calibrating rates of Early Cambrian evolution," *Science* 261: 1293-1298.
  6. Gradstein, F.M., J.G.Ogg, A.G. Smith, et. al., 2004. *A Geologic Time Scale 2004*. Cambridge University Press.
  7. Amthor, J. E.; J.P. Grotzinger,; S. Schröder, S.A. Bowring, J. Ramezani, M.W. Martin, and A. Matter, 2003, "Extinction of *Cloudina* and *Namacalathus* at the Precambrian-Cambrian boundary in Oman". *Geology* 31: 431-434.
  8. Landing, E., A. English, and J.D. Keppie, 2010, "Cambrian origin of all skeletonized metazoan phyla - Discovery of Earth's oldest bryozoans (Upper Cambrian, southern Mexico)," *Geology* 38: 547-550.
  9. See the section "Before the explosion: What went bang?" below for details.
  10. See the discussion in the chapter "The Nature of Phyla" in Valentine J.W., 2004, *On the Origin of Phyla*, Univ. of Chicago Press. Also see Miller, K.B., 2003, "Common descent, transitional forms, and the fossil record," IN, K.B. Miller (ed.), *Perspectives on an Evolving Creation*, Wm. B. Eerdmans, Grand Rapids.
  11. Budd, G.E. and S. Jensen, 2000, "A critical reappraisal of the fossil record of the bilaterian phyla," *Biological Reviews* 75: 253-295. Conway Morris, S., 2000, "The Cambrian 'explosion': Slow-fuse or megatonnage?," *Proceedings of the National Academy of Science* 97(9): 4426-4429.
  12. Morris, J. 2008. The Burgess Shale and Complex Life. *Acts & Facts*. 37 (10): 13.
  13. Gubanov, A.P., A. V. Kouchinsky, and J. S. Peel, 1999, "The first evolutionary-adaptive lineage within fossil molluscs," *Lethaia* 32: 155-157. Kouchinsky, A.V., 1999, "Shell microstructures of the Early Cambrian *Anabarella* and *Watsonella* as new evidence on the origin of the Rostroconchia," *Lethaia* 32: 173-180.
  14. Meyer, S.C., M. Ross, P. Nelson, & P. Chien. 2003. The Cambrian explosion: biology's big bang. Pp. 323-402 in J. A. Campbell & S. C. Meyer, eds., *Darwinism, Design and Public Education*: Michigan State University Press, Lansing, p. 346.
  15. See the discussion in the chapter "The Nature of Phyla" in Valentine J.W., 2004, *On the Origin of Phyla*, Univ. of Chicago Press.
  16. A more expanded discussion of this topic can be found in Miller, K.B., 2003, "Common descent, transitional forms, and the fossil record," IN, K.B. Miller (ed.), *Perspectives on an Evolving Creation*, Wm. B. Eerdmans, Grand Rapids.
  17. C. Darwin, 1872, *On the Origin of Species by Means of Natural Selection*, 6th ed., p 234-255.
  18. Summaries of the early fossil record of life can be found in Schopf, J.W. (ed.), 1983, *Earth's Early Biosphere: Its Origin and Evolution*, Princeton University Press; and Knoll, A.H., 2003, *Life on a Young Planet: The First Three Billion Years of Evolution on Earth*, Princeton University Press. During the writing of this essay, a new fossil discovery from Australia has indicated the presence of possible sponge-grade metazoans in rocks 640-650 million years ago. See Maloof, A.C., et al., 2010, "Possible animal-body fossils in pre-Marinoan limestones from South Australia," *Nature Geoscience* doi:10.1038/ngeo934.
  19. Li, C-W., J-Y Chen, and T-E Hua, 1998, "Precambrian sponges with cellular structures," *Science* 279: 879-882. Xiao, S, X. Yuan, and A.H. Knoll, 2000, "Eumetazoan fossils in terminal Proterozoic phosphorites?," *Proceedings of the National Academy of Science* 97(25): 13684-13689.
  20. J-Y Chen, et al., 2000, "Precambrian animal diversity: Putative phosphatized embryos from the Doushanto Formation of China," *Proceedings of the National Academy of Science* 97 (9): 4457-4462. Xiao, S., and A.H. Knoll, 2000, "Phosphatized animal embryos from the Neoproterozoic Doushantuo Formation at Weng'an, Guizhou, south China," *Journal of Paleontology* 74 (5): 767-788. J-Y Chen et al., 2006, "Phosphatized polar lobe-forming embryos from the Precambrian of southwest China," *Science* 312: 163-165. Xiao, S., J.W. Hagadorn, C. Zhou, and X. Yuan, 2007, "Rare helical spheroidal fossils from the Doushantuo lagerstätte: Ediacaran animal embryos come of age?," *Geology* 35 (2): 115-118.
  21. Seilacher, A., 1999, "Biomat-related lifestyles in the Precambrian," *Palaos* 14: 86-93.
  22. Fedonkin, M.A., 1992, "Vendian faunas and the early evolution of metazoa," IN, J.H. Lipps and P.W. Signor (eds.), *Origin and Early Evolution of the Metazoa*, Plenum Press, New York, p.87-129. Jenkins, R.J.F., 1992, "Functional and ecological aspects of Ediacaran assemblages," IN, J.H. Lipps and P.W. Signor (eds.), *Origin and Early Evolution of the Metazoa*, Plenum Press, New York, p.131-176..
  23. Gehling, J.G., 1988, "A cnidarian of actinian-grade from the Ediacaran Pound Subgroup, South Australia," *Alcheringa* 12:299-314.
  24. Gehling, J. G., and Rigby, K., 1996, "Long expected sponges from the Neoproterozoic Ediacara fauna of South Australia," *Journal of Paleontology* 70(2): 185-195.
  25. Gehling, J.G., 1987, "Earliest known echinoderm -- a new Ediacaran fossil from the Pound Subgroup of South Australia," *Alcheringa* 11:337-345.
  26. Narbonne, G.M., M. Laflamme, C. Greentree, and P. Trusler, 2009, "Reconstructing a lost world: Ediacaran rangeomorphs from Spaniard's Bay, Newfoundland," *Journal of Paleontology* 83(4): 503-523.
  27. Conway Morris, S., 1993, "Ediacaran-like fossils in Cambrian Burgess Shale-type faunas of North America," *Palaontology* 36 (3): 593-635.
  28. Dzik, J., 2003, "Anatomical information content in the Ediacaran fossils and their possible zoological affinities," *Integrative and Comparative Biology* 43: 114-126. Fedonkin, M.A., 2003, "The origin of the Metazoa in light of the Proterozoic fossil record," *Paleontological Research* 7(1): 9-41.
  29. Fedonkin, M.A., and Waggoner, B.M., 1997, "The later Precambrian fossil *Kimberella* is a mollusc-like bilaterian organism," *Nature* 388:868-871.
  30. Crimes, T.P., 1992, "The record of trace fossils across the Proterozoic-Cambrian boundary," IN, J.H. Lipps and P.W. Signor (eds.), *Origin and Early Evolution of the Metazoa*, Plenum Press, New York, p.177-202. Zhu, M., 1997, "Precambrian-Cambrian trace fossils from eastern Yunnan, China: Implications for Cambrian explosion," IN Junyuan Chen, Yen-nien Cheng, and H.V. Iten (eds.), *The Cambrian Explosion and the*

- Fossil Record, Bulletin of the National Museum of Natural Science* No. 10 (Taichung, Taiwan, China), p. 275-312.
31. Chen, Z., S. Bengtson, C-M. Zhou, H. Hua, and Z. Yue., 2008, Tube structure and original composition of *Sinotubulites*: Shelly fossils from the late Neoproterozoic in southern Shaanxi, China, *Lethaia* 41: 37-45. Hofmann, H.J., and E.W. Mountjoy, 2001, *Namacalathus-Cloudina* assemblage in Neoproterozoic Miette Group (Byng Formation), British Columbia: Canada's oldest shelly fossils, *Geology* 29: 1091-1094. Grotzinger, J.P., W.A. Watters, and A.H. Knoll, 2000, Calcified metazoans in thrombolite-stromatolite reefs of the terminal Proterozoic Nama Group, Namibia, *Paleobiology* 26(3): 334-359.
  32. For detailed descriptions of the variety of small shelly fossils see: Rozanov, A.Y., and A.Y. Zhuravlev, 1992, "The Lower Cambrian fossil record of the Soviet Union" (p.205-282), and Jiang, Z-W., "The Lower Cambrian fossil record of China" (p.311-333), IN J.H. Lipps and P.W. Signor (eds.), 1992, *Origin and Early Evolution of the Metazoa*: Plenum, New York,
  33. Dzik, J., 1993, "Early metazoan evolution and the meaning of its fossil record," *Evolutionary Biology* 27:339-386. Conway-Morris, S., and J.S. Peel, 1995, "Articulated halkieriids from the Lower Cambrian of north Greenland and their role in early protostome evolution," *Philosophical Transactions of the Royal Society London B* 347:305-358. See also Caron, J-B., A. Scheltema, C. Schander, and D. Rudkin, 2006, "A soft-bodied mollusc with radula from the Middle Cambrian Burgess Shale," *Nature* 442: 159-163.
  34. Ramsköld, L., 1992, "Homologies in Cambrian Onychophora," *Lethaia* 25: 443-460. L. Ramsköld, L., and H. Xianguang, 1991, "New early Cambrian animal and onychophoran affinities of enigmatic metazoans," *Nature* 351: 225-228.
  35. Liu, J., D.Shu, J. Han, Z. Zhang, and X. Zhang, 2008, "Origin, diversification, and relationships of Cambrian lobopods," *Gondwana Research* 14:277-283.
  36. Chen, J-Y., L. Ramsköld, and G-G. Zhou, 1994, "Evidence for monophyly and arthropod affinity of Cambrian giant predators," *Nature* 264: 1304-1308. G. E. Budd, G.E., 1996, "The morphology of *Opabinia regalis* and the reconstruction of the arthropod stem group," *Lethaia* 29: 1-14.
  37. G. E. Budd, 1998, "Arthropod body-plan evolution in the Cambrian with an example from anomalocaridid muscle," *Lethaia* 31: 197-210.
  38. Skovsted, C. B., G.A. Brock, J.R. Paterson, L.E. Holmer, and G.E. Budd, 2008, "The scleritome of *Eccentrotheca* from the Lower Cambrian of South Australia: lophophorate affinities and implications for tommotiid phylogeny," *Geology* 36:171-174. Skovsted, C.B., et al., 2009, "The scleritome of *Paterimitra*: an Early Cambrian stem group brachiopod from South Australia," *Proceedings of the Royal Society B* 276: 1651-1656.
  39. Excellent descriptions of these fossil communities can be found in the following books: Briggs D., D. Erwin, and F. Collier, 1994, *The Fossils of the Burgess Shale* (Washington: Smithsonian Institution Press). Conway Morris, S., 1998, *The Crucible of Creation: The Burgess Shale and the Rise of Animals* (New York: Oxford Univ. Press). Chen J., and G. Zhou, 1997, "Biology of the Chengjiang Fauna," In Junyuan Chen, Yen-nien Cheng, and H.V. Iten (eds.), *The Cambrian Explosion and the Fossil Record, Bulletin of the National Museum of Natural Science* No. 10 (Taichung, Taiwan, China), p.11-105.
  40. Shu, D-G., et al., 2001, "Primitive deuterostomes from the Chengjiang Lagerstätte ( Lower Cambrian, China)," *Nature* 414: 419-424.
  41. Shu, D-G., S. Conway Morris, J. Han, Z-F. Zhang, and J-N. Liu, 2002, "Ancestral echinoderms from the Chengjiang deposits of China," *Nature* 430: 422-428.
  42. Shu, D-G., L. Chen, J. Han, and X-L. Zhang, 2001, "An early Cambrian tunicate from China," *Nature* 411: 472-473.
  43. Chen, J-Y., J. Dzik, G.D. Edgecombe, L. Ramskold, and G-Q. Zhou, 1995, "A possible early Cambrian chordate," *Nature* 377: 720-722. Chen, J-Y., D-Y Huang, and C-W. Li, 1999, "An early Cambrian craniate-like chordate," *Nature* 402: 518-522.
  44. Shu, D-G, et al., 1999, "Lower Cambrian vertebrates from south China," *Nature* 402: 42-46. Shu, D-G., et al., 2003, "Head and backbone of the early Cambrian vertebrate *Haikouichthys*," *Nature* 421: 526-529
  45. Hoffman, P.F. and D.P. Schrag, 2002, "The snowball Earth hypothesis: testing the limits of global change," *Terra Nova* 14: 129-155.
  46. Fike, D.A., J.P. Grotzinger, L.M. Pratt, and R.E. Summons, 2006, "Oxidation of the Ediacaran ocean," *Nature* 444: 744-747. 47. Brennan, S.T., T.K. Lowenstein, and J. Horita, 2004, "Seawater chemistry and the advent of biocalcification," *Geology* 32: 473-476.
  47. Brennan, S.T., T.K. Lowenstein, and J. Horita, 2004, "Seawater chemistry and the advent of biocalcification," *Geology* 32: 473-476.
  48. Bottjer, D., J. Hagadorn, and S. Dornbos, 2000, "The Cambrian Substrate Revolution," *GSA Today* 10 (9): 1-7. Dornbos, S.Q. and D.J. Bottjer, 2000, "Evolutionary paleoecology of the earliest echinoderms: Helicoplacoids and the Cambrian substrate revolution," *Geology* 28: 839-842.
  49. Butterfield, N.J., 2001, "Ecology and evolution of Cambrian plankton," IN, A.Y. Zhuravlev and R. Riding (eds.), *The Ecology of the Cambrian Radiation* (New York: Columbia University Press), p. 200-216.
- Título original:** *The Cambrian "Explosion," Transitional Forms, and the Tree of Life*. Este ensayo es una puesta al día y extensión de la Explosión Cámbrica, un desafío a la teoría de la evolución de Campbell D., y K.B. Miller, 2003 en Miller K.B. (ed.), *Perspectivas sobre una creación evolutiva*, Grand Rapids, M/M. B. Eerdmans. Publ.Co., p.182-204.
- Los Documentos BioLogos:** son textos publicados en la web de la BioLogos Foundation: <http://www.biologos.org> (Fundación BioLogos), en la que pueden descargarse copias gratuitas en formato pdf. Las opiniones aquí expresadas pertenecen al autor y no reflejan necesariamente la opinión de BioLogos.
- Traducción:** esta versión traducida ha sido preparada por el Centro de Ciencia y Fe: <http://www.cienciayfe.es> (perteneciente a la Fundación Federico Fliedner: <http://fliedner.es> C/ Bravo Murillo 85, 28003 Madrid, España) con el patrocinio del programa Evolution and Christian Faith de la BioLogos Foundation.
- Traductor:** Arantxa Bodeo Aldasoro (Dra. en Geología) y Fernando Caballero (Dr. en Geología).
- Fecha de publicación original:** Marzo 2011.
- Fecha de publicación en castellano:** Marzo 2015.