

Algunas consideraciones sobre el origen y evolución de los cordados

Rosalía Guerrero Arenas* y Katia Adriana González Rodríguez**

Recepción: 21 de febrero de 2011

Aceptación: 11 de agosto de 2011

* Universidad del Mar, Oaxaca, México.

** Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, México.

Correo electrónico: rosaliaguerreroa@gmail.com y katiagr30@gmail.com

Agradecemos a Eduardo Jiménez-Hidalgo (Universidad del Mar) por sus comentarios y críticas a una primera versión de este manuscrito.

Resumen. El origen y evolución de los primeros cordados es un tema que ha estado en debate por mucho tiempo. Las evidencias paleontológicas, junto con estudios moleculares, han producido diversas hipótesis sobre su origen; sin embargo, aún existe discrepancia en cuanto a los tiempos de divergencia de los taxones y sus posibles ancestros. El hallazgo de la fauna cámbrica de Chengjiang, China, así como el avance de nuevas técnicas, han aportado nuevos datos sobre los primeros cordados.

Palabras clave: primeros cordados, evolución de vertebrados, registro fósil de cordados, Chengjiang.

Some Considerations about the Origin and Early Evolution of Chordates

Abstract. The origin and early evolution of chordates has been in debate for many years. Paleontological and molecular studies have produced several hypotheses about their first appearance. Nevertheless, disagreement still exists concerning divergence times of taxa and possible ancestors. The discovery of the Cambrian Chengjiang fauna in China, as well as new technological advances, have contributed new data about chordates' first appearance.

Key words: first chordates, vertebrates evolution, chordates fossil record, Chengjiang.

Introducción

Uno de los problemas más antiguos en las ciencias naturales ha sido conocer y deducir el origen de los cordados. En los últimos 15 años, se ha realizado una serie de descubrimientos de diversos ejemplares fósiles, principalmente en China, los cuales han permitido tener una evidencia detallada de estas primeras criaturas. Más aun, la información se ha acrecentado debido a una mejora y perfeccionamiento de técnicas de biología molecular y embriología.

El objetivo de este ensayo es revisar algunos de los hallazgos más importantes en paleontología y biología molecular relacionados con los primeros cordados. Como información previa, se plantea un breve compendio acerca de sus características y sus relaciones con los demás grupos. Asimismo, se plantea una discusión sobre la relevancia de estos hallazgos y su trascendencia en el estudio de la evolución de estos organismos.

1. Características de los cordados y sus relaciones con otros grupos

El *phylum Chordata* (cordados), por definición, incluye aquellos animales con una notocorda o notocordio, una estructura delgada compuesta por células derivadas del mesodermo, la cual es incorporada en la columna vertebral en los craneados (o vertebrados) durante su desarrollo. Los cordados, como veremos más adelante, no solamente incluyen a los vertebrados (o craneados), sino a los hemicordados, cefalocordados y tunicados. Además de la notocorda, los cordados comparten la presencia de somitas, un cordón nervioso dorsal y la hipófisis en algún momento de su desarrollo (Bourlat *et al.*, 2006).

Hablar del origen de los cordados no se simplifica a hallar el organismo más antiguo de este taxón. Para encontrar una aproximación de estos primeros organismos, es necesario revisar su historia evolutiva y las relaciones filogenéticas



con otros grupos. En este afán por establecer el marco de las relaciones filogenéticas entre los organismos, es preciso descubrir los patrones y mecanismos de su evolución (Donoghue y Purnell, 2009). Tradicionalmente, la evidencia que soporta estos patrones y mecanismos, se ha derivado del estudio de caracteres morfológicos, embriológicos, celulares, y moleculares, los cuales han sido considerados de manera aislada. Ello ha creado desacuerdos en el establecimiento de las relaciones entre los organismos y, por lo tanto, de su clasificación.

Una de las características más utilizadas para agrupar a los animales se basa en su desarrollo embrionario. Existen dos grandes grupos de organismos de acuerdo con la formación de la boca y el ano a partir del blastoporo, durante la gastrulación. Éstos son los protostomados y deuterostomados. En los protostomados, la boca se forma primero (*protostomia* deriva del griego “primera boca”) en o cerca de la apertura del intestino. Dentro de este grupo se encuentran los moluscos y los artrópodos (Brusca y Brusca, 2003).

El segundo grupo son los deuterostomados, cuyo ano se forma antes que la boca (*deuterostomia* deriva del griego “segunda boca”). Los deuterostomados se distinguen tradicionalmente de otros animales bilaterales por varias características de su desarrollo, incluyendo los planes iniciales de su clivaje, el blastoporo y el origen del mesodermo en la embriogénesis (Blair y Hedges, 2005). Estos organismos se dividen en dos clados: los Ambulacraria que incluye a los hemicordados, equinodermos y xenoturbélidos, y los Chordata o cordados –cefalocordados, tunicados (o urocordados) y craneados (o vertebrados)– (Shu *et al.*, 2010) (ver figura 1).

Los hemicordados del clado Ambulacraria son organismos vermiformes marinos que incluye a los “gusanos bellota”. Pueden presentarse en colonias o ser solitarios. Existen dos clases de hemicordados: los enteropneustos o balanoglossos y los pterobranquios. Los primeros se caracterizan por tener una probóscis anterior, un collar medio y un tronco posterior, que le dan una apariencia alargada. Los pterobranquios viven en colonias, las cuales asemejan a los briozoarios e hidrozoarios (Ruppert y Barnes, 1996). En general, los hemicordados son sésiles o sedentarios, con una capacidad limitada para moverse. Aunque no tienen una notocorda, presentan un complejo corazón-riñón sostenido por una estructura similar (Ruppert y Barnes, 1996).

Los equinodermos son organismos con simetría radial pentámera, derivada de una simetría bilateral, presente en los estados larvarios. Poseen un endoesqueleto calcáreo compuesto por oscículos; además, tienen un sistema vascular

acuoso, para realizar funciones de locomoción, intercambio gaseoso, alimentación y recepción sensorial (Brusca y Brusca, 2003).

Los xenoturbélidos son organismos marinos bilaterales y vermiformes. Solamente se conoce un género (*Xenoturbella*) y dos especies, los cuales constituyen el *phylum* *Xenoturbellida*. Aunque en un principio se pensó que se encontraban relacionados con moluscos, Bourlat y colaboradores (2006) realizaron análisis filogenéticos con base en 170 proteínas nucleares y 13 proteínas mitocondriales, mostrando que *Xenoturbellida* es grupo hermano de los Ambulacraria. Algunos autores, como Smith (2008) consideran que Ambulacraria solamente agrupa a los equinodermos y a los hemicordados, por la evidencia obtenida en estudios de material genético nuclear y mitocondrial, además de la similitud en los genes *Hox*.

Respecto a la clasificación de los cordados y a sus relaciones con otros grupos, tradicionalmente se considera que el *phylum* *Chordata* constituye un grupo monofilético, debido a que sus miembros comparten cinco características: notocorda, tubo neural dorsal, endostilo, una cola muscular postanal y hendiduras branquiales (Swalla, 2007). Como ya se mencionó, el *phylum* *Chordata* incluye a los cefalocordados, tunicados (o urocordados) y craneados (o vertebrados).

Los cefalocordados, también conocidos como lanceolados o anfioxos, tienen forma parecida a peces y no exceden los cinco centímetros de longitud. Viven en las zonas costeras marinas, en fondos arenosos. Poseen un apéndice caudal aplanado, el cual les permite moverse en el agua. Los músculos del cuerpo son muy parecidos a los de los vertebrados, ya que se arreglan en bloques dispuestos longitudinalmente. La notocorda está presente en los adultos y permite un mayor soporte estructural al cuerpo (Brusca y Brusca, 2003).

Por otro lado, los tunicados o urocordados son animales marinos, sésiles y bilaterales, cuyo cuerpo está cubierto por una túnica exoesquelética (Ruppert y Barnes, 1996). Entre los tunicados se encuentran las ascidias o jeringuillas de mar. Poseen branquias faríngeas y dos sifones, los cuales emplean para su alimentación por suspensión. La notocorda es dorsal y está presente durante su desarrollo (Brusca y Brusca, 2003).

El tercer grupo de cordados, los craneados o vertebrados, posee varias características propias que incluyen: una notocorda que descansa ventralmente al cordón nervioso, plácodas dermales que se desarrollan en órganos de los sentidos, cresta neural, somitas musculares, hendiduras branquiales, esqueleto, y una cola postanal en alguna etapa de su desarrollo; además, con excepción de las lampreas, los vertebrados poseen dentina, esmalte y hueso (Khaner, 2007; Turner *et al.* 2010).

Dentro del *phylum Chordata* se consideraba a los cefalocordados como el grupo más próximo a los vertebrados debido a sus similitudes morfológicas. Sin embargo, de acuerdo con análisis filogenéticos recientes basados en caracteres moleculares, los tunicados aparecen como el grupo más cercano a los vertebrados (Delsuc *et al.*, 2006; Khaner, 2007).

Debido a las relaciones filogenéticas antes mencionadas, el origen de los cordados está íntimamente relacionado con el origen de los animales deuterostomados, por lo que, la información que se ha generado sobre los primeros deuterostomados, ayuda a clarificar el origen de los cordados.

2. Primeras ideas sobre cordados primitivos

El debate sobre el origen y evolución de los cordados se remonta a la última parte del siglo XIX (Holland y Chen, 2001). Sin embargo, hasta el avance de la tecnología durante el siglo pasado y debido a diversos descubrimientos paleontológicos, se pudo tener un desarrollo en el conocimiento de este grupo. No existe un consenso sobre la apariencia de los primeros cordados –aun más, de los primeros deuterostomados– ni de su posición en la filogenia de los metazoarios; no obstante, se coincide en la premisa de que estos organismos debieron tener aperturas faríngeas, equivalentes a las hendiduras branquiales, lo cual contribuyó a una cefalización (Shu *et al.* 2010). Cabe destacar que las hendiduras branquiales se consideran una característica primitiva de todos los deuterostomados (Smith, 2004).

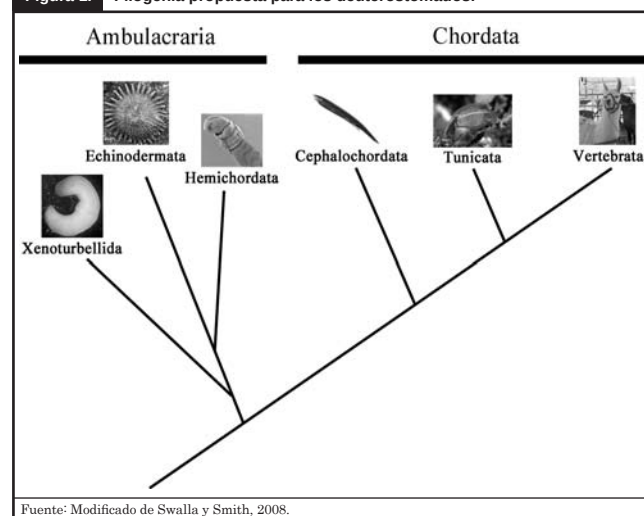
Durante mucho tiempo se ha considerado que el ancestro de los cordados debió ser un organismo filtrador, en forma de tunicado y con una larva morfológicamente similar a un renacuajo (Swalla, 2007). Se cree que estos animales debieron ser pequeños, pertenecientes a la meiofauna o eran filtradores epibénticos (Halanych, 2004). Por el tamaño y su composición, es difícil que pudieran preservarse en el registro fósil. Sin embargo, como se abordará en las siguientes secciones, el hallazgo de la fauna de Chengjiang en China, ha permitido sustentar más esta idea.

Entre las hipótesis que se han descartado sobre los primeros cordados, está la propuesta por Garstang en 1928, quien propuso que la larva de los equinodermos y hemicordados “evolucionó” en la

larva de las ascidias. Otra más es la hipótesis de Romer, quien propuso, en la década de 1960, que todos los deuterostomados evolucionaron a partir de un hemicordado colonial, un pterobranquio (Swalla, 2007). Ambas explicaciones han sido suprimidas por la evidencia molecular que se ha generado en los últimos años.

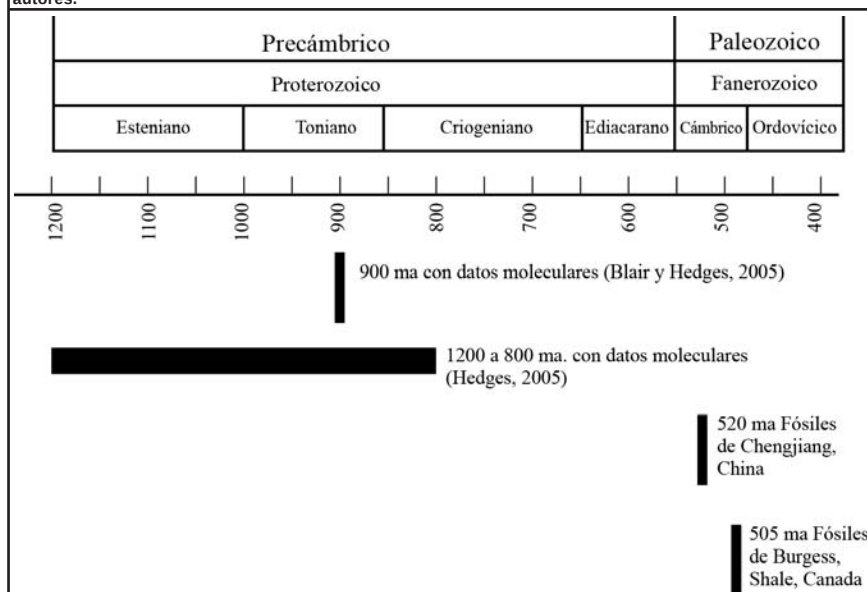
Entre las últimas propuestas sobre el ancestro de los cordados, se ha planteado que este organismo fue vermiforme y segmentado, por la presencia de metamerismo y miotomas; además, tuvo una notocorda dorsal, nervios dorsales huecos, una mucosa faríngea que le permitía la filtración y una cola post-anal que le permitía la locomoción (Swalla y Smith, 2008). Sin embargo, esta posición todavía no es consensuada.

Figura 1. Filogenia propuesta para los deuterostomados.



Fuente: Modificado de Swalla y Smith, 2008.

Figura 2. Comparación entre las diversas propuestas de la aparición de los cordados según diversos autores.



3. La evidencia fósil

En el Cámbrico Tardío, hace 543 millones de años (ma) aproximadamente, hubo una gran diversificación de varios grupos de metazoarios. Este evento tuvo una corta duración, hablando en tiempo geológico, por lo que se conoce como la explosión del Cámbrico. Algunos autores, como Prothero (2007), afirman que, en realidad, no fue un evento “instantáneo”, sino una serie de eventos paulatinos.

Durante la explosión del Cámbrico se dio un aumento del oxígeno atmosférico, provocado por la colonización continental de hongos y plantas, los cuales lixiviaron los suelos y rocas continentales (Hedges *et al.*, 2006). El material que se desprendió por erosión y meteorización, pudo llegar a los océanos y cambiar los ciclos biogeoquímicos, por lo que la concentración de minerales disponibles en el agua aumentó, generando así que los animales pudieran poseer materiales mineralizados en su cuerpo (Hedges *et al.*, 2006). Esto favoreció que numerosos grupos taxonómicos se preservaran en el registro fósil, incluyendo los primeros cordados.

Existen dos faunas que contienen los fósiles de los organismos que se consideran los primeros cordados. La primera de ellas es la fauna de Burgess Shale, la cual se encontró por primera vez en una cantera de Columbia Británica en Canadá, cuya edad se calcula en 505 millones de años, aproximadamente. Aunque se han encontrado otros afloramientos con fauna similar en otras partes del mundo, la localidad de Burgess Shale sigue siendo la más estudiada. Uno de los ejemplares procedentes de este sitio es *Pikaia*, el cual fue interpretado originalmente como un anélido, pero durante la década de los setenta fue asignado a los cefalocordados (Holland y Chen, 2001).

La segunda fauna se ubica en la parte central del sur de China, en la provincia de Yunnan. En la localidad de Chengjiang, del Cámbrico Tardío (hace 520 ma), se han descubierto varios ejemplares que tal vez representan los registros más antiguos de cordados, además de varios grupos de invertebrados como esponjas, anémonas, ctenóforos, braquiópodos, equinodermos, trilobites y artrópodos, entre otros (Hagadorn, 2002).

Este lugar representa un ambiente marino submareal eutrófico de baja energía, con el fondo suave y bien oxigenado. El abundante registro fósil se debe a su historia tafonómica, es probable que los organismos murieran por asfixia debida a incursiones repetidas de aguas con poco oxígeno, o por flujos repetidos de sedimento, los cuales provocaron un rápido enterramiento (Hagadorn, 2002).

Entre los descubrimientos más notorios de la localidad, están los organismos pertenecientes al *phylum Vetulicolia*, los cuales se consideran representantes de los primeros

deuterostomados, por sus características morfológicas. Este grupo incluye a los géneros *Didazoon*, *Pomatrum*, *Vetulicola* y *Xidazoon*. Los ejemplares tienen un cuerpo bipartito, con un lado anterior voluminoso y la parte posterior segmentada en siete partes; además, cuentan con cinco conjuntos de bolsas branquiales (Shu *et al.*, 2001).

Se cree que las bolsas branquiales de los ejemplares de *Vetulicola* son precursoras de los arcos branquiales, estructuras propias de los cordados. Además, presentan un manchón oscuro en la sección posterior, probablemente equivalente al endostilo —el cual se convierte en la glándula tiroidea en los vertebrados—. Debido a que el esqueleto es interno, ello sugiere que se trata de un derivado mesodermal (Shu *et al.*, 2001).

Los vetuliculados miden de cinco a seis centímetros y presentan una cola, así como una cámara anterior con aperturas faríngeas, patrón que se observa en los primeros peces. Por sus características morfológicas, se cree que *Vetulicola* fue un nadador activo, ya que presenta estructuras branquiales en forma de bolsas, las cuales se relacionan con un modo de vida activo (Shu *et al.*, 2001).

Otro grupo que se considera como uno de los cordados más basales es el de los yunnanozoos. Como lo mencionamos en el apartado anterior, el cordado ancestral debió tener una apariencia semejante a un pez, una cola postanal, branquias, notocorda y un desarrollo limitado de ojos y cerebro. Los yunnanozoos cumplen con estas características físicas (Swalla y Smith, 2008), ya que son organismos con una clara cefalización, ojos pequeños, miómeros laterales y branquias. Sin embargo, no todos los científicos que han estudiado a este grupo concuerdan con la interpretación que se hace de sus estructuras, por lo que todavía su posición como cordados es incierta.

Otros fósiles también han contribuido al debate sobre el origen de los cordados; tal es el caso de los conodontos, animales que fueron interpretados por muchos años como gnatostomados (mandibulados) basales o vertebrados por algunos autores como Donoghue *et al.* (2000, 2008). Existen numerosos registros de este grupo, desde el Cámbrico Temprano hasta el Triásico. La mayoría de estos registros comprenden aparatos bucales aislados; sin embargo, en años recientes se han encontrado organismos completos, que han permitido nuevas interpretaciones (Sweet y Donoghue, 2001; Turner *et al.*, 2010).

Los conodontos eran animales de cuerpo alargado y blando, con paquetes musculares en forma de “v”, tenían una pequeña cabeza provista de grandes ojos y un aparato bucal formado por varias hileras de denticulos cónicos de fosfato de calcio, los cuales presentaban cúspides y en algunos casos, ramificaciones y ornamentaciones. Estudios recientes sugieren que los

conodontos no son vertebrados, ya que están desprovistos de esqueleto dérmico, hueso, dentina y esmalte. Turner *et al.* (2010) sugieren que representan un grado evolutivo de los cefalocordados, similar al anfibio *Branchiostoma*.

4. Desacuerdos entre la paleontología y la biología molecular

Los hallazgos de la biología molecular en muchas ocasiones distan de coincidir con las interpretaciones paleontológicas, principalmente en las fechas calculadas para los diferentes eventos de divergencia y especiación (ver figura 2).

En biología molecular se utiliza una técnica denominada “relojes moleculares” que sirve para estimar los tiempos de divergencia de los genes y de especies, con el objeto de discernir la historia evolutiva de la vida (Hedges y Kumar, 2004). El número de aminoácidos reemplazados (o sustitución de nucleótidos) entre las especies refleja el tiempo transcurrido desde su último ancestro común. El tiempo de los eventos remotos, así como el grado de relación entre linajes contemporáneos puede ser determinado con base en las diferencias entre aminoácidos o nucleótidos (Rodríguez-Trelles *et al.*, 2005).

El reloj molecular se basa en la premisa de que el DNA y las secuencias de las proteínas evolucionan en una tasa que permanece relativamente constante en el tiempo. Una consecuencia directa de ello es que la diferencia genética entre dos especies, es proporcional al tiempo en que estas especies divergieron de su ancestro común según Ho (2008). Sin embargo, la variación en las tasas de evolución molecular a través del tiempo y entre los linajes no es siempre constante. En el cálculo de la divergencia en el tiempo, la dificultad más seria a la que se enfrentan los biólogos moleculares, es la calibración de la distancia genética, con el fin de obtener un estimado del cambio molecular por unidad de tiempo; esto es particularmente problemático con divergencias muy antiguas como las del Cámbrico (Fortey *et al.*, 2005). Aún existen problemas para establecer puntos de calibración adecuada y enraizar correctamente las filogenias. Para calibrar las edades se toman en cuenta los fechamientos derivados de estudios paleontológicos de eventos bien documentados.

La integración de la información fósil en los estudios moleculares sobre filogenias, ayuda a reconstruir el tiempo de diversificación de los linajes de los organismos, no obstante, en la mayoría de los estudios existen discrepancias. Los datos paleontológicos se ajustan para determinar el último tiempo de divergencia de los taxones, y es necesario usar métodos probabilísticos para establecer las fechas de origen. De acuerdo con Fortey *et al.* (2005), los fósiles utilizados para datar divergencias no pueden ser considerados como ancestros

directos de los taxones, pero siempre deben ser considerados como miembros de un plesión.

Hedges *et al.*, (2006) comentan que las fechas derivadas del estudio del registro fósil difieren de las calculadas por biología molecular debido a que los hallazgos de los primeros fósiles de cualquier grupo de organismo siempre son controversiales y sujetos a un escrutinio constante. Por ejemplo, el género *Grypania*, considerado como uno de los primeros fósiles de eucariontes y hallado en rocas fechadas en 1900 ma, fue estudiado posteriormente y reclasificado como procarionte.

Hedges *et al.* (2006) proponen, con base en relojes moleculares, que la edad estimada para el origen de los cordados debió fluctuar entre los 800 y 1200 ma. Otro autor que también ofrece una edad similar para este evento es Halanych (2004), quien menciona que la diversificación de los animales bilaterales debió ocurrir entre los 630 y 1200 ma. Estos datos no coinciden con la edad asignada a los sedimentos de Chengjian (520 ma).

Blair y Hedges (2005) proponen que el origen de los deuterostomados fue antes de la explosión del Cámbrico, hace 900 ma. También mencionan que la primera divergencia entre los Ambulacraria y los cordados ocurrió hace 896 ma. El desfase de 300 millones de años –al menos– puede explicarse por varias razones; los autores aluden a que los linajes pudieron haber aparecido antes de que se diversificaran durante el Cámbrico, y que gracias a cambios en el contenido químico del agua, el calcio pudo haber aumentado y con ello, la posibilidad de fosilizarse posteriormente, debido a que aumentó la biocalcificación. Además, establecen que algunos grupos, como los hemicordados, cefalocordados y urocordados divergieron antes de la glaciación global del Neoproterozoico.

Los relojes moleculares encuentran consistentemente una divergencia más temprana de los taxones estudiados, en comparación con el registro fósil. En la mayoría de estos estudios se han usado un número reducido de genes o proteínas. Sin embargo, en otros en los que se ha utilizado un número mayor de marcadores, la situación sigue siendo la misma (Hedges, 2005). La separación entre los cefalocordados (anfibios) y los vertebrados se dató aproximadamente hace 750 ma, usando nueve proteínas, sugiriendo que aún los grupos de animales relativamente cercanos, pueden tener tiempos de divergencia mayores (Hedges, 2005).

Algunos paleontólogos han argumentado que la falta de evidencia fósil de animales más antiguos que el Neoproterozoico tardío (600-700 ma) se debe a que todavía no habían evolucionado; sin embargo, otros paleontólogos consideran que la ausencia de evidencia fósil se debe a razones tafonómicas o a que los animales eran de talla pequeña y tenían cuerpos blandos, además de que tuvieron tasas evolutivas muy rápidas en el límite Precámbrico-Cámbrico (Fortey *et al.*, 2005).

Perspectiva del estudio

Datar el origen de cualquier tipo de animales es complicado, debido al sesgo del registro fósil y a los problemas que aún existen en la estimación de los relojes moleculares. Cada una de estas evidencias provee datos sobre el posible origen de los taxones en el pasado, pero ninguna de ellas puede ser considerada como exacta.

El estudio detallado de los deuterostomados encontrados en la fauna de Chengjiang y el descubrimiento de nuevos afloramientos fósiles y de nuevos ejemplares del Cámbrico, junto

con el empleo de nuevas técnicas y caracteres moleculares, además del uso de caracteres embriológicos y morfológicos, permitirán encontrar mayor número de evidencias sobre el origen y evolución de los cordados.

Es indudable que la conjunción de todos estos elementos es necesaria para completar el panorama de la evolución de los deuterostomados y por lo tanto, de los cordados. Por sí solos, ninguno de estos métodos es suficiente para dilucidar su origen, ya que cada uno de ellos presenta ciertas debilidades, que en años futuros podrían ser solucionadas.



Bibliografía

- Blair, J. E. y S. B. Hedges (2005). "Molecular Phylogeny and Divergence Times of Deuterostome Animals", *Molecular Biology and Evolution*. 22(11): 2275-2284.
- Bourlat, S. J.; T. Juliusdottir; C. J. Lowe; R. Freeman; J. Aronowicz; M. Kirschner; E. S. Lander; M. Thorndyke; H. Katano; A. B. Khon; A. Heyland; L. L. Moroz; R. R. Copley y M. J. Telford (2006). "Deuterostome Phylogeny Reveals Monophyletic Chordates and the New Phylum Xenoturbellida", *Nature*. 444: 85-88.
- Brusca, R. C. y G. J. Brusca (2003). *Invertebrates*. United States of America, Sinauer.
- Delsuc, F.; H. Brinkmann; D. Chourrout y H. Philippe (2006). "Tunicates and Not Cephalocordates are the Closest Living Relatives of Vertebrates", *Nature*. 439: 965-968.
- Donoghue, P. C. J.; P. L. Forey y R. J. Aldridge (2000). "Conodont Affinity and Chordate Phylogeny", *Biological Reviews*. 75: 191-251.
- Donoghue, P. C. J.; M. A. Purnell; R. J. Aldridge y S. Zhang (2008). "The Interrelationships of "Complex" Conodonts (Vertebrata)". *Journal of Systematic Palaeontology*. 6 (2): 119-153.
- Donoghue, P. C. J. y M. A. Purnell (2009). "The Evolutionary Emergence of Vertebrates From Among Their Spineless Relatives", *Evolution: Education and Outreach*. 2: 204-212.
- Fortey, R. A.; J. Jackson y J. Strugnell (2005). "Phylogenetic Fuses and Evolutionary Explosions: Conflicting Evidence and Critical Tests", in Donoghue, C. J. y Smith, M. P. (eds.). *Telling the Evolutionary Time: Molecular Clocks and the Fossil Record*. Systematics Association-CRC Press.
- Garstang, W. (1928). "The Morphology of the Tunicata and its Bearing on the Phylogeny of the Chordata", *Quarterly Journal of Microscopical Science*. 72: 51-187.
- Hagadorn, J. W. (2002). "Chengjiang: Early Record of the Cambrian Explosion", In Bottjer, D. J.; W. Etter; J. W. Hagadorn y C. M. Tang (eds.). *Exceptional fossil preservation: a unique view on the evolution of marine life*. Columbia University Press, New York.
- Halanych, K. M. (2004). "The New View of Animal Phylogeny", *Annual Review in Ecology, Evolution and Systematics*. 35: 229-256.
- Hedges, S. B. y S. Kumar (2004). "Precision of Molecular Time Estimates", *Trends in Genetics*. 19: 200-206.
- Hedges, S. B. (2005). "Molecular Clocks and a Biological Trigger for Neoproterozoic Snowball Earth Events and the Cambrian Explosion", In Donoghue, C. J. y M. P. Smith, (eds.). *Telling the Evolutionary Time: Molecular Clocks and the Fossil Record*. Systematics Association-CRC Press.
- Hedges, S. B.; F. U. Battistuzzi y J. E. Blair (2006). "Molecular Timescale of Evolution in the Proterozoic", in Xiao, S. y A. J. Kaufman (eds.). *Neoproterozoic Geobiology and Paleobiology*. Springer.
- Ho, S. (2008). "The Molecular Clock and Estimating Species Divergence", *Nature Education*. 1(1): 1-2.
- Holland, N. D. y J. Chen (2001). "Origin and Early Evolution of the Vertebrates: New Insights from Advances in Molecular Biology, Anatomy, and Palaeontology", *Bioessays*. 23: 142-151.
- Khaner, O. (2007). "Evolutionary Innovations of the Vertebrates", *Integrative Zoology*. 2: 60-67.
- Prothero, D. R. (2007). *Evolution. What the fossils say and why it matters*. New York, Columbia University Press.

- Rodríguez-Trelles, F.; R. Tarrío y F. Ayala (2005). "Molecular Clocks: Whence and Whither?", in Donoghue, C. J. y M. P. Smith (eds.). *Telling the Evolutionary Time: Molecular Clocks and the Fossil Record*. Systematics Association-CRC Press.
- Ruppert, E. E. y R. D. Barnes (1996). *Zoología de los invertebrados*. México. McGraw-Hill Interamericana.
- Shu, D. G.; S. Conway Morris; J. Han; L. Chen; X. L. Zhang; Z. F. Zhang; H. Q. Liu; Y. Li y J. N. Liu (2001). "Primitive Deuterostomes from the Chengjiang Lagerstätte (Lower Cambrian), China", *Nature*. 414: 419-424.
- Shu, D. G.; S. Conway Morris; Z. F. Zhang y J. Han (2010). "The Earliest History of the Deuterostomes: the Importance of the Chengjiang Fossil-Lagerstätte", *Proceedings of the Royal Society*. 277: 165-174.
- Smith, A. B. (2004). "Deuterostome Phylogeny and the Interpretation of Problematic Fossil Echinoderms", in Heinzeller, T. y J. C. Nebelsick (eds.). *Echinoderms: Munchen*. Taylor y Francis Group.
- Smith, A.B. (2008). "Deuterostomes in a Twist: the Origins of a Radical New Body Plan", *Evolution y Development*. 10.
- Swalla, B. J. (2007). "New Insights Into Vertebrate Origins", in Moody, S. (ed.). *Principles of developmental genetics*. Elsevier Press.
- Swalla, B. J. y A. B. Smith (2008). "Deciphering Deuterostome Phylogeny: Molecular, Morphological and Palaeontological Perspectives", *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*. 363: 1557-1568.
- Sweet, W. C. y P. C. Donoghue (2001). "Conodonts: Past, Present and Future", *Journal of Paleontology*. 75: 1174-1184.
- Turner, S.; C. J. Burrow; H. P. Schultze; A. Blicke; W. E. Reif; C. B. Rexroad; P. Bultynck y G. S. Nowlan (2010). *False Teeth: Conodont-Vertebrate Phylogenetic Relationships Revisited*. Geodiversitas. 32 (4): 545-594.

Encrucijadas urbanas



Como si ayer fuera hoy



Obelisco en la Plaza



Autos en espera



Hacia el abismo



Vericuetos