

Murero y la explosión del Cámbrico: controversias acerca de este acontecimiento

Murero and the Cambrian explosion: Controversies about this event

RODOLFO GOZALO¹, JOSÉ ANTONIO ANDRÉS², JUAN B. CHIRIVELLA MARTORELL¹,
MARÍA EUGENIA DIES ÁLVAREZ³, JORGE ESTEVE⁴, JOSÉ ANTONIO GÁMEZ VINTANED¹,
EDUARDO MAYORAL⁵, SAMUEL ZAMORA⁴ Y ELADIO LIÑÁN⁴

¹ Departamento de Geología, Universitat de València, E-46100 Burjassot (Valencia). C/e: rodolfo.gozalo@uv.es, jchirive@xtec.net, j.antonio.gomez@uv.es

² Departamento de Educación, Cultura y Deportes. Gobierno de Aragón. Avda. Gómez Laguna, n.º 25, E-50009 Zaragoza. C/e: jaandres@aragon.es

³ Departamento de Didáctica de las Ciencias Experimentales, Facultad de Ciencias Humanas y de la Educación, Universidad de Zaragoza, c/Valentín Cardener, n.º 4, E-22003 Huesca. C/e: medies@unizar.es

⁴ Área y Museo de Paleontología, Facultad de Ciencias, Universidad de Zaragoza, c/Pedro Cerbuna, n.º 12, E-50009 Zaragoza. C/e: jorgeves@unizar.es, samuel@unizar.es, linan@unizar.es

⁵ Departamento de Geodinámica y Paleontología, Facultad de Ciencias Experimentales, Campus de El Carmen, Universidad de Huelva, E-21071 Huelva. C/e: mayoral@uhu.es

Resumen La explosión cámbrica es, posiblemente, el principal acontecimiento de la historia de la vida desde su aparición hace unos 4.000 millones de años. Su estudio, que ha sido fuente de controversias desde el s. XIX, suscita en la actualidad una intensa investigación y no poca polémica. En este trabajo se describen algunas biotas que antecedieron a la explosión cámbrica, se describe ésta y se discuten las posibles causas de este acontecimiento. Los yacimientos cámbricos de conservación excepcional resultan clave para comprender este bioevento, y aquí se sintetizan los de las Pizarras de Burgess (*Burgess Shale*) en Canadá y el de Murero en España. Sobre este último se expone también su utilidad como recurso didáctico.

Palabras clave: Paleontología, Ediacara, explosión del Cámbrico, Pizarras de Burgess, Murero.

Abstract *The Cambrian explosion of life is perhaps the most important event since the appearance of life on Earth some 4.000 million years ago. The explosion was a controversial issue since the 19th century and still provokes intense research and polemics. In this paper we describe some late Precambrian biotas, along with the Cambrian explosion itself; its probable causes are also discussed. Cambrian sites bearing exceptionally-preserved fossils are key for understanding this major bioevent. Two of them are herewith synthesised: the Burgess Shale in Canada and Murero in Spain; as for the latter, its utility as didactic resource is also given.*

Keywords: *Palaeontology, Ediacara, Cambrian explosion, Burgess Shale, Murero.*

INTRODUCCIÓN

Uno de los hitos evolutivos de la vida en la Tierra lo constituye la radiación o explosión del Cámbrico. Ya Charles Darwin (1809-1882) era consciente de que se trataba de un hecho singular, para el que no tenía explicación y que suponía uno de los mayores problemas para su teoría, tal y como expresaba en el capítulo X de *El origen de las especies* (Darwin, 1859): “Por lo tanto, si la teoría es verdadera, es indiscutible que antes de que se depositase el estrato cámbrico inferior, transcurrieron largos periodos [...] los seres vivos hormigueaban en el mundo [...]

A la pregunta de por qué no encontramos ricos depósitos fosilíferos antiguísimos anteriores al sistema Cámbrico, no puedo dar respuesta alguna satisfactoria [...]

El caso tiene que quedar por ahora inexplicado y puede presentarse realmente como un argumento válido contra las opiniones que aquí se sostienen”

En el s. XIX quedó claro que en la base de lo que se denominó Cámbrico ocurría un fenómeno peculiar y único en la historia geológica, y que estos estratos contenían una enorme abundancia y variedad de fósiles en relación con los estratos

Fig. 1. Escala estratigráfica del Neoproterozoico y Cámbrico, modificada de Ogg (2008). Se incluyen una correlación con la escala regional del Cámbrico para la región Mediterránea (ver Liñán et al., 2002).

Eratema	Sistema	Serie	Piso	m.a.	Pisos regionales	
Paleozoico	Ordovícico	Inferior	Tremadociense	488,3±1,7		
			Furongiense	Piso 10		492*
				“Jiangshaniense”		496*
	Paibiense	499		Languedociense Caesaraugustiense Leonienne Bilbiliense Marianiense Ovetiense		
	Serie 3	Guzhangienne	503			
		Drumiense	506,5			
		Piso 5	510*			
	Serie 2	Piso 4	515*		Cordubiense	
		Piso 3	521*			
		Piso 2	528*			
		Terreneuviense	Fortuniense	542±1,0		
	Neoproterozoico	Ediacárico			635	
Criogénico			850			
Tónico			1000			

inferiores a los que denominaron precámbricos. Como estos fósiles eran muy parecidos en organización a los animales actuales, el comienzo del Cámbrico fue elegido como el punto inicial tanto del Eón Fanerozoico (que significa Eón de la vida animal visible) como de su primera Era llamada por ello Primaria o Paleozoica (etimológicamente, Era de los animales antiguos).

Desde entonces se ha avanzado mucho en el conocimiento sobre esta transición, aunque sigue habiendo aspectos poco claros y diferentes puntos de vista. Durante el s. XX se descubrieron numerosos fósiles precámbricos, especialmente los representantes de la conocida como fauna de Ediacara, pero aún así sigue existiendo un salto muy notable entre las morfologías y diversidad de estos fósiles precámbricos y los que aparecen en el Cámbrico, cuya base se sitúa, en la actualidad, en -542 millones de años (Fig. 1). También se ha avanzado muchísimo en el conocimiento del Cámbrico, sobre todo gracias al

descubrimiento y análisis de yacimientos con fósiles de conservación excepcional, conocidos como *Fossil Lagerstätten*. El primero y mejor estudiado de todos ellos es el de la *Burgess Shale* descubierto en 1909 por Charles D. Walcott (ver Conway Morris, 1998).

Los *Fossil Lagerstätten* del Cámbrico corresponden a dos modelos principales, los denominados de tipo *Burgess* y los de tipo *Orsten*. Los primeros se hallan generalmente en rocas detríticas de grano fino con edades mayoritariamente del Cámbrico inferior y medio. En los de tipo *Orsten* los fósiles aparecen fosfatizados o silicificados en tres dimensiones, conservan distintas partes, como los apéndices, y la mayoría de ellos son de edad Furongiense (el antiguo Cámbrico superior).

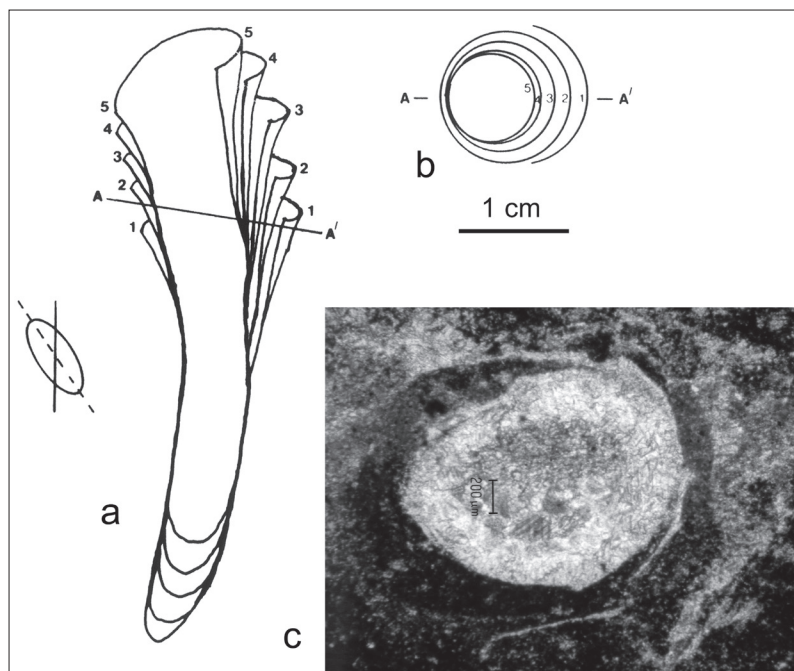
Para una aproximación sencilla al tema de la diversificación de los animales y la transición Precámbrico/Cámbrico tanto en España como a nivel global, véase Liñán & Gámez Vintaned (1999) y Liñán et al. (2009), así como el documental divulgativo Liñán & Bayón (2009).

LA BIOTA DE EDIACARA

El último periodo de la Era Neoproterozoica es el Ediacárico (Fig. 1). En él se registra la primera gran diversificación de los eucariotas multicelulares, la llamada biota de Ediacara (ver Fedonkin et al., 2007, para una panorámica muy completa de los fósiles de este periodo). En el Ediacárico, los organismos de pared orgánica como los acritarcos son menos diversos que posteriormente, pero aún así son abundantes. Lo mismo ocurre con las algas de gran tamaño y con abundantes ramificaciones denominadas *Vendotaenia*. También en estos momentos aparecen los primeros arrecifes (de dimensiones modestas) con organismos dotados de esqueleto calcificado, correspondientes a los géneros cosmopolitas *Cloudina* (Fig. 2), los cuales se han relacionado clásicamente con animales diploblásticos.

La Fauna de Ediacara, propiamente dicha, es la primera evidencia inequívoca de animales pluricelu-

Fig. 2. *Cloudina*. a, b: secciones tipo (a, longitudinal; b, oblicua; inspiradas en Grant, 1990). c: sección oblicua de un ejemplar en lámina delgada procedente de las calizas véndicas de Tirteafuera (Ciudad Real); MPZ 2007/1465. (Fotografía por cortesía del Museo Paleontológico de la Universidad de Zaragoza. Reproducido con permiso de la Sociedad Española de Paleontología.)



La extinción finiprecámbrica dará al traste con la biota de Ediacara y con los primeros animales calcáreos, siendo reemplazados ya en la base del Cámbrico por numerosos grupos de animales con concha, en muchos casos de composición fosfática. Sin duda, el final del Precámbrico fue un momento especial en la historia de la Tierra, durante el cual, según los datos geológicos de que se dispone, se produjeron importantes cambios tectónicos, climáticos y oceanográficos a escala global, que propiciaron extinciones en masa, entre ellas, la de la “fauna de Ediacara” (Brasier, 1992). La subsiguiente aparición de un modelo explosivo de evolución, conocido como la radiación evolutiva de la base del Cámbrico, como se ha dicho, dará lugar a la mayor diversificación registrada en los animales (disparidad o número de planes corporales diferentes) y a la aparición de la mayoría de los filos que conocemos en la actualidad.

EL INICIO DE LA VIDA EN LOS CONTINENTES Y LA EXPLOSIÓN CÁMBRICA

Durante mucho tiempo se pensó que durante el Precámbrico la vida estuvo circunscrita a las aguas marinas. Sin embargo, cada día hay más evidencias de que organismos primitivos como bacterias, protistas, musgos, hongos poblaron las tierras continentales a partir de unos 1.000 m.a. (Horodisky & Knaugth, 1994; Heckman *et al.*, 2001) e incluso líquenes hace unos 600 m.a. (Kennedy *et al.*, 2006; Yuan *et al.*, 2005). Su presencia implicaría cambios no sólo en el oxígeno atmosférico sino también en la composición de los sedimentos terrestres (Kennedy *et al.*, 2006).

Recientes estudios sobre la relación isotópica $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ obtenidos en carbonatos neoproterozoicos indican que los valores bajos de esta relación son

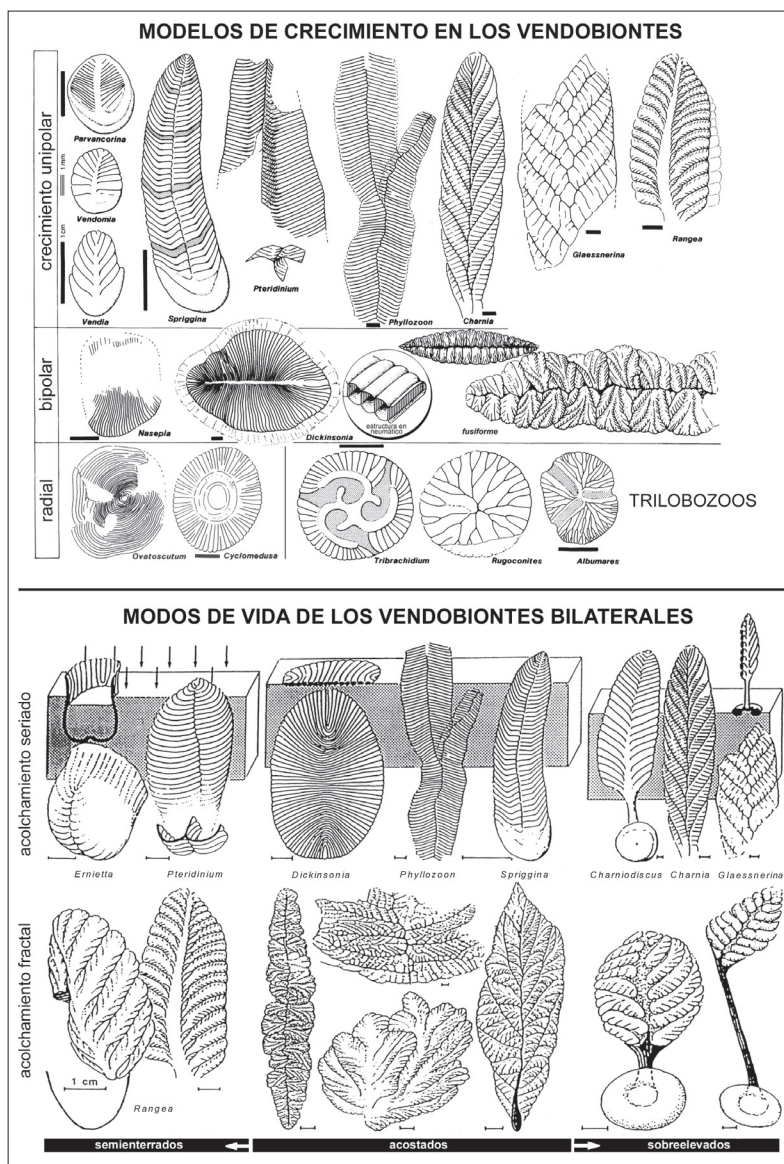


Fig. 3. Ejemplos de distintos fósiles de la biota de Ediacara (según Seilacher, 1996). (Reproducido con permiso de la Universidad de Zaragoza.)

considerados como una evidencia singular de perturbaciones del ciclo del carbono que implicaría una total oxidación de la materia orgánica en el océano y el completo colapso de la productividad. Knauth & Kennedy (2009) recopilan los datos de isótopos de carbono y oxígeno de carbonatos marinos precámbricos y llegan a la conclusión de que los fenómenos analizados son idénticos a los que se dan en los bien conocidos ejemplos de calizas costeras del Fanerozoico cuando las aguas del fondo reciben un gran influjo del carbono fotosintético procedente de la fitomasa terrestre (el C es inicialmente precipitado en el océano como calcita y/o aragonito metaestable y posteriormente transformado en calcita baja en magnesio y/o dolomita durante el proceso de litificación). Esta entrada del carbono terrestre no aparece en carbonatos más antiguos de 850 m.a. De ello se infiere que existió una explosión de las comunidades fotosintéticas sobre los medios terrestres al final del Precámbrico, lo que facilitó el aumento del oxígeno atmosférico necesario para la expansión de la vida animal.

LA EXPLOSIÓN CÁMBRICA Y LA REVOLUCIÓN AGRONÓMICA DEL LÍMITE PROTEROZOICO-FANEROZOICO

Durante el Precámbrico la Tierra estuvo dominada por una biosfera microbiana, que dio paso a otra Tierra cuyos mares estuvieron densamente poblados por criaturas multicelulares en el Cámbrico, iniciándose este proceso hace unos 542 m.a. y teniendo lugar de una manera relativamente rápida. Desde un punto de vista paleontológico, esta radiación se distingue básicamente por tres datos relevantes: por un lado se observa un cambio en los modelos de comportamiento animal (reflejado por las pistas fósiles), además se evidencia la diversificación de los animales eucelomados con esqueleto o sin él (que llevarían a las biotas de “tipo *Burgess Shale*”) y por último se observa la diversificación de los microbios calcáreos.

Desde un punto de vista biológico, la explosión cámbrica produjo, además de la diversificación de los metazoos triploblásticos, algunas innovaciones morfológicas importantes: primeros planes corporales segmentados, conchas, otros tipos de exoesqueletos, apéndices y notocorda. Esto es, repentinamente se generó una importante cantidad de diversidad morfológica en los mares, que básicamente conocemos por la presencia de una serie de yacimientos excepcionales, *Fossil Lagerstätten*, como son los de las Pizarras de Burgess (*Burgess Shale*; Canadá; Briggs *et al.*, 1994) y Chengjiang (China: Hou *et al.*, 2004) entre otros, a los que debe añadirse el de Murero en España (Liñán *et al.*, 2008). Dentro de estas faunas se encuentran organismos cuyos planes corporales son tan atípicos que han resultado difíciles de asignar a ningún filo actual. En los años 80 y 90 del siglo pasado se llegó a pensar que muchos de ellos eran filos que habían desaparecido y de los que sólo se conocía una especie. Pero estudios más recientes han mostrado que muchos de estos fósiles problemáticos son, de hecho, miembros o parientes próximos de filos actuales. Desde esta perspectiva, se piensa que el número de filos cámbricos no debería ser mucho mayor que el de los actuales.

Los primeros cambios que se registran en los estratos cámbricos (y que sirven para identificar el límite Precámbrico/Cámbrico) se producen en las estructuras etológicas (icnofósiles). En efecto, aparecen dos nuevos tipos de pistas fósiles: las pistas de artrópodos llamadas *Monomorphichnus lineatus* (cuyos productores rascan con sus apéndices la capa orgánica depositada en el fondo, para alimentarse) y las madrigueras de alimentación denominadas *Phycodes pedum* (consistentes en una madriguera principal de la que parten ramificaciones cortas hacia un lado). Ambos tipos de pistas fósiles (además de otros tipos que también hacen su aparición ahora) ponen de relieve la existencia de

nuevos grupos biológicos y de nuevas estrategias etológicas, cuyos patrones de comportamiento son bastante más complejos que los reconocidos en el Precámbrico. Algunos de los nuevos grupos de organismos tenían una gran capacidad para bioturbar el sustrato, mezclando un espesor considerable de éste. Ello supuso la reducción del espesor de los otrora densos tapices algales que caracterizaban los fondos marinos del Precámbrico, permitiendo una mejor circulación de fluidos en los intersticios del sedimento del fondo y una más eficaz comunicación de éste con la columna de agua, garantizándose así una mayor oxigenación del medio bentónico, a la vez que la productividad microbiana aumentó exponencialmente. Este fenómeno, denominado por Seilacher & Pflüger (1994) la “revolución agronómica” del Precámbrico/Cámbrico, cambiará la naturaleza de los ecosistemas marinos en la historia geológica, del mismo modo que la roturación de tierras por el hombre cambió la de los ecosistemas terrestres a partir del Neolítico (Fig. 4). Se inauguran así los ecosistemas de tipo “moderno”, con cadenas tróficas largas, organizadas en sucesivos niveles y mucho más complejas.

LA EXPLOSIÓN CÁMBRICA Y EL PROCESO GENERALIZADO DE ESQUELETIZACIÓN

Lo que observaron los naturalistas durante el s. XIX, entre ellos Darwin, fue la radiación de los organismos con esqueleto; fundamentalmente algas calcáreas, moluscos, braquiópodos, equinodermos, trilobites, poríferos silíceos, arqueociatos (un grupo extinto relacionado con los esponjas) y otros microfósiles conchíferos de asignación biológica problemática, ya sea calcíticos (como los pelagiélidos y anabarátidos, relacionados con los moluscos), ya fosfáticos (como los conodontos, relacionados con los cordados). Lo que más llamaba la atención es que todos estos fósiles aparecían en el registro fósil por primera vez, haciéndolo con una abundancia y distribución inauditas, sin que se conocieran formas orgánicas previas. La búsqueda de estos predecesores llevó a confundir algunas estructuras de rocas serpentínicas con posibles foraminíferos gigantes, como fue el caso del *Eozoon canadense* identificado por Dawson en 1863, lo que derivó en una importante polémica entre paleontólogos transformistas y no transformistas. Finalmente se demostró que *Eozoon* no correspondía a ningún ser vivo (ver O'Brien, 1970).

A partir de comienzos del s. XX, cuando Walcott halló en Canadá el yacimiento de las Pizarras de Burgess, se detectó también una radiación de organismos de cuerpo blando de fosilización excepcional a los que se llamó la biota de *Burgess Shale*; biota que, cuando se conoció mejor su enorme diversidad hacia la década de 1980-90 y se empezaron a des-

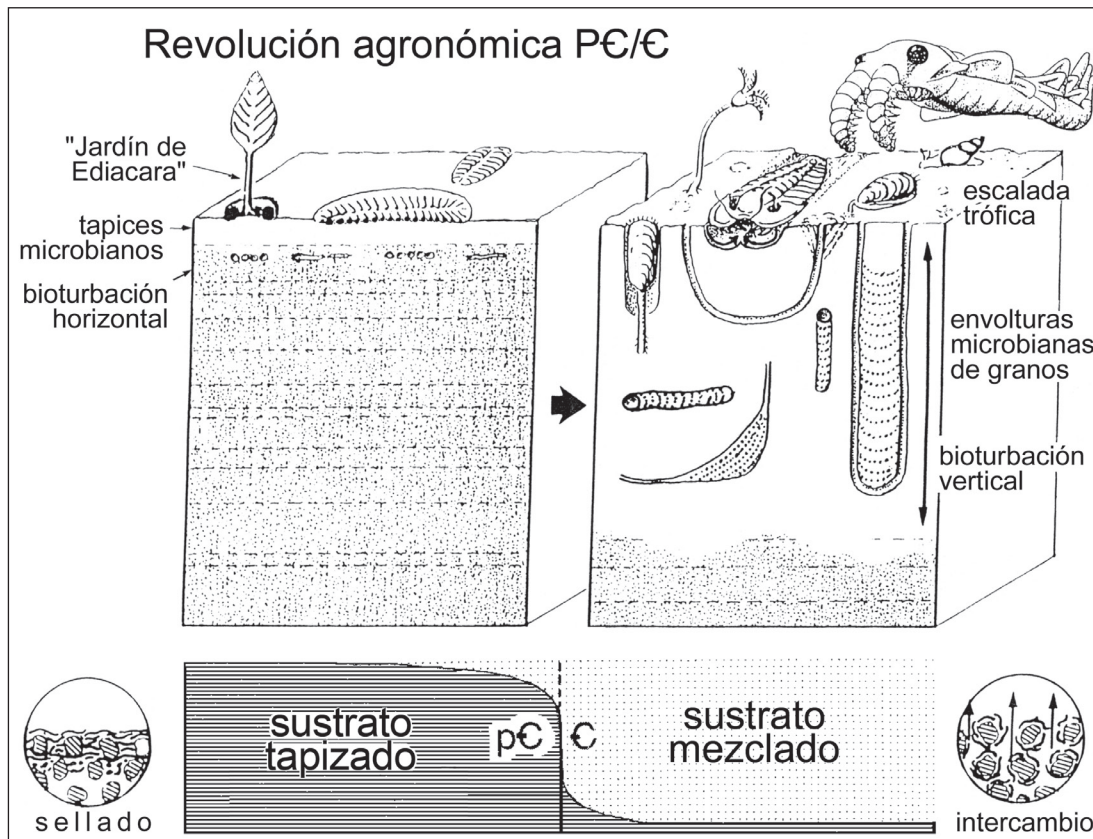


Fig. 4. Revolución agronómica de la base del Cámbrico (modificada de Seilacher, 1996). (Reproducido con permiso de la Universidad de Zaragoza.)

cribir hasta una treintena de localidades repartidas por todo el mundo, dio pie para que muchos investigadores comenzaran ya a llamar a esta radiación evolutiva la explosión cámbrica de la vida.

LA BIOTA DE BURGESS SHALE

El yacimiento de las Pizarras de Burgess (*Burgess Shale*) está situado en Burgess Pass (Parque Nacional de Yoho), cerca de la localidad de Field, en el sureste de la Columbia Británica (Canadá). Fue descubierto en 1909 por el paleontólogo estadounidense Charles Doolittle Walcott en lo que se conoce actualmente como “cantera Walcott” (Walcott Quarry). Posteriormente, los encargados de continuar los estudios fueron equipos del Servicio Geológico de Canadá, la Universidad de Cambridge (Reino Unido) y el Royal Ontario Museum (Toronto, Canadá).

La biota de *Burgess Shale*, de edad Cámbrico medio, está compuesta por numerosos organismos de cuerpo blando que incluyen: cianobacterias, algas clorofitas, algas rodofitas (como *Dalyia*), poríferos (como *Choia*, *Crumillospongia*, *Eiffelia*, *Halichondrites*, *Leptomit*, *Pirania* y *Vauxia*), cnidarios (como *Mackenzia*), ctenóforos, artrópodos (algunos de difícil asignación como *Marrella*, *Yohoia*, *Burgessia*; otros, como *Canadaspis*, pertenecientes a los crustáceos; o a los aracnomorfos, como *Sanctacaris*), lobópodos (como *Aysheaia* y *Hallucigenia*), anélidos poliquetos (como *Burgessochaeta* y *Peronochaeta*), priapulidos (como *Ancalagon*, *Ottoia*, *Selkirkia* y *Lo-*

uisella), cordados (*Pikaia*). Junto a ellos aparecen otros grupos de difícil asignación biológica como los coeloscleritofóridos (*Wiwaxia* y *Chancelloria*) y otros (*Anomalocaris*, *Opabinia*, *Dinomischus* y *Scenella*). A estos grupos de cuerpo blando hay que añadir otros de esqueleto biomineralizado como braquiópodos (*Dictyonina*), artrópodos (con 15 géneros de trilobites, incluyendo formas sin esqueleto como *Naraoia*), hiolitos (como *Hyolithes*), equinodermos (como *Echmatocrinus*) y hemicordados.

En cuanto a la formación de este yacimiento, en general se acepta que los cuerpos fueron arrastrados desde una plataforma marina anexa hacia un área más profunda por eventos de turbidez (de hecho, el yacimiento de las Pizarras de Burgess en la cantera Walcott está delimitado por el escarpe carbonatado de la Formación Cathedral). El medio donde se depositaron estos cuerpos estaba muy empobrecido en oxígeno (lo que favoreció la conservación de los tejidos blandos), si bien se observan evidencias (en forma de pistas fósiles de bioturbación) de episodios de una mejor oxigenación que permitían la vida bentónica.

El modo exacto de conservación de los tejidos de estos organismos de cuerpo blando es otro de los enigmas por resolver. Así, Orr *et al.* (1998) aplicaron el método del mapa de elementos a este caso, determinando la abundancia relativa de elementos químicos en las diferentes partes de un fósil y de la matriz adyacente. El mapa de elementos obtenido confirmó la presencia de C orgánico en los fósiles, pero asociado a él había otros minerales, con pre-

dominio de aluminosilicatos hídricos que presumiblemente fueron producidos por la diagénesis y el metamorfismo de minerales de la arcilla (Conway Morris, 1990), mientras que cuando existían Fe y S asociados el mineral era pirita. Con este mismo método, y basándose en valores parecidos de concentraciones de elementos, Orr *et al.* (1998) pudieron relacionar partes distantes entre sí en la morfología de un fósil como pertenecientes a un mismo sistema (digestivo, locomotor, visual, etcétera).

De acuerdo con estas ideas, los aluminosilicatos que actualmente conforman el fósil no serían un producto sedimentario introducido durante o inmediatamente después del enterramiento, como se planteaba en modelos iniciales, pues los huecos creados durante la descomposición deberían haberse cerrado por colapso y subsiguiente compactación impidiendo el relleno posterior de minerales diagenéticos. En lugar de ello, dichos aluminosilicatos deben de haber sido “introducidos” después del enterramiento pero antes del colapso y compactación del organismo, y por lo tanto su origen sería diagenético temprano. La composición elemental de los tejidos podría haber controlado directamente la precipitación o ligazón de los minerales arcillosos y, alternativamente, de modo indirecto en los tejidos más débiles, teniendo una secuencia de mineraliza-

ción que reflejara en el organismo desde las partes más débiles hasta las más resistentes a la descomposición.

La probada afinidad entre la materia orgánica y los minerales de la arcilla surge de un mecanismo eficaz para replicar tejidos en putrefacción. Minerales de la arcilla coloidales o particulados pueden haberse acumulado de esta manera. Alternativamente, minerales arcillosos podrían haber precipitado directamente sobre los tejidos donde cationes apropiados para ello estuvieran presentes en solución en el agua de los poros.

Bacterias y otros microorganismos pueden adherir metales a su superficie de modo que actúan como núcleos para el crecimiento de minerales autigénicos incluyendo silicatos ricos en Fe y Al. Las superficies de las células aniónicas de las bacterias que forman micropelículas pueden aumentar el potencial de fosilización de los productos susceptibles de putrefacción dejados por los cationes de adherencia como el Fe²⁺; también minerales detríticos pueden quedar adheridos a la superficie de las células bacterianas, que aunque no se han identificado en el yacimiento de la *Burgess Shale* debieron existir como en cualquier medio. Mecanismos de autigénesis temprana de minerales de la arcilla han sido propuestos también para explicar la conservación de fósiles de cuerpo blando en el yacimiento cámbrico de Murero.

La limitación que presenta la biota de Burgess Shale es que se concentra en un registro de alrededor de un metro de espesor en la columna estratigráfica. Ello representa un tiempo geológico muy corto, por lo que existe una gran dificultad para seguir el tipo de evolución de los grupos de animales de cuerpo blando a lo largo del Cámbrico. Lo mismo sucede en otras localidades célebres donde se ha encontrado este tipo de biotas (como Chengjiang, en China, y Sirius Passet, en Groenlandia). Las excepcionales características de continuidad en el tiempo (Fig. 5) y de riqueza paleontológica del yacimiento de Murero, que veremos en el último apartado, complementan dicha falta de información.

LAS POSIBLES CAUSAS DE LA RADIACIÓN CÁMBRICA

¿Qué provocó esta aparentemente súbita diversificación? Se han argumentado multitud de razones de diversos tipos, como genéticas, ecológicas, biogeográficas, etológicas, y otras relacionadas con cambios geológicos ambientales e incluso astrofísicos. Una revisión y valoración de las diversas hipótesis puede verse en Erwin (1993) y Crimes (1994). De entre éstas, Valentine & Erwin (1987) han argumentado la posibilidad de un alto orden de remodelación genética que, caso de haberse producido, pudo deberse a que el genoma (dotación total de genes)

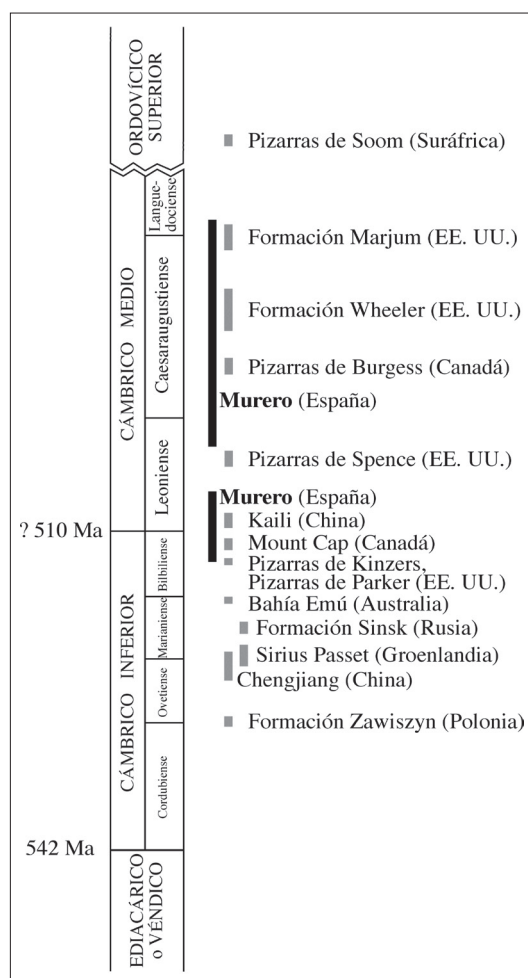


Fig. 5. Yacimientos con biotas “tipo Burgess Shale” en el mundo y su rango estratigráfico según los pisos mediterráneos (tomado de Liñán *et al.*, 2009). (Reproducido con permiso de la Sociedad Española de Paleontología.)

de los animales pluricelulares era entonces menos complejo de lo que es hoy. Según Valentine *et al.* (1999), la mayoría de la evolución de los planes estructurales fue efectuada por cambios en los modelos de expresión genética. Muchos de los genes que mediaron en el desarrollo de divergencia de los filos se han conservado después de casi 500 m.a. de una evolución independiente en linajes que ha generado arquitecturas distintas. Los elementos reguladores de los genes fueron probablemente los actores más decisivos en este proceso. La rapidez de esta clase de evolución aún no ha sido evaluada formalmente pero el uso continuado de vías notablemente establecidas (González-Crespo & Levine, 1994) y otras cascadas reguladoras (Warren *et al.*, 1994) parecen proporcionar atajos en la producción de nuevas morfologías. Por eso, hay razones para creer que el ritmo de la evolución sucedió tal y como sugiere la interpretación que proviene del registro fósil.

Por los datos geológicos que poseemos, es plausible que con la fragmentación del macrocontinente del Precámbrico tardío llamado Rodinia o Pannotia, y la posterior separación de sus fragmentos por deriva continental, aparecieran múltiples espacios ecológicos vacíos en el ecosistema marino, casi completamente desocupados y sin depredadores (Erwin, 1993), lo que pudo favorecer la conservación en estos ecosistemas de los nuevos tipos estructurales aportados por las mutaciones. Es más, en el Cámbrico se reconoce por primera vez el fenómeno del provincialismo de las faunas, lo que también ayudaría a una mayor diversificación y disponibilidad de nichos ecológicos.

Esta diversificación dio paso también a la formación de nuevas comunidades más complejas, con mayor número de nichos ecológicos, y unidas por cadenas tróficas cada vez más largas, lo que pudo permitir la ubicación de nuevas especies en huecos de la cadena trófica con un efecto multiplicador de nuevos nichos ecológicos y nuevas especies. Es la llamada reacción ecológica en cadena (Stanley, 1973; Brasier, 1979), que favorecería la propagación y el florecimiento de la vida en los mares.

Knoll & Carroll (1999) han reunido factores intrínsecos y extrínsecos para sugerir que la radiación se dio cerca del límite Precámbrico/Cámbrico por perturbaciones ambientales que implicaron cambios que eran posibles en la cadena de regulación genética que organiza la ontogenia animal y luego fue amplificada por las interacciones ecológicas que tuvieron lugar dentro de los ecosistemas que se estaban reorganizando.

Respecto a los factores extrínsecos, Kirschvink & Raub (2003) proponen que fueron las emanaciones masivas de metano las responsables de esta radiación, provocando con la descomposición de unos de sus derivados (clatratos) pulsos térmicos altos que se repitieron a lo largo del Cámbrico y que coinciden con fases de diversificación en el registro fósil.

CONCLUSIONES SOBRE LA RADIACIÓN CÁMBRICA

En cifras, durante la radiación tienen su primer registro en el Cámbrico una docena de filos actuales, y un número no determinado de otros desconocidos en la biosfera actual y de difícil caracterización, que Briggs *et al.* (1994) situaron en torno a veinte, si bien, como antes hemos indicado, muchos de ellos podrían ser miembros o parientes próximos de filos actuales. Todo ello nos lleva a concluir que el registro fósil del Cámbrico documenta, por primera vez, una gran parte de los filos del reino animal, y particularmente los eucelomados. Así, el registro de la radiación cámbrica representa la mayor innovación evolutiva, aquella en la que se establecieron todos los planes estructurales de la vida actual. Pero también la radiación cámbrica registra una diversificación rápida de algas y protistas (radiolarios y foraminíferos), hecho a veces olvidado. La diversificación de los modelos de bioturbación indicó no sólo una diversificación en las morfologías de los productores sino también una evolución del sistema nervioso hacia modelos más complejos. Finalmente, el incipiente proceso de esqueletización precámbrico se diversificó en cuanto a materiales y grupos biológicos implicados.

Que la radiación del Cámbrico no fue súbita sino que abarcó un lapso temporal de algunos millones de años se deduce de tres hechos importantes. Primero, que el registro fósil de los filos con esqueleto se produce, aunque rápidamente, de una forma escalonada lo que supuestamente indica que su registro guarda cierta relación con su esqueletización. Segundo, que ciertos grupos animales con tejidos biomineralizados tienen momentos de aparición diferentes en cada región, incluso para regiones próximas (como sucede con los arqueociatos y los trilobites, cuyo registro es abundante tan sólo hacia el final de la Edad Atdabaniense u Ovetiense en la mayoría de las regiones, coincidiendo probablemente con una mayor dispersión, biodiversidad y tolerancia ecológica). Y tercero, que algunos de los primeros fósiles de cada filo registrados en la base del Cámbrico muestran tal complejidad estructural que sugieren su existencia ya en el Precámbrico, donde por condiciones de composición, tamaño y condiciones tafonómicas serían difícilmente reconocibles.

En definitiva, aunque la radiación de la vida en el Cámbrico parece hoy un hecho incontestable, permanecen todavía muchos puntos oscuros relacionados, fundamentalmente, con el papel que tuvo el fenómeno de esqueletización progresiva en el registro paleontológico, el tiempo que duró la radiación, el orden de aparición de los diversos eventos mayores involucrados, su datación geocronológica precisa y el escenario geológico en que tuvieron lugar. Estos aspectos deben de ser abordados fundamentalmente desde la perspectiva de la obtención de nuevos datos y el estudio de nuevos yacimientos.

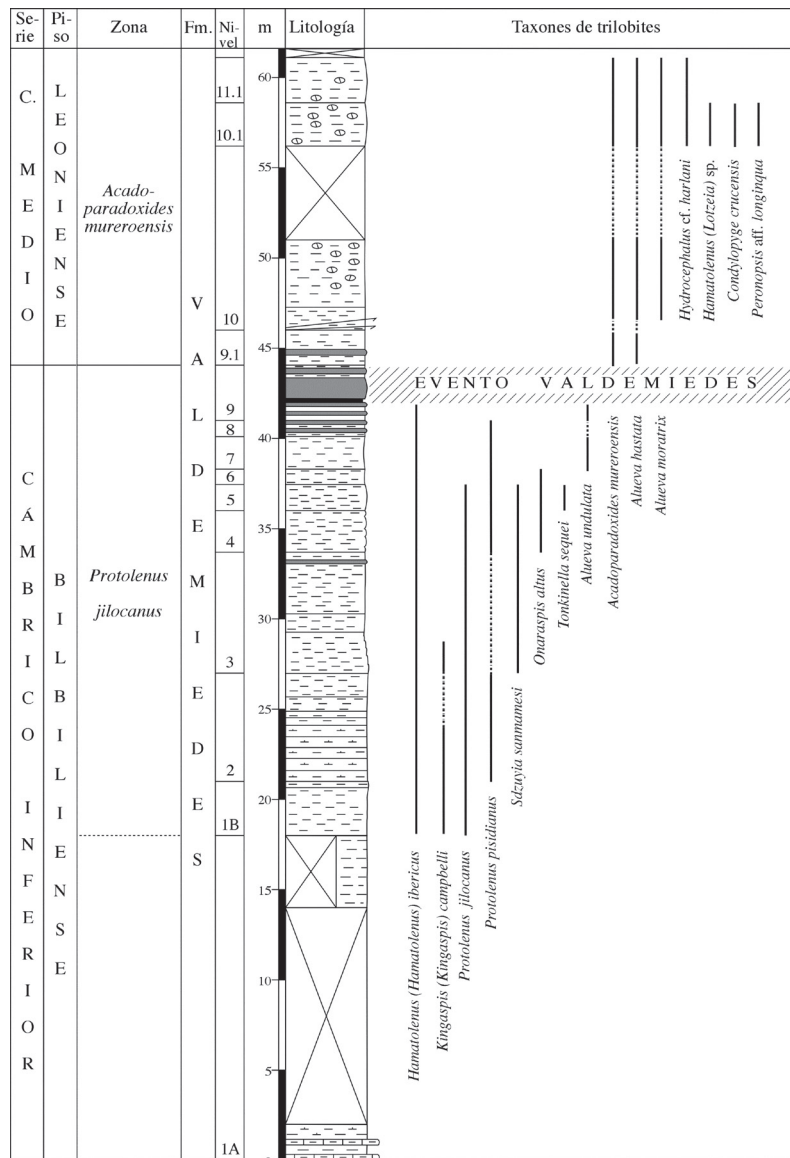
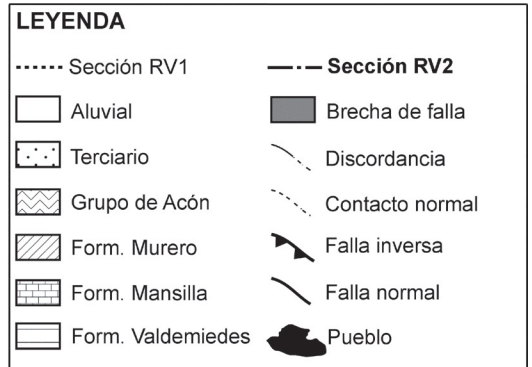
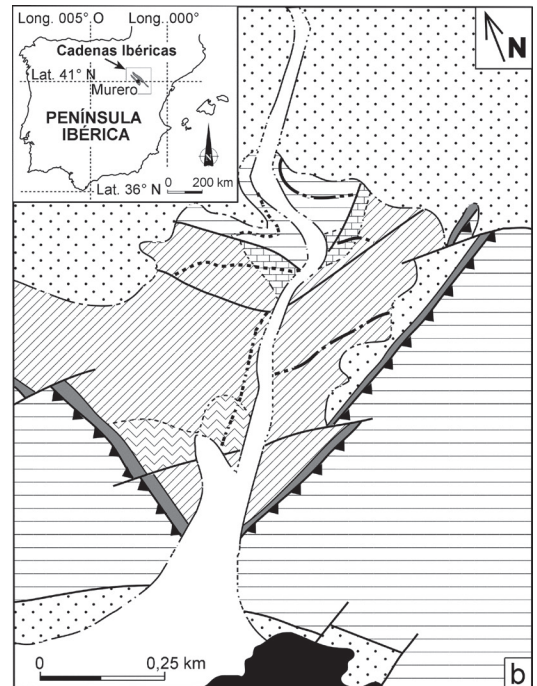
LA BIOTA DE MURERO

Fig. 6 (derecha). Situación geológica y cartografía del yacimiento de Murero (modificado de Liñán & Gozalo, 1986; Liñán et al., 2008). (Reproducido con permiso de la Universidad de Zaragoza.)

Fig. 7 (izquierda). Columna estratigráfica de la Formación Valdemiedes (y evento homónimo) en la sección rambla de Valdemiedes 1 (RV1) en Murero, y distribución bioestratigráfica de los taxones de trilobites encontrados en ella (modificado de Liñán & Gozalo, 1986; Liñán et al., 2008). (Reproducido con permiso de la Universidad de Zaragoza.)

La localidad española de Murero (provincia de Zaragoza) es conocida mundialmente por ser uno de los yacimientos clásicos de trilobites del Cámbrico. La primera referencia se la debemos al geólogo francés Edouard de Verneuil, quien en 1862 citó la “fauna primordial”, que estaba representada por trilobites paradoxíidos y conocorífidos. El yacimiento se ha estudiado desde entonces en numerosos trabajos y en la actualidad se han referenciado más de 30 géneros y 70 especies de este grupo, junto con braquiópodos, equinodermos, hiolítidos, etcétera; y lo que es más importante, desde el año 1986 se han documentado la presencia de fósiles de cuerpo blando “tipo *Burgess Shale*” (Conway Morris & Robison, 1986; Liñán et al., 2008). Para una revisión histórica del conocimiento del yacimiento, ver Liñán & Gozalo (1986, 1999).

El yacimiento clásico de Murero se localiza en el sistema Ibérico, concretamente en la Rama Oriental de las



Cadenas Ibéricas; y desde un punto de vista geológico dentro de la Unidad de Badules (Fig. 6). Los estratos fosilíferos de Murero pertenecen al Grupo Mesones (de edad Bilbiliense-Languedociense; Cámbrico inferior alto-Cámbrico medio), que presentan un espesor de 210 m en Murero (Figs. 7, 8). Constituye una secuencia monofacial de pizarras verdosas con capas de carbonatos nodulares. Se subdivide en tres unidades litoestratigráficas, las formaciones Valdemiedes, Mansilla y Murero; de la primera sólo aflora su parte superior en Murero, las otras dos aparecen completas y también se encuentran los niveles basales del suprayacente Grupo Acón.

El yacimiento representa uno de los registros paleontológicos más continuos de los conocidos en la transición Cámbrico inferior-Cámbrico medio, tanto en cuanto a fósiles con esqueleto como a fósiles de conservación “tipo *Burgess Shale*” (Figs. 9, 10). Los grupos con esqueleto están representados por trilobites, braquiópodos (artrópodos), braquiópodos, equinodermos, hiolítidos y microfósiles conchíferos relacionados con moluscos; los de cuerpo blando, por algas (*Dalyia*), esponjas (*Crumillospongia*, *Leptomitrus*, *Halichondrites* y *Capsospongia*), lobópodos, crustáceos (*Tuzoia*), gusanos de afinidad discutida (*Palaeoscolex*, *Schistoscolex*) y fósiles incertae sedis. Además, también se ha

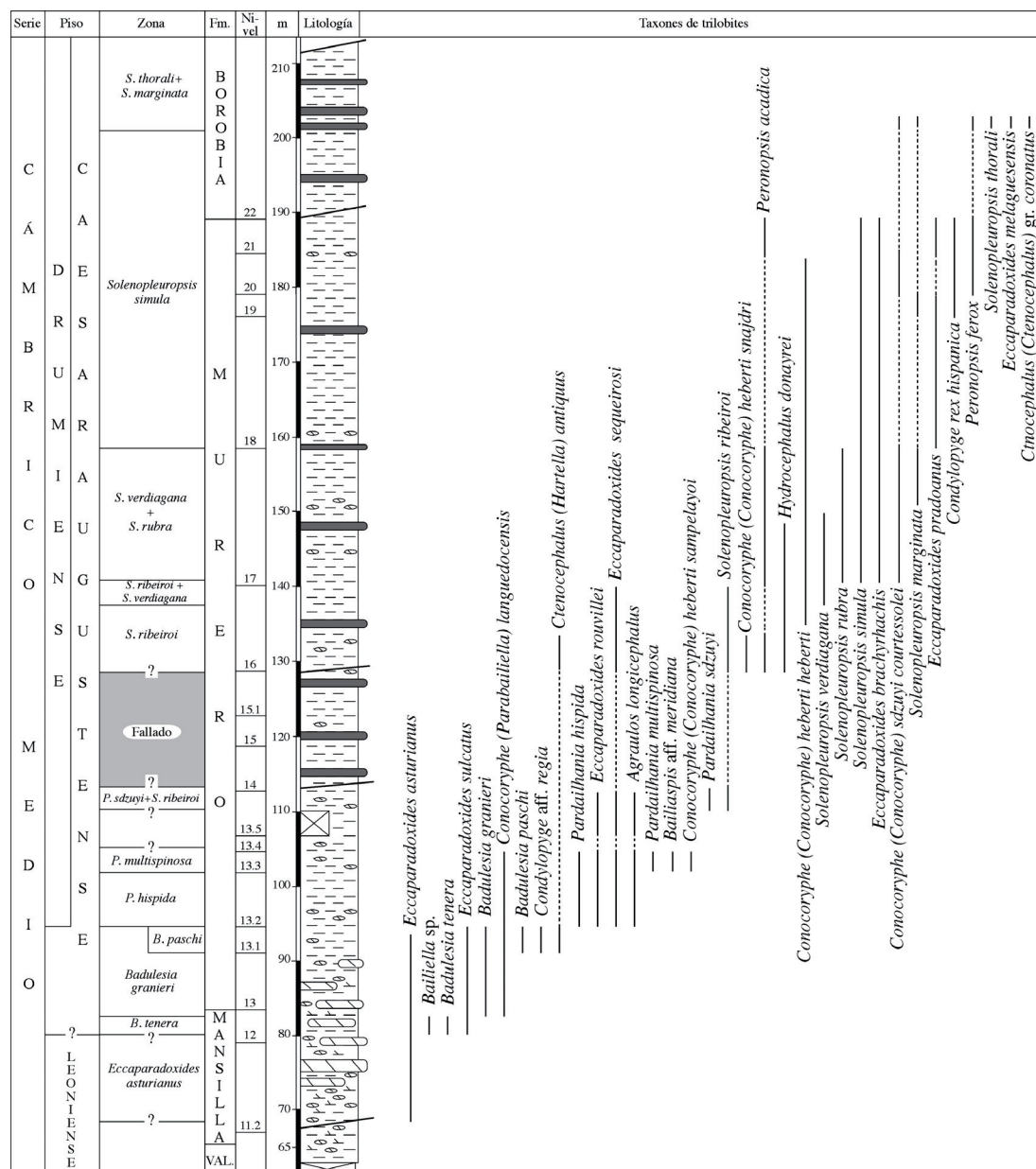


Fig. 8. Columna estratigráfica de las formaciones Mansilla, Murero y Borobia (base) en la sección rambla de Valdemiedes 1 (RV1) en Murero, y distribución bioestratigráfica de los taxones de trilobites encontrados en ella (modificado de Liñán & Gozalo, 1986; Liñán et al., 2008). (Reproducido con permiso de la Universidad de Zaragoza.)

descubierto un importante registro de pistas fósiles, entre las que destaca el icnogénero *Sericichnus*, definido en esta localidad. En la figura 11 se ofrece una reconstrucción paleoecológica del yacimiento de Murero para los niveles más altos del Cámbrico inferior (techo de la serie 2 del Cámbrico).

Este yacimiento, aunque sin la abundancia y conservación de otros, ofrece una característica muy especial: el amplio registro bioestratigráfico que está presente en él, incluyendo la parte alta del Cámbrico inferior y una gran parte del Cámbrico medio (Fig. 5). Esta sucesión ha permitido reconocer distintos eventos, como por ejemplo el evento Valdemiedes (ver Liñán et al., 2008; Fig. 7), situado en la transición Cámbrico inferior-medio, en el que se registra una importante extinción de diversos grupos de trilobites y poríferos, un cambio de icnofacies, y lo que a nivel global se corresponde con la extinción de los arqueociatos. En estos niveles se producen también

importantes cambios mineralógicos e isotópicos que se han relacionado con un posible cambio climático. También se ha podido analizar la recuperación de los ecosistemas después de este evento, con la llegada de faunas inmigrantes (como es el caso de los paradoxídidos). En la sucesión del Cámbrico de Murero se registran, además, otros eventos como la regresión de Leonense medio o la del Languedociense inferior, que pautan la tendencia transgresiva general del Cámbrico. Todo esto permite analizar las variaciones temporales que afectaron a los ecosistemas, que en otros yacimientos son difíciles de calibrar debido al breve tiempo registrado en ellos.

Las características expuestas hasta ahora hacen que Murero sea un yacimiento importante a la hora de analizar los procesos relacionados con la gran diversificación del Cámbrico. Por eso, en los últimos años, además de continuarse la labor de investigación, se viene realizando una apuesta importante por la divulgación

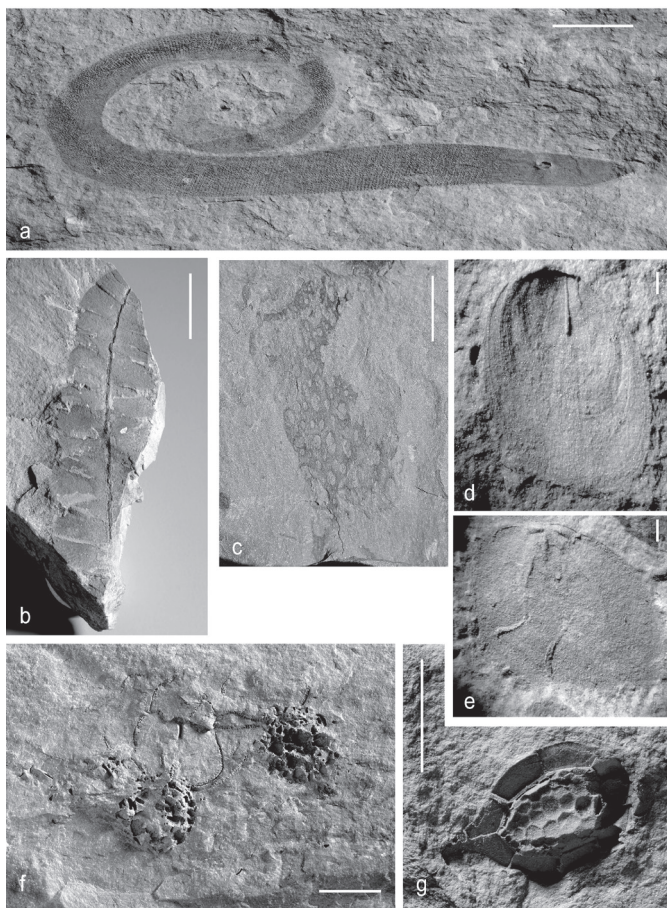


Fig. 9. Selección de fósiles de cuerpo blando y con esqueleto procedentes del Cámbrico inferior terminal (c-e) y medio (a, b, f, g) de la biota de Murero (varios yacimientos). **a.** *Schistoscolex* sp. nov., gusano paleoescolécido (espécimen MPZ 2006/372, depositado en el Museo Paleontológico de la Universidad de Zaragoza, España). **b.** *Aragonia szdzyi* Ferrer, Liñán & Díez, 1995, alga feofita (MPZ 95/176). **c.** *Crumillospongia* sp., porífero (ejemplar incompleto; MPZ 2008/158). **d.** **e.** *Trematobolus simplex* (Vogel, 1962), braquiópodo inarticulado (molde externo de valva ventral y molde interno de valva dorsal, respectivamente). **f.** *Gogia parsleyi* Zamora et al., 2009, eocrinoideo, vista lateral (MPZ 2004/161b, a). **g.** *Gyrocystis testudiformis* Friedrich, 1993, cincta, vista ventral (MPZ 2006/373a). (Barra de escala = 10 mm, salvo en d y e que es de 1 mm.) (Tomado de Liñán et al., 2008. Fotografías por cortesía del Museo Paleontológico de la Universidad de Zaragoza. Reproducido con permiso de la Universidad de Zaragoza.)

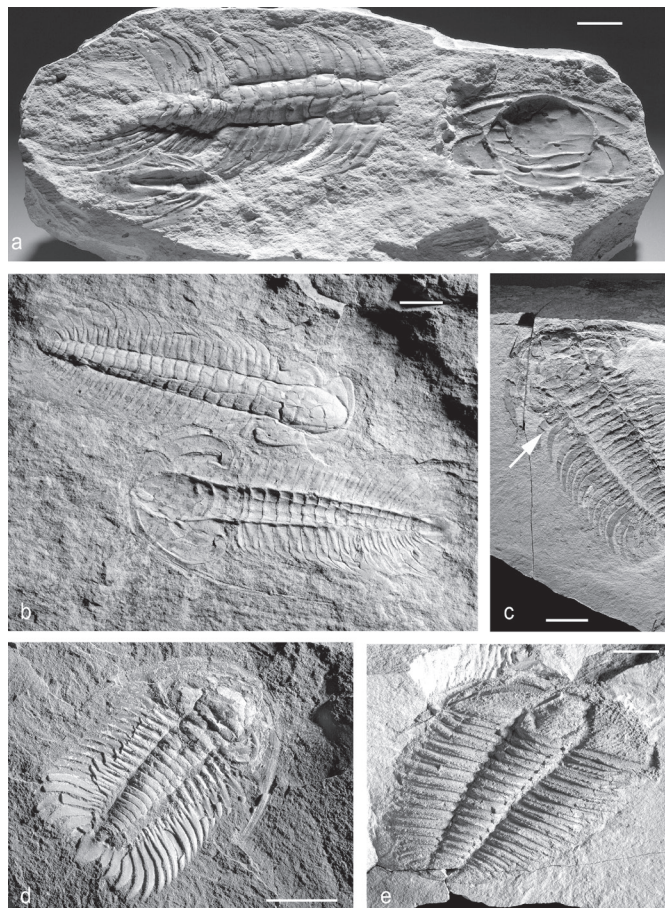


Fig. 10. Trilobites del Cámbrico Medio (Caesaraugustense) de la biota de Murero (varios yacimientos). **a.** *Eccaparadoxides sequeirosi* Liñán & Gozalo, 1986 (muda; ejemplar MPZ 980, depositado en el Museo Paleontológico de la Universidad de Zaragoza, España). **b.** *E. mediterraneus Pompeckj*, 1901 (molde interno y externo de dos especímenes, morfotipos A y B, uno de ellos completo; pieza conocida como “los amantes de Murero”; MPZ 3004). **c.** *E. mediterraneus Pompeckj*, 1901 (ejemplar completo con malformaciones en los primeros segmentos torácicos; MPZ 2006/375a). **d.** *E. pradoanus* De Verneuil & Barrande, 1860 (ejemplar completo; MPZ 2006/374a). **e.** *Conocoryphe heberti* Munier-Chalmas & Bergeron, 1889 (ejemplar completo; MPZ 2006/21). (Barra de escala = 10 mm.) (Tomado de Liñán et al., 2008. Fotografías por cortesía del Museo Paleontológico de la Universidad de Zaragoza. Reproducido con permiso de la Universidad de Zaragoza.)

del yacimiento, con la elaboración de un documental sobre el mismo (Liñán & Bayón, 2009) y la señalización de dos rutas, con una serie de carteles explicativos para que los visitantes y, sobre todo, los estudiantes puedan conocer de cerca este lugar y cómo se trabaja en él, además de intentar clarificar algunos conceptos tanto geológicos como paleontológicos *in situ*.

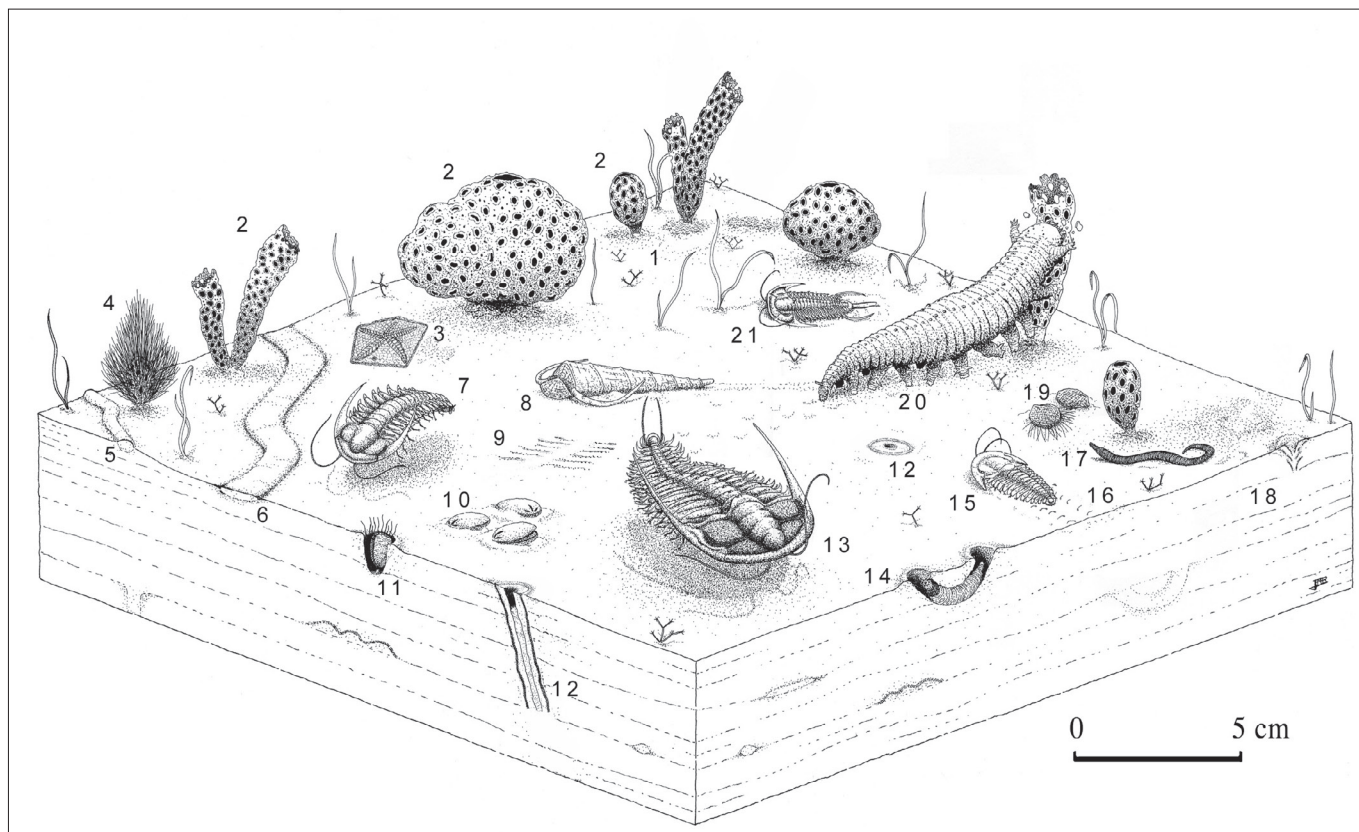
UTILIDAD DIDÁCTICA DEL YACIMIENTO MURERO

El yacimiento de Murero es una referencia obligada para paleontólogos y aficionados a la paleontología. Desde hace mucho tiempo, diversos investigadores han realizado publicaciones que acercan

este entorno al público no especializado. Varias de ellas han sido publicadas en la revista *Naturaleza Aragonesa* desde el año 1998 en adelante.

Liñán & Sequeiros (1978) incluyen una parada en Murero dentro de su propuesta de itinerario geológico denominada “Aragón, de Teruel a Huesca” (*op. cit.*). En ella indican al excursionista dónde pueden encontrar los trilobites que han dado renombre a esta localidad.

Con motivo de la celebración de las *IV Jornadas Aragonesas de Paleontología*, Sequeiros et al. (1995) publicaron en el libro de memorias una guía didáctica para el yacimiento. En ella se proponen diversas actividades didácticas que realizar tanto a modo introductorio como en el campo. Este artículo es, hasta la fecha, una de las mejores guías que el profesorado de secundaria puede encontrar sobre



Murero, por la gran cantidad de ideas que ofrece al docente y la claridad de su uso. Las actividades incluyen diversos conceptos geológicos y paleontológicos y cómo tratarlos con estudiantes.

En los últimos años, uno de los grandes intereses de nuestro equipo de investigación ha sido dar a conocer al público general el yacimiento de Murero, tanto desde el punto de vista del aficionado a la paleontología como desde el punto de vista de la educación en niveles no universitarios.

Para ello, en el año 2005 se redactó un Plan Director del Yacimiento de la Rambla de Valdemiedes y Valdenegro, sitio declarado Bien de Interés Cultural en 1997, desarrollado por la Dirección General de Patrimonio Cultural del Gobierno de Aragón, el Área de Paleontología de la Universidad de Zaragoza y la Empresa Paleomías S.L., en el que se incluye, junto con el diseño de las actuaciones en investigación y conservación, los necesarios trabajos de adecuación del yacimiento para visitas tanto guiadas como libres. Como parte de la ejecución del citado plan, se han diseñado y elaborado una serie de mesas de interpretación y paneles informativos que han sido colocados *in situ* de acuerdo con una serie de rutas temáticas que pueden recorrerse fácilmente a pie. Además, se han adecuado los caminos que recorren el yacimiento añadiendo barandillas y escalones que hacen mucho más fácil el acceso.

Hasta el momento existen dos rutas, las llamadas “ruta *Paradoxides*” y “ruta *Conocoryphe*”. El inicio de las rutas cuenta con un cartel explicativo general en el que se marca el recorrido, se indica el

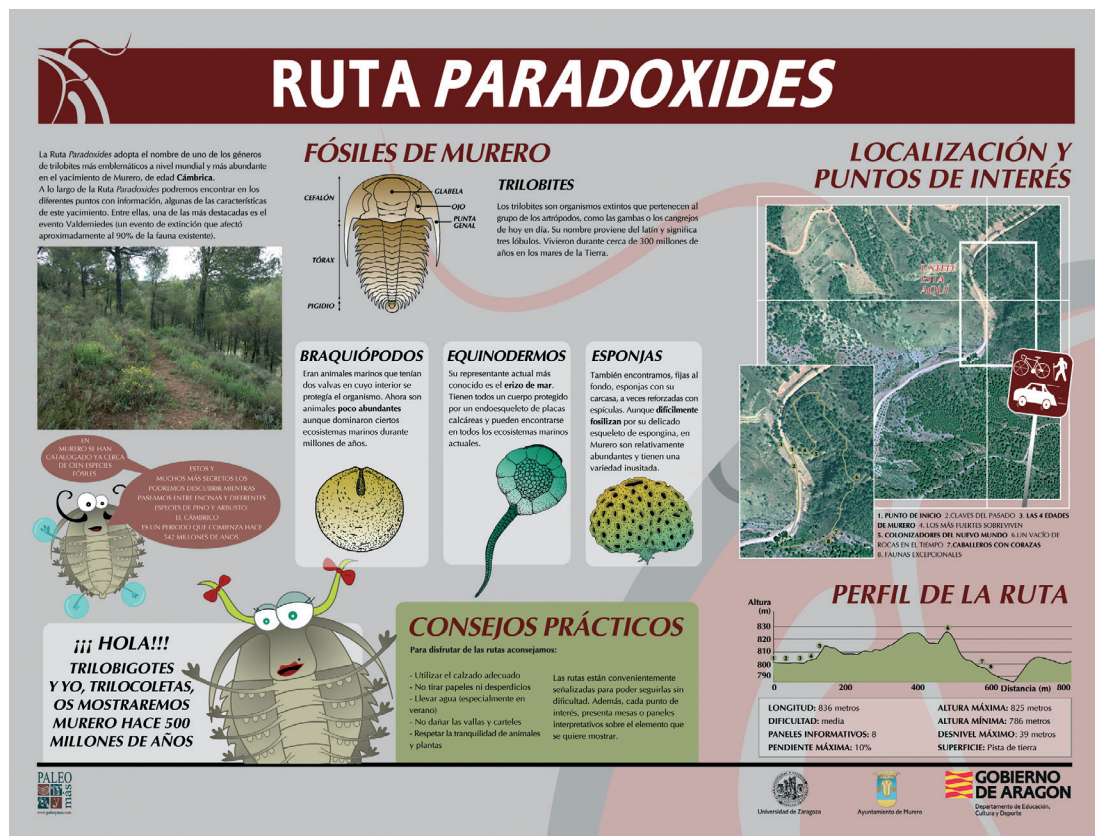
grado de dificultad y se presenta la ruta (Fig. 12). En cada una de las rutas se explican, en diferentes paradas, nociones de geología general y paleontología básica que informan de manera sencilla y con ilustraciones aclaratorias el punto en cuestión.

La idea que se persigue es que el visitante tenga una visión más clara de lo que significan los estratos geológicos y su contenido. Se incluyen fotografías reales del yacimiento donde se señalan, por ejemplo, contactos estratigráficos entre formaciones geológicas, qué es un trilobites y sus partes, y fotografías de ejemplares encontrados en el yacimiento tanto de trilobites como de otros grupos fósiles. Estos esquemas facilitan la identificación en el campo de los conceptos tratados seguramente en el aula y que aparecen también en las mesas, y que no siempre son fáciles de ver sin este tipo de ayuda.

Una propuesta de visita con estudiantes de enseñanzas medias podría organizarse para ser realizada en un día (una ruta por la mañana y otra por la tarde). El recorrido debería incluir una explicación inicial del yacimiento al inicio de la “ruta *Paradoxides*” en la que quedara claro su situación e importancia desde el punto de vista paleontológico (Fig. 12). En cada parada las mesas van ofreciendo información complementaria al visitante que, poco a poco, irá haciéndose una idea más clara de lo que significa hacer un viaje en el tiempo de 520 m.a., en el que se verán seres vivos ya desaparecidos de la faz de la Tierra (lo que puede ayudar a ilustrar el tema de las extinciones) y ecosistemas que no pueden ser observados ya.

Fig. 11. Reconstrucción paleoecológica de los niveles altos del Cámbrico inferior del yacimiento de Murero (tomado de Liñán et al., 2009). (Reproducido con permiso de la Sociedad Española de Paleontología.)

Figura 12. Panel explicativo de campo situado al inicio de la "ruta Paradoxides" en el yacimiento de Murero



AGRADECIMIENTOS

Este trabajo es una contribución a los proyectos: Consolider CGL2006-12975/BTE ("MURERO"; Ministerio de Educación y Ciencia-FEDER-EU), Multidisciplinar PMO67/2006 (Gobierno de Aragón) y Grupo Consolidado E-17 ("Paleontología del Neoproterozoico-Mesozoico. Patrimonio y Museo Paleontológico"; Depto. de Ciencia, Tecnología y Universidad, Gobierno de Aragón).

BIBLIOGRAFÍA

- Brasier, M.D. (1979). The Cambrian radiation event. In: *The origin of major invertebrate groups* (ed. M.R. House). The Systematics Association, Special Volume 12, 103-159.
- Brasier, M.D. (1992). Global ocean-atmosphere change across the Precambrian-Cambrian transition. *Geological Magazine*, 129, 161-168.
- Briggs, D. E. G., Erwin, D. H. y Collier, F. J. (1994). *The Fossils of the Burgess Shale*. Smithsonian Institution Press, Washington, London. 238 p.
- Conway Morris, S. (1990). Burgess Shale. In: *Paleobiology. A synthesis* (eds. D.E.G. Briggs & P.R. Crowther). Blackwell Scientific Publications, Oxford, 270-274.
- Conway Morris, S. (1998). *The Crucible of Creation. The Burgess Shale and the rise of animals*. Oxford University Press, Oxford, 242 p.
- Conway Morris, S. y Robison, R. A. (1986). Middle Cambrian priapulids and other soft-bodied fossils from Utah and Spain. *The University of Kansas Paleontological Contributions, Paper* 117, 1-22.

Crimes, T.P. (1994). The period of early evolutionary failure and the dawn of evolutionary success: the record of biotic changes across the Precambrian-Cambrian boundary. In: *The Paleobiology of Trace Fossils* (ed. S.K. Donovan). John Wiley y Sons, Chichester, 105-133.

Darwin, C. (1859). *El origen de las especies*. Ed. Bru-guera, Barcelona, 1980, 672 pp.

Erwin, D.H. (1993). The origin of metazoan development: a palaeobiological perspective. *Journal of the Linnean Society*, 50, 255-274.

Fedonkin, M.A., Gehling, J.G., Grey, K., Narbonne, G.M. y Vickers-Rich, P. (2007). *The Rise of Animals. Evolution and diversification of the Kingdom Animalia*. The Johns Hopkins University Press, Baltimore, 327 pp.

González-Crespo, S. y Levine, M. (1994). Related target enhancers for dorsal and NF-KB signaling pathways. *Science*, 264, 255-258.

Grant, S. W. F. (1990). Shell structure and distribution of *Cloudina*, a potential index fossils for the terminal Proterozoic. *American Journal of Science*, 290-A, 261-294.

Heckman, D.S., Geiser, D.M., Eidell, B.R., Stauffer, R.L., Kardos, N.L. y Hedges, S.B. (2001). Molecular evidence for the early colonization of land by fungi and plants. *Science*, 293 (5532), 1129-1133.

Horodyski, R. J. y Knauth, L. P. (1994). Life on land in the Precambrian. *Science*, 263, 494-498.

Hou X.-g., Aldridge, R.J., Bergström, J., Siveter, D.J., Siveter, D.J. y Feng X.-h. (2004). *The Cambrian Fossils of Chengjiang, China. The flowering of early animal life*. Blackwell Publishing, Malden, Oxford - Carlton, 233 pp.

Kennedy, M., Droser, M., Mayer, L. M., Pevear, D. y Mrofka, D. (2006). Late Precambrian oxygenation; inception of the clay mineral factory. *Science*, 311, 1446-1449.

Kirschvink, J.L. y Raub, T.D. (2003). A methane fuse for the Cambrian explosion: carbon cycles and true polar wander. *Comptes Rendus, Geoscience*, 335, 65-78.

Knauth, L.P. y Kennedy M.J. (2009). The late Precambrian greening of the Earth. *Nature*, 460, 728-732.

Knoll, A.H. (2004). *Life on a Young Planet. The First Three Billion Years of Evolution on Earth*. Princeton University Press, Princeton, 304 p. Knoll, A.H. y Carroll, S.B. (1999). Early animal evolution: emerging views from comparative biology and geology. *Science*, 284, 2129-2137.

Liñán, E. (1995). Una aproximación a los ecosistemas marinos cámbricos. In: *La expansión de la vida en el Cámbrico* (Eds. E. Liñán & J.A. Gámez Vintaned). Institución "Fernando el Católico", Zaragoza, 27-48.

Liñán, E. y Bayón, J. M. (2009). *Tras las huellas de la vida primitiva (el Periodo Cámbrico)*. Prensas Universitarias, Universidad de Zaragoza. [DVD, 30'.]

Liñán, E. y Gámez-Vintaned, J.A. (1999). La radiación cámbrica: ¿explosión de biodiversidad o de fosilización? In: *Evolución y Filogenia de Arthropoda* (eds. A. Melic, J.J. de Haro, M. Méndez & I. Ribera). *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa*, 26, Volumen monográfico, 133-143.

Liñán, E., Gámez Vintaned, J.A. y Gozalo, R. (2009). Origen y diversificación de los animales pluricelulares. In: *Paleontología de Invertebrados* (Eds. M.L. Martínez Chacón & P. Rivas). Sociedad Española de Paleontología-Instituto Geológico y Minero de España-Universidad de Oviedo-Universidad de Granada, 13-31.

Liñán, E. y Gozalo, R. (1986). Trilobites del Cámbrico Inferior y Medio de Murero (Cordillera Ibérica). *Memorias del Museo Paleontológico de la Universidad de Zaragoza*, 2, 1-104.

Liñán, E. y Gozalo, R. (1999). La historia del conocimiento paleontológico del yacimiento de Murero, Cámbrico Inferior alto - Cámbrico Medio (provincia de Zaragoza). *Temas Geológico-Mineros ITGE*, 26, 83-88.

Liñán, E., Gozalo, R., Dies Álvarez, M.E., Gámez Vintaned, J.A., Mayoral, E., Chirivella Martorell, J.B., Esteve, J., Zamora, S., Zhuravlev, A.Yu. y Andrés, J.A. (2008). *Fourth International Trilobite Conference Trilo 08 Toledo, Spain, 2008. Post-Conference Field Trip. Lower and Middle Cambrian trilobites of selected localities in Cadenas Ibéricas (NE Spain)*. Universidad de Zaragoza, 52 pp.

Liñán, E., Gozalo, R., Palacios, T., Gámez Vintaned, J.A., Ugidos, J.M. y Mayoral, E. (2002). Cambrian. In: *The Geology of Spain* (eds. W. Gibbons & T. Moreno). Geological Society, London, 17-29.

Liñán, E. y Sequeiros, L. (1978). *Geología de Aragón, rocas y fósiles*. Guara Editorial, Zaragoza, 124 pp.

O'Brien, C.F. (1970). Eozoön Canadense "The Dawn Animal of Canada". *Isis*, 61, 206-223.

Ogg, G. (2008). *International Stratigraphic Chart*. International Commission on Stratigraphy, 1 panel.

Orr, P.J., Briggs, D.E.G. and Kearns, S.L. (1998). Cambrian Burgess Shale animals replicated in clay minerals. *Science*, 281, 1173-1175.

Peterson, K.J., Cotton, J.A., Gehling, J.G. y Pisani, D. (2008). The Ediacaran emergence of bilaterians: congruence between the genetic and the geological fossil records. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 363, 1435-1443.

Seilacher, A. (1989). Vendozoa: organismic construction in the Proterozoic biosphere. *Lethaia*, 22, 229-239.

Seilacher, A. (1992). Vendobionta and Psammocoralia: lost constructions of Precambrian evolution. *Journal of the Geological Society*, 149, 607-613.

Seilacher, A. (1996). Explosive evolution in the Precambrian/Cambrian transition. In: *Evolución: aspectos interdisciplinarios*. (Ed. E. Molina). Cuadernos Interdisciplinarios, 6. SIUZ (Seminario Interdisciplinar de la Universidad de Zaragoza), Zaragoza, 65-78.

Seilacher, A. y Flügel, F. (1994). From biomats to benthic agriculture: A biohistoric revolution. In: *Biostabilization of Sediments* (eds. W.E. Krumbein, D.M. Paterson & L.J. Stal). Bibliotheks und Informationssystem der Carl von Ossietzky Universität Oldenburg (BIS)-Verlag, Oldenburg, 97-105.

Sequeiros, L., Liñán, E. y Gozalo, R. (1995). Guía didáctica del Cámbrico de Murero. In *La expansión de la vida en el Cámbrico. Homenaje al Prof. Klaus Szdzy* (Eds. J.A. Gámez Vintaned & E. Liñán). Institución Fernando el Católico, Zaragoza, 169-193.

Stanley, S.M. (1973). An ecological theory for the sudden origin multicellular life in the late Precambrian. *Proceedings of the National Academy of Science*, 290, 212-244.

Valentine, J.W. y Erwin, D.H. (1987). Interpreting great developmental experiments: the fossils record. In: *Development as an Evolutionary Process* (eds. R.A. Raff and E. C. Raff). Allen R. Liss, New York, 71-107.

Valentine, J.W., Jablonski, D. y Erwin, D.H. (1999). Fossils, molecules and embryos: new perspectives on the Cambrian explosion. *Development*, 126, 851-859.

Verneuil, E. de (1862). Descubrimiento de la fauna primordial en la provincia de Zaragoza. *Revista Minera*, 13, 479.

Warren, R.W., Nagy, L., Selegue, J., Gates, J. y Carroll, S. (1994). Evolution of homeotic gene regulation and function in flies and butterflies. *Nature*, 372, 458-461.

Yuan, X.L., Xiao, S.H. y Taylor, T.N. (2005). Lichen-like symbiosis 600 millions years ago. *Science*, 308, 1017-1020. ■

Este artículo fue solicitado desde E.C.T. el día 17 de diciembre de 2009 y aceptado definitivamente para su publicación el 29 de mayo de 2010.