



REVISIÓN DE LA INTERPRETACIÓN DEL PLAN CORPORAL ABERRANTE DE LOS ESTILÓFOROS: IMPLICACIONES PALEOBIOLÓGICAS Y FILOGENÉTICAS

JAVIER MUGUETA^{1*}, SAMUEL ZAMORA²

RESUMEN

Los estilóforos son un grupo extinto de equinodermos que existió desde el Cámbrico hasta el Carbonífero. Presentaban una anatomía distintiva con una teca variable y un apéndice alargado llamado aulacóforo. La paleobiología y filogenia de este grupo son controvertidas. Existen tres modelos filogenéticos: el Calcicordado, el equinodermo I y el equinodermo II, donde varía respectivamente la posición de los estilóforos en Deuterostomia. Ejemplares de conservación excepcional han revelado un sistema vascular acuífero, lo cual unido a la presencia de placas estereómicamente refuerza su estatus en el filo Echinodermata. En términos de paleobiología, se plantea la dualidad de interpretar el aulacóforo como una estructura locomotora o como una extensión de la cavidad corporal con una función trófica. En el presente trabajo se sintetizan las diferentes interpretaciones filogenéticas y paleobiológicas del grupo.

Palabras clave: Cámbrico, Estilóforos, Equinodermos, Taxonomía, Filogenia.

1. INTRODUCCIÓN

Los estilóforos son un grupo extinto de equinodermos cuyo rango estratigráfico comprende desde el Mialonginsiense (Cámbrico) hasta el Pensilvaniense (Carbonífero) (Rahman & Zamora, 2024). En el Cámbrico se han descrito 14 géneros y 17 especies en Baltica, Gondwana, Laurentia y Siberia (Rahman & Zamora, 2024). Este grupo, considerado como una clase de equinodermos, incluye los órdenes Cornuta y Mitrata y tienen unos rasgos morfológicos conspicuos y en algunos casos aberrantes que dificultan la comprensión de su paleobiología y su posición filogenética dentro de Deuterostomia.

1. Asociación Iberozoa. Madrid, Spain. *javimuguetabio@gmail.com

2. Instituto Geológico y Minero de España (IGME-CSIC), Zaragoza, España.

2. ANATOMÍA

2.1. Anatomía general del grupo

La anatomía general de los estilóforos consiste en una parte principal llamada teca, de morfología muy variable dependiendo del grupo, y un apéndice alargado llamado aulacóforo. La teca tiene dos superficies, una ventral plana o ligeramente cóncava y otra dorsal convexa. El apéndice está surcado por un canal longitudinal y se divide en tres regiones: una sección proximal ancha que lo une a la teca, una placa intermedia llamada estilococono y una región distal que se estrecha gradualmente. Este trabajo versa sobre la anatomía, paleobiología e interpretación filogenética de este controvertido grupo de animales utilizando como modelo un nuevo estilóforo del Cámbrico español.

En el presente trabajo se describe tanto la anatomía de esta nueva especie, como su posición filogenética dentro del controvertido árbol de los estilóforos. Además, se discutirán inferencias morfofuncionales sobre el aulacóforo en términos de locomoción y alimentación.

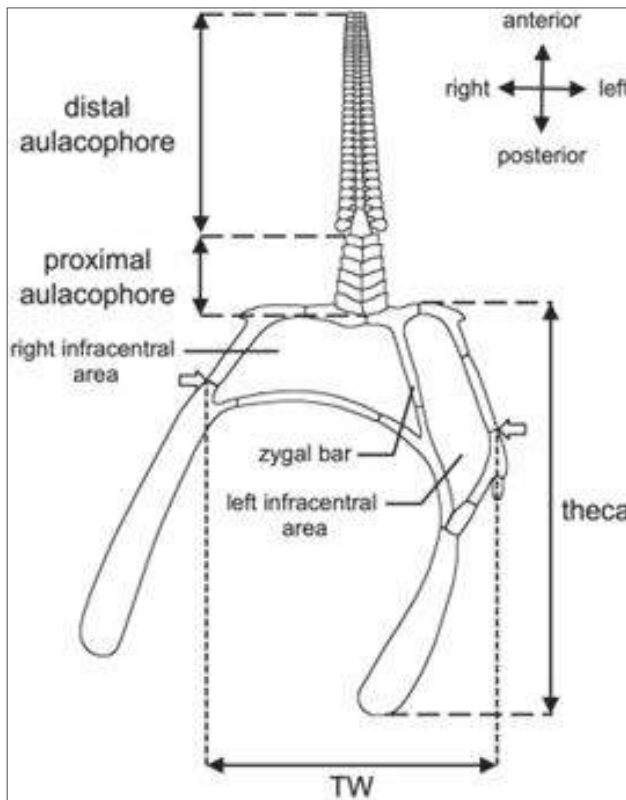


Figura 1. Esquema de la anatomía general de un Cornuta (*Bobemiaecystis sp.*) del Tremadociense de Marruecos, extraído de Saleh et al. (2023).

3. INTERPRETACIÓN FILOGENÉTICA

Es un grupo filogenéticamente controvertido con tres hipótesis muy diferentes: el *modelo del Calcicordado*, el *modelo de equinodermo I* y el *modelo de equinodermo II* (Rahman, 2009).

3.1. Modelo del Calcicordado

Fue propuesto por Jefferies en 1999 y sostiene que cada linaje separado de cordados (cefalocordados, urocordados, craneados) evolucionó a partir de su propio linaje de mitrados ubicando a los equinodermos y los cordados como grupos hermanos, y a los hemicordados como un grupo externo. Según esta interpretación, los estilóforos comparten varios caracteres diagnósticos con los hemicordados o cordados (incluidas las hendiduras branquiales y un sistema nervioso complejo), lo que permite deducir su posición filogenética. Además, la presencia de un esqueleto de calcita no es informativa, ya que los deuteróstomos poseían dicho esqueleto primitivamente.

3.2. Modelo del equinodermo I

Sugiere que los estilóforos son equinodermos primitivos, que se originaron antes de la evolución de la simetría radial y, por lo tanto, se encuentran dentro del grupo basal de los equinodermos. Como tales, están emparentados igualmente de manera lejana con todos los taxones de equinodermos vivos, ya que carecen de una serie de caracteres que se encuentran en las formas modernas, pero poseen rasgos ancestrales como las hendiduras branquiales. Sus afinidades con los equinodermos están claramente demostradas por el esqueleto de calcita, que es una característica definitoria de los equinodermos.

3.3. Modelo de equinodermo II

Los estilóforos se consideran emparentados con los crinoideos, ambos con ambulacros funcionales. La presencia de calcita y la división en regiones axial (ambulacral) y extraxial (resto del cuerpo), establece a los estilóforos como equinodermos; la aparente ausencia de otras características clave de los equinodermos se debe a la pérdida secundaria de caracteres.

3.4. Controversia en la interpretación filogenética

Los estilóforos son el grupo de equinodermos paleozoicos más problemáticos en términos de interpretación filogenética debido al debate de la hipótesis del Calcicordado.

Esta hipótesis ha sido refutada en varias ocasiones apoyándose en el carácter autapomórfico del estereoma dentro del grupo de Echinodermata (Clausen & Smith, 2005). En 2019, el descubrimiento de ejemplares de estilóforo de preservación excepcional con tejidos blandos en Marruecos arrojó nueva luz al respecto (Lefebvre *et al.*, 2019). En ellos se conserva el

aulacóforo de los estilóforos *Thoralicystis* y *Hanusia*. Estos fósiles revelan evidencias claras y consistentes de un sistema vascular acuífero (un canal ambulacral con pies tubulares) cubierto por placas móviles, una característica autapomórfica de equinodermos.

Este hallazgo refuerza el consenso científico general que clasifica a los estilóforos como equinodermos en función de la presencia de al menos dos características compartidas y únicas del filo: placas estereómicas y un sistema vascular acuífero. Debido a que no muestran signos de simetría radial, la posición de los estilóforos dentro de Echinodermata aún permanece sin resolver (Lefebvre *et al.*, 2019).

4. INTERPRETACIONES PALEOBIOLOGICAS

Por todo lo expuesto anteriormente, los estilóforos se presentan como un grupo difícil de interpretar y, en función de las atribuciones morfofuncionales que se le asignen, sus respectivas estructuras anatómicas podrían tener funciones completamente distintas.

Por una parte, el aulacóforo se podría interpretar como una estructura locomotora. Estudiando la microestructura del estereoma de *Ceratocystis* sp. se ha descubierto que la base del apéndice albergaba musculatura que se conectaría a través de ligamentos en el otro extremo, lo cual sugiere que el apéndice puede haber sido capaz de realizar movimiento. Además, varios individuos de estilóforos del Devónico Inferior (*Rhenocystis latipedunculata*) fueron descritos asociados a icnofósiles tipo *Repichnia*, atribuibles a movimiento de arrastre sobre el sustrato (Sutcliffe *et al.*, 2007).

En la interpretación antagónica, la base del aulacóforo contendría una extensión de la cavidad corporal, lo cual ubica a los estilóforos ecomorfológicamente como equinodermos con un solo brazo, algo parecido a una estrella de mar, que recogerían materia orgánica con pies tubulares y la transferirían a una boca en la base del aulacóforo. En vida, las placas de la cubierta superior estarían entreabiertas y a través de ellas se evaginarían los pies ambulacrales (Saleh *et al.*, 2023).

No obstante, no es descartable que, de forma análoga a las estrellas de mar actuales, el brazo de recolección de alimentos podría haber sido utilizado para la locomoción.

5. CONCLUSIONES

Los estilóforos, al igual que otros muchos equinodermos paleozoicos (e.g., *Cincta*, *Soluta*), son un grupo controvertido. La ausencia de ejemplares actuales dificulta la interpretación paleobiológica y filogenética de los mismos. Sin embargo, se han alcanzado varios consensos, como 1) su clasificación en los equinodermos, 2) la presencia de pies ambulacrales o 3) la posibilidad de utilizar el aulacóforo como estructura locomotora en algunos grupos. Con la aparición de nuevos fósiles de conservación excepcional y

el uso de nuevas técnicas, como la paleo-robótica, se pueden esclarecer algunas de esas incógnitas respecto a su plan corporal aberrante.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Clausen, S. y Smith, A. (2005). "Paleoanatomy and biological affinities of a Cambrian deuterostome (Stylophora)". *Nature* 438, pp. 351–4. 10.1038/nature04109.
- Jefferies, R. (1999). "The Calcichordate Theory". *Science* 236 (4807), p. 1476. doi:10.1126/science.236.4807.1476. PMID 17793239.
- Lefebvre, B., Guensburg, T., Martin, E., Mooi, R., Nardin, E., Nohejlová, M., Saleh, F., Khaoula, K., Hariri, Kh., y David, B. (2019). "Exceptionally preserved soft parts in fossils from the Lower Ordovician of Morocco clarify stylophoran affinities within basal deuterostomes". *Geobios* 52, 27–36. 10.1016/j.geobios.2018.11.001.
- Rahman, I. (2009). "Making sense of carpoids". *Geology Today* 25, pp. 34-8. 10.1111/j.1365-2451.2009.
- Rahman, I. y Zamora, S. (2024). Origin and Early Evolution of Echinoderms. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*. 52. 10.1146/annurev-earth-031621-113343.
- Saleh, F., Lefebvre, B., Dupichaud, C., Martin, E., Nohejlová, M., Spaccesi, L. (2023). "Skeletal elements controlled soft-tissue preservation in echinoderms from the Early Ordovician Fezouata Biota". *Geobios* 10.1016/j.geobios.2023.08.001.
- Sutcliffe, O., Südkamp, W., y Jefferies, R. (2007). "Ichnological evidence on the behaviour of mitrates: Two trails associated with the Devonian mitrate *Rhenocystis*". *Lethaia* 33, pp. 1–12. 10.1080/00241160050150267.



ZUBÍA

42



IER

Instituto de
Estudios Riojanos