

# **B**iota ediacárica, los primeros eumetazoos del registro fósil

*Roberto Díaz Sibaja*

Laboratorio de Paleontología, Facultad de Biología, UMSNH

## Resumen

La biota ediacárica representa uno de los mayores hitos en la historia evolutiva del planeta, pues contiene algunas de las primeras formas de vida animal pluricelular macroscópica bien conocida en el registro fósil y que presenta gran diversidad morfológica e interacciones ecológicas complejas, además de poseer integrantes microscópicos de gran relevancia evolutiva como los posibles primeros animales triploblásticos. Su posición estratigráfica corresponde con el final del Neoproterozoico, tiempo de aparición en el registro fósil de algunos de los primeros animales eumetazoos. La mayoría de los planes corporales de los organismos macroscópicos del Ediacárico no tienen equivalentes modernos e incluyen simetrías triradiales, octoradiales y fractales. La biota ediacárica vio su final al evolucionar los primeros organismos macrodepredadores con exoesqueletos que luego dominarían los ecosistemas del Fanerozoico.

**Palabras clave:** Ediacárico. Pluricelularidad. Animales. Paleontología. Evolución.

## Abstract

Ediacaran biota represents one of the biggest milestones on the earth's evolutionary history. It contains the first well known pluricellular macroscopic animals in the fossil record, as well as very important microscopic members such as the oldest putative triploblastic animal and embryos. Its stratigraphic position corresponds with the upper Neoproterozoic, the time of origin of the first eumetazoan animals. Most of the body plans of the ediacaran macroscopic organisms have no modern equivalents, and includes triradial, octoradial and fractal symmetries. The ediacaran biota saw its end with the evolution of the first macropredatorial organisms, which in turn will dominate Phanerozoic ecosystems.

**Key words:** Ediacaran. Pluricellularity. Animals. Paleontology. Evolution.

## Introducción

Una biota fósil es el conjunto total de fósiles encontrados en un nivel estratigráfico. Este nivel puede abarcar lapsos temporales breves (pocos miles de años) a prolongados (algunos millones de años) y su contenido fósil está delimitado por características compartidas de orden taxonómico, tafonómico y geológico. La biota ediacárica representa una asociación de fósiles de más de 70 taxones, tanto microscópicos como macroscópicos, la mayoría de cuerpos blandos (Narbonne 1998). Se encuentra delimitada temporalmente entre el periodo que va desde los 575 hasta los 543 Ma (*mega annum* o  $1 \times 10^6$  años radiométricos) antes del presente, es de distribución global (figura 1) y corresponde al Neoproterozoico tardío.

Sus dimensiones van de los micrómetros a un par de metros, con formas asimétricas y simétricas, incluyendo bilateral (la más abundante), radial, triradial, pentaradial, octoradial y fractal (McMenamin 1998, Dzik 2003, Xiao y Laflamme, 2008). Estas simetrías se encuentran repartidas en formas de disco, frondas, conos, esférulas, morfologías segmentadas, formas pectinadas, etc. Los fósiles que componen esta asociación incluyen microfósiles, cuerpos, galerías, rastros, huellas y exoesqueletos mineralizados como *Cloudina* del final del Ediacárico (Narbonne 1998, Clapham y Narbonne 2002, Clapham *et al.* 2003). En este sentido, la biota ediacárica no sólo incluye la biota típica de moldes de cuerpos blandos, sino todos los taxones presentes durante este lapso y que se encuentran asociados ecológica y estratigráficamente (MacGabhann, 2014)



Aunque la mayoría de los autores ubica a toda la biota bajo animales metazoarios, no existen evidencias suficientes para justificar esta clasificación con todos sus miembros. Sin embargo, los pocos animales identificados ocupan una posición pivotante al ser uno de los primeros grupos de animales eumetazoos del registro fósil y al marcar la transición de ecosistemas dominados por procariontes a ecosistemas dominados por animales (Narbonne 1998, Clapham *et al.* 2003).

El objetivo del presente manuscrito es presentar información básica sobre esta biota, que es de particular importancia por su antigüedad y por ser uno de los grupos de fósiles más antiguos conocidos con presencia de animales. Conocer este tipo de biota es fundamental para comprender mejor la serie de eventos biológicos que han ocurrido en la biosfera a través del tiempo, que finalmente resultan en la biosfera que conocemos actualmente.

## Contexto histórico

Los primeros fósiles ediacáricos fueron descubiertos en 1868 por el geólogo Alexander Murray en Terranova, Canadá (Gehling *et al.* 2000). Pero el primero de ellos en recibir una descripción taxonómica fue *Aspidella terranovica*, descrita en 1872 por Elkanah Billings. Una de las cosas importantes que Billings señaló es que estos fósiles estaban ubicados estratigráficamente varios kilómetros por debajo de aquellos del Fanerozoico, lo que según los cánones de la época, los colocaba en un tiempo extremadamente remoto y presuntamente inhabitado por criatura alguna (Billings 1872). En 1933 Georg Gürich describiría fósiles similares en Namibia, África y entre 1947 y 1949, Reginald Sprigg reportaría fósiles de este tipo en Australia. Empero, estos dos últimos científicos los incluyeron como parte del Cámbrico, dada su complejidad anatómica (Narbonne 2005, Antcliffe y Brasier 2008). Ello habla en parte de la negación que han tenido los científicos en aceptar que la vida multicelular compleja y macroscópica pudo comenzar mucho antes de lo previsto en la mayoría del registro fósil.

En 1957 un buscador de fósiles no profesional descubrió en el bosque de Charnwood, Inglaterra, un fósil petaloide que fuera descrito en 1958 por el geólogo Trevor D. Ford bajo el nombre de *Charnia masoni*. La zona en la que se descubrió este fósil pertenecía sin dudas al "Precámbrico". Un año después, el paleontólogo Martin Fritz Glaessner señalaría las similitudes entre los fósiles de Terranova, Namibia y Australia, fundando así lo que se conocería como la "fauna ediacárica" (Glaessner 1959).

Todos los especímenes encontrados en este lapso mostraban un estilo de preservación muy pobre, hasta que en 1969 el geólogo Shiva Balak Misra descubrió un yacimiento en Terranova con una preservación de detalles finos. Desde entonces y hasta 2005, los organismos ediacaranos se han reportado en más de 30 localidades en todos los continentes, excepto la Antártida (Narbonne 2005). Según la Paleobiology Database (<http://fossilworks.org>), existen fósiles ediacaranos en un total de 800 ocurrencias registradas en al menos 86 formaciones geológicas (Paleobiology Database 2014).

El nombre oficial de “Ediacárico” es relativamente reciente. En 1922 Amadeus William Grabau propuso el nombre ‘Siniense’ para rocas precámbricas de Yangtze, China. Para 1952 Boris Sokolov propuso el nombre ‘Véndico’ para rocas de Rusia y los Montes Urales. Sin embargo, estos nombres eran locales y no consideraban en su definición otras formaciones geológicas en otras partes del mundo. En 1975 el geólogo Walter Brian Harland y sus colaboradores propondrían el término Ediacárico, pero lo integraron como parte del Véndico. En 1981 Richard Jenkins consideró que el Ediacárico era distinto del Véndico y que el primero se ubicaba en la cima del Neoproterozoico. Para 1982 Preston E. Cloud y Martin Fritz Glaessner propusieron el término “ediacareense” para el período de tiempo entre las glaciaciones del Marinoense y la base del Cámbrico. Desde 1982 se usó el término informal ‘ediacareense’ para aquel lapso, hasta que la Unión Internacional de Ciencias Geológicas en marzo de 2004 decidió usar el original Ediacárico para reconocer el primer lapso de tiempo nuevo en 113 años (Knoll *et al.* 2006).

## **Tafonomía (el proceso de fosilización)**

El modo de preservación de los fósiles ediacáricos es único entre los lagerstätten (yacimientos con una excelente preservación) del mundo. La mayoría de ellos son impresiones que presentan un gran relieve y detalle, carecen de carbonización o biomineralización en los cuerpos y fueron producto de enterramientos rápidos mediados por sedimentación en condiciones de tormenta y corrientes y flujos de turbidita (Narbonne 2005).

Los estilos de preservación se tipifican según su contenido fósil y procedencia (Narbonne 2005) en cuatro estilos. El primero es el **Flinders**, que consta de impresiones de discos como contramoldes, las partes superiores de organismos resistentes como moldes y abundantes galerías en relieves negativos y positivos. Este estilo se encuentra en Ediacara, Australia y el Mar Blanco, Rusia. Era de

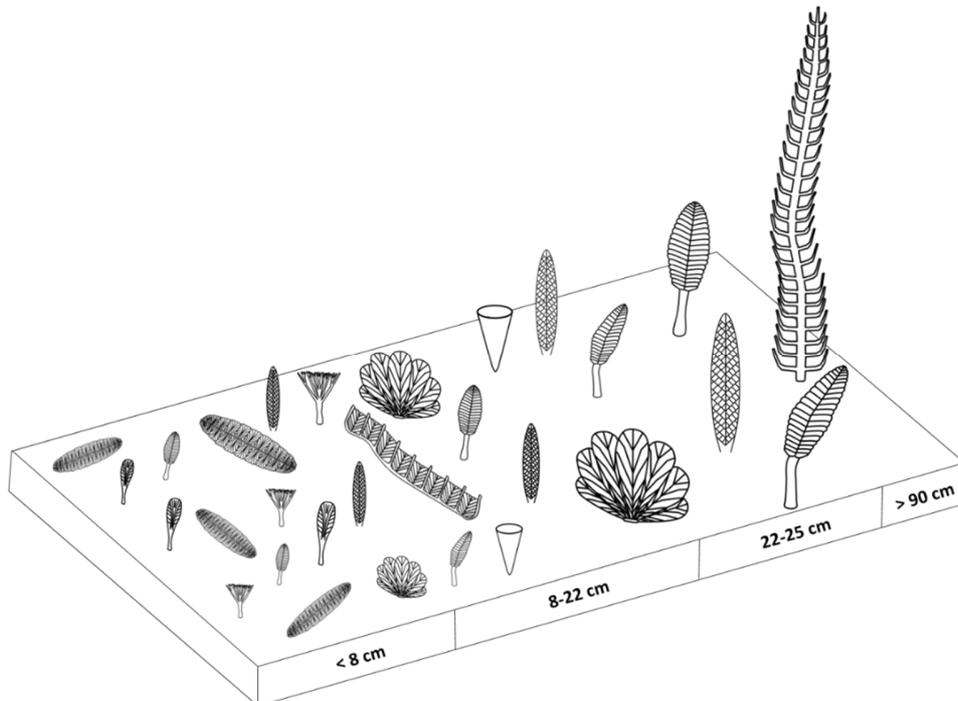
ambientes someros, soleados, entre la base de las olas y la de las tormentas, constaba de un tapete microbiano bien desarrollado y de rápida litificación (formación de roca). El segundo estilo es el **Fermeuse**, que consta de rastros y bases de los discos de fijación de organismos tipo fronda como contramoldes. Este estilo es típico de la Formación Fermeuse de Terranova, Canadá y del miembro Innerlev, Noruega. Era de ambientes de tipo bajo y costero, constaba de un tapete menos desarrollado y con baja capacidad de litificación que sólo conservaba lo que estaba embebido en el sustrato. El tercer estilo es el tipo **Conception**, que consta de moldes externos de organismos preservados por cenizas volcánicas. Es típico del grupo Conception de Terranova y de Charnwood, Inglaterra. Carece de tapete microbiano, pues es de aguas profundas, alejadas de la zona fótica, pero su litificación fue más veloz que en presencia de tapetes. Finalmente, está el estilo **Nama**, que conserva moldes tridimensionales dentro de camas de arena depositada por tormentas y corrientes de turbidez. Este estilo es común en los subgrupos Kuibis y Schwarzrand de Namibia y partes aisladas de Australia, California/Nevada, el Mar Blanco y Terranova. Al igual que el estilo Conception, carece de evidencia de tapetes microbianos y existe descomposición parcial que permite apreciar endoesqueletos no mineralizados anteriormente desconocidos. Los fósiles de este estilo se formaron bajo condiciones deltaicas y litorales. No existe superposición de estilos de fosilización y esto influye en la composición taxonómica observada en los yacimientos ediacáricos (Narbonne 2005).

## Ecología

La ecología ediacárica ha sido abordada desde hace relativamente poco. Los principales trabajos se han desarrollado en el grupo Avalon de Terranova, debido a que estos fósiles fueron preservados *in situ* por eventos volcánicos y ofrecen una instantánea ecológica sin par. Antes de estos estudios se pensaba que los ediacáricos tenían una estructura de comunidad definida y poco dinámica, con interacciones mínimas o nulas. Sin embargo, los estudios ecológicos demuestran una comunidad dinámica, similar a aquella de la fauna batial bentónica (del fondo oceánico entre los 1,000 y 4,000 metros de profundidad) moderna (Clapham y Narbonne 2002, Clapham *et al.* 2003).

Hasta el final del Ediacárico la macrodepredación estuvo ausente. Por otro lado, la bioturbación, la epibiosis, la competencia interespecífica y los mutualismos estaban muy reducidos o completamente ausentes (Narbonne 1998, Clapham *et al.* 2003). Es en las comunidades ediacáricas donde se aprecia por primera vez la

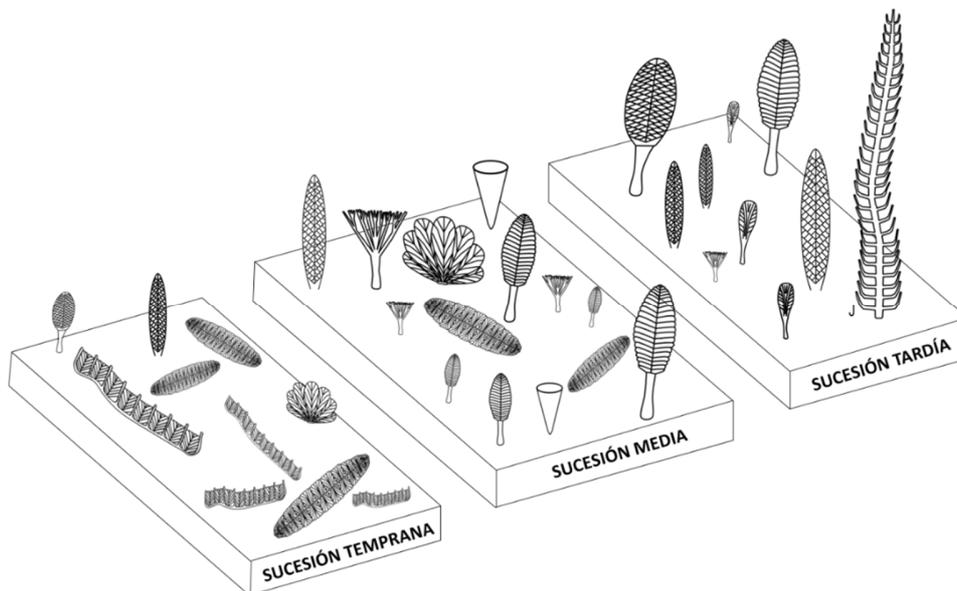
estratificación vertical de la comunidad entre organismos pluricelulares sobre el bentos (figura 2). Dicha estratificación se daba en cuatro niveles, próximo o sobre el bentos a <8 cm, en un nivel bajo de 8 a 22 cm, en un nivel medio de 22 a 25 cm y en un nivel alto >90 cm. En el primer nivel encontramos abundantes organismos rangeomorfos (organismos de construcción fractal) alargados y procumbentes (organismos cuyo cuerpo yace horizontal en el sustrato), en el segundo nivel encontramos rangeomorfos pectinados y con forma de 'plumero', así como a los enigmáticos 'conos', en el tercer nivel encontramos únicamente organismos petaloides o con forma de fronda y en el último nivel encontramos únicamente a formas como el aún no nombrado "árbol de navidad" y a los individuos de *Charnia* más grandes que llegaban hasta 180 cm de altura (Clapham *et al.* 2003).



**Figura 2.** Estratificación vertical en la comunidad ediacarana de Mistaken Point, Terranova, Canadá. Modificado de Clapham y Narbonne (2002).

En la Formación Mistaken Point se han podido obtener datos ecológicos como riqueza de especies, índices de diversidad, cobertura, biomasa y densidad poblacional. Estos datos indican que estas comunidades eran comparables en productividad a los ecosistemas marinos más altamente productivos de la

actualidad (Clapham *et al.* 2003, Narbonne 2004). Además y debido a la excelente preservación en ceniza volcánica, se ha podido obtener información sobre las distintas etapas sucesionales del yacimiento (figura 3). La sucesión temprana constaba de una baja diversidad y alta abundancia de especies, dominada por organismos aplanados; la sucesión media se caracterizaba por una gran diversidad y patrones de distribución espacial complejos, dominada por organismos con forma de arbusto y frondas presuntamente juveniles; finalmente tenemos la sucesión tardía, que presenta una diversidad muy baja, dominada por las frondas más grandes y la forma del “árbol de navidad”. Esta es la primera vez que se aprecia el fenómeno de sucesión ecológica en el registro fósil (Clapham *et al.* 2003).



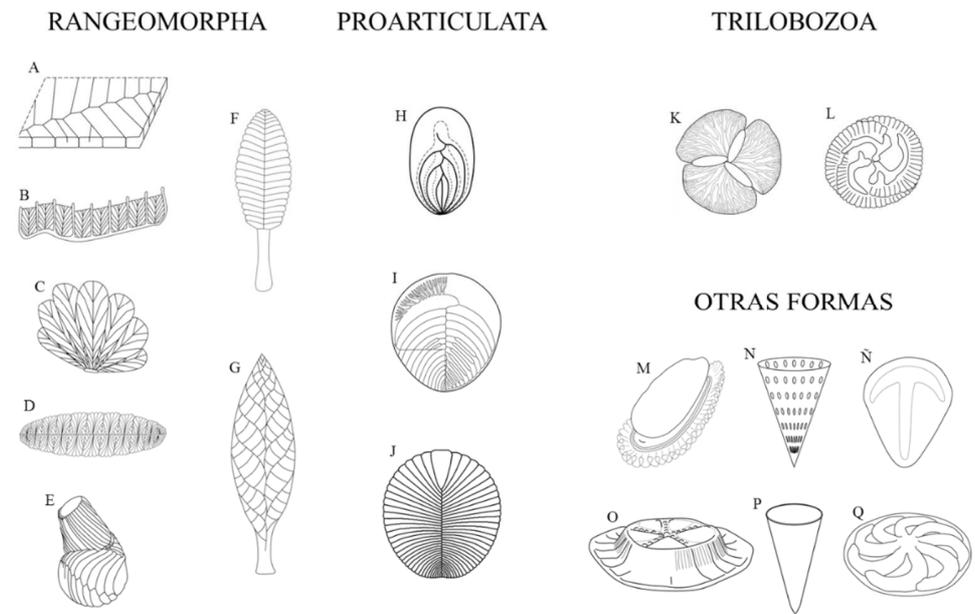
**Figura 3.** Estadios sucesionales de la formación Mistaken Point. Modificado de Clapham *et al.* (2003).

Durante el ediacárico los endemismos eran muy bajos y las especies se distribuían en grandes regiones. Sin embargo, sólo *Charnia masoni* era cosmopolita, (Narbonne 1998, Antcliffe y Brasier 2008, Waggoner 2003). Por otro lado, aunque la mayoría de los organismos ediacáricos pertenecían a aguas dentro de la zona fótica, se encuentran en asociaciones que en su tiempo se localizaron a más de 1 Km de profundidad, lo que imposibilita que hayan sido fotosintéticos o fotobiontes como se ha propuesto (Clapham *et al.* 2003, Narbonne 2005). Esto abre la posibilidad a que hayan sido bien saprófitos bacterianos o suspensivosos, pero el hecho de que en algunas asociaciones no se encuentran evidencias de tapetes

microbianos, pero alta productividad de biomasa ediacarana favorece la hipótesis suspensívora, al menos para los organismos sésiles (Peterson *et al.* 2003). Los organismos móviles como *Dickinsonia* o *Kimberella* muestran evidencias de haber consumido el tapete microbiano sobre el que vivían, haciendo de ellos los primeros “pasedores” del registro fósil (Peterson *et al.* 2003, Retallack 2007).

## Morfología y taxonomía

La mayoría de los organismos macroscópicos ediacáricos eran de cuerpos blandos, de textura leñosa pero flexible, hecho demostrado por la existencia de fósiles doblados y arrancados de sus estructuras de fijación (Narbonne 2005). La propuesta más sintética de morfologías es donde se distinguen a los radiales (sin importar el número de radios), los bilaterales, los cónicos y los vendobiontes o rangeomorfos. Sin embargo, esta clasificación no necesariamente refleja relaciones filogenéticas.



**Figura 4.** Esquemas representativos de los planes corporales de algunos ediacáricos. A) rangeomorfo abierto, B) rangeomorfo pectinado, C) rangeomorfo arbustivo, D) rangeomorfo fusiforme, E) rangeomorfo semiesférico, F) frondeleta, G) petaloide, H) vendiamorfo, I) dipleurozoo, J) cefalozoo, K) albumárido, L) tribraquidido, M) *Kimberella quadrata*, N) *Ausia fenestrata*, Ñ) *Parvancorina minchami*, O) *Arkarua adami*, P) *Thectardis avalonensis* y Q) *Eoandromeda octobrachiata*.

El término “vendobionte” surgió para clasificar a aquellos organismos macroscópicos que poseían un plan corporal que constaba de una construcción

modular fractal “acolchada” con simetría “bilateral alterna” en zigzag (Seilacher 1992) que posiblemente estaba rellena de tejido sincitial (en este caso, espacio en el tejido producto de la fusión de muchas células) (Shu *et al.* 2006). Estudios ulteriores han demostrado que esta estructura acolchada estaba compuesta de un esqueleto no mineralizado (Narbonne 2005). Existen tres órdenes de fractalidad, “*ramas*” mayores con diámetros de 1 a 5 mm, “*ramas*” menores con diámetros de 0.3 a 0.6 mm y “*ramas*” terciarias con diámetros <150 µm (Narbonne, 2004). El clado Vendobionta es sujeto de controversia y ha sido sinonimizado con el taxón **Rangeomorpha** (Narbonne 2004). Todos los rangeomorfos eran sésiles y presuntamente capaces de reproducción vegetativa. Se conocen al menos seis planes corporales básicos (figura 4): abiertos, pectinados, arbustivos, fusiformes, semiesféricos, petaloides y frondeletas.

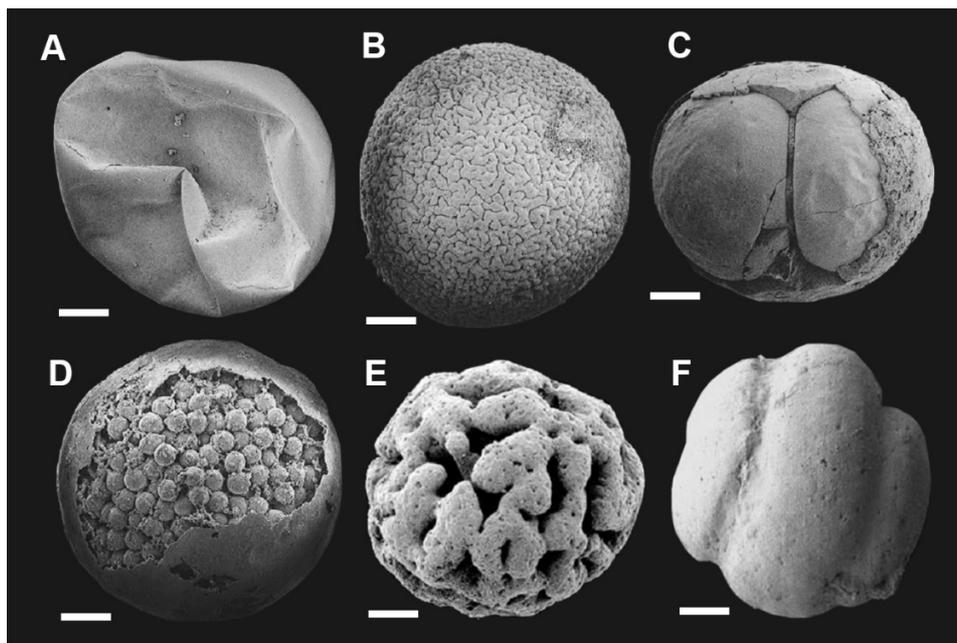
El único grupo **abierto** conocido es la aún no nombrada “forma de Dengying” (Figura 4, panel A), que consta de un eje en zigzag del cual parten ramificaciones biserials con ramas huecas y abiertas en las porciones más distales (ninguna otra criatura viva o extinta tiene un cuerpo abierto). Esta forma era procumbente y estaba siempre orientada hacia las corrientes y crecía excluyendo a otros individuos del substrato (Xiao *et al.* 2005). Los organismos **pectinados** (Figura 4, panel B) tenían un eje corporal procumbente del cuál emergían ramas que se separaban unas de otras por extensiones del eje de crecimiento, de tal forma que cada sección del ‘peine’ tenía un plan corporal similar a otros rangeomorfos. Los organismos **arbustivos** (Figura 4, panel C) tenían un eje corporal basal, central, muy reducido y poco evidente. De este eje partían varias ramas que se distribuían de forma semi radial y polar. Las ramas siempre crecían en un mismo plano, lo que les daba la apariencia de ‘abanicos’. Los organismos **fusiformes** (Figura 4, panel D) eran procumbentes, tenían un eje central del cuál partían de forma alterna las ramas. Eran similares a la forma de Dengying excepto en que eran más grandes, complejos y estaban cerrados (Peterson *et al.* 2003). Los organismos **semiesféricos** (Figura 4, panel E) fueron confundidos durante mucho tiempo por su peculiar forma corporal y por su pobre preservación (pues se suelen encontrar generalmente en ambientes deltaicos). Su cuerpo está organizado de forma similar a los rangeomorfos abiertos, con una ramificación simple, pero cerrada que estaba involucionada y les brindaba un aspecto de una semiesfera (Seilacher *et al.* 2003). Los organismos **petaloides** (Figura 4, panel G) fueron los primeros en ser descubiertos, aunque sólo fue una parte de su cuerpo, el disco de fijación. Además de esta base, los petaloides constan de un eje erguido que por lo general consta de una zona sin ramas, denominado ‘tallo’ (Dzik 2003, Narbonne 2004). A partir de este eje parten las ramas en forma

alterna, disponiéndose en un único eje, lo que les da la apariencia de plumas. Finalmente, las **frondeletas** (Figura 4, panel F) eran organismos con una base amplia y podían o no tener tallos. Su eje de crecimiento era central y alterno, del cual partían las ramas, pero a diferencia de los petaloideos, sus ramas se disponían en varios ejes (Narbonne 2004). Otros rangeomorfos que no encajan en este esquema de clasificación son *Primocandelabrum* sp., que se asemeja a una fronda, pero con forma de candelabro con las astas “rellenas” de la típica estructura fractal rangeomorfa (Wilby *et al.* 2011); además de *Pectinifrons* sp., similar a los pectinados, pero sin extensiones del eje hacia arriba y con las ramas fractales dispuestas en ejes aparentemente aleatorios (Bamforth *et al.* 2008).

Existen otros organismos ediacaranos con una disposición “bilateral alterna” en zigzag, son los ahora denominados **Proarticulata** (figura 4), grupo que fuera propuesto por el paleontólogo Mikhail Aleksandrovich Fedonkin en 1985. Todos los proarticulados (organismos con simetría bilateral y múltiples segmentos corporales) estaban aplanados en sentido “dorso-ventral”, presentaban una serie de isómeros dispuestos de forma alterna en un eje corporal evidente y poseían una gran región frontal única. Esta zona ha sido analogada a la “cabeza” animal debido a la presencia de canales distributivos con presunta función sensorial y a que los rastros de movimiento que se presenta en fósiles de este grupo parecen estar orientados en el sentido de esta zona. De este grupo se reconocen tres clados principales: **Vendiamorpha**, **Dipleurozoa** y **Cephalozoa** (Figura 5, paneles H, I y J respectivamente). Los vendiamorfos tenían una gran región “cefálica” y una serie de grandes segmentos corporales que convergían en un presunto sistema digestivo en el centro del animal. Dipleurozoos y cefalozoos tenían una mayor cantidad de isómeros, con presencia de presuntos sacos digestivos entre ellos. Sin embargo, los dipleurozoos carecen de una región “cefálica” grande y evidente, mientras que los cefalozoos presentan una red compleja de canales distributivos en dicha zona.

Otro grupo interesante es el de los **Trilobozoa** (figura 4), nombrados por Fedonkin en 1985. Estas criaturas poseían un cuerpo en forma de disco y la mayoría tenía una simetría triradial muy particular, pues estaba compuesta de estructuras dorsales con arreglo helicoidal y no lineal. Se clasifican en tres grupos: la familia **Tribrachididae** (Figura 4, panel L), integrados por miembros poco aplanados y con presencia de tres estructuras que radiaban de un centro común hacia la periferia en forma helicoidal (Runnegar y Fedonkin 1992); la familia **Albumaresidae** (Figura 4, panel K), con organismos moderadamente aplanados y con presencia de tres estructuras aparentemente independientes y rectas que se unían en el centro de

forma helicoidal. Finalmente tenemos una colección de criaturas aparentemente relacionadas, pero sin un grupo asignado dentro de los trilobozoos. Éstas estaban fuertemente aplanadas y presentaban una serie de canales en agrupaciones de tres que radiaban de un centro común de forma dendrítica (Fedonkin 1985).



**Figura 5.** Microfotografías de los embriones putativos de la Formación Doushantuo. A) *Megasphaera inornata*, B) *M. ornata*, C) *Parapandorina raphospissa*, D) *Megaclonophycus onustus*, E) *Caveasphaera costata* y F) *Spiralicellula bulbifera*. Las barras de escala de A, B, D y F representan 100  $\mu\text{m}$ . Barra de escala de C) a 70  $\mu\text{m}$ . Barra de escala de E) 60  $\mu\text{m}$ . Modificado de Xiao y Knoll 2000.

Una de las criaturas móviles de la biota ediacárica es la icónica *Kimberella quadrata* (figura 4), un organismo que ha sido vinculado con los moluscos debido a la aparente presencia de una rádula y a la analogía de sus partes con un pie muscular y una zona del manto con una concha no mineralizada. *Kimberella* es de los pocos taxones que muestran fósiles con señales de escape tras el sepultamiento y huellas de alimentación (Dzik 2003).

Algunos organismos peculiares que aún permanecen con una clasificación no definida son: *Ausia fenestrata*, una especie de 'cono' invertido con fenestras en hileras horizontales; *Parvancorina* spp., organismos con una presunta región cefálica y similares a las larvas protaspis de los trilobites; *Arkarua adami*, que posee una forma de cubo invertido con margen y que tiene simetría pentaradial; *Thectardis*

*avalonensis*, un organismo hueco en forma de cono invertido y ninguna otra característica más; *Eoandromeda octobrachiata*, un organismo con ocho brazos radiales en espiral que parten del centro (figura 4); *Arumberia* spp., una serie de organismos sin cuerpos definidos y conformados de una serie de canales paralelos que parten de un eje común; *Funisia dorothea*, una criatura en forma de pequeños segmentos semiesféricos apilados uno encima del otro; *Mawsonites spriggi*, la única impresión discoidal con un patrón de ornamentación altamente complejo y que podría ser el disco de fijación de algún rangeomorfo desconocido; *Namacalathus* spp., organismos con esqueletos biomineralizados con forma de tubo simple que remata en una esfera con seis aberturas laterales y una dorsal; *Palaeophragmodictya* spp., organismos en forma de abultamientos radiales con una gran cantidad de radios y un margen irregular; *Vendoglossa tuberculata*, un organismo ovalado y aplanado dorsoventralmente y que muestra pocas características distintivas; *Yelovichnus* spp., un fósil vermiforme que puede representar un cuerpo o una galería; etc. Además de estos, tenemos un sinnúmero de icnotaxones que representan presuntos organismos triploblásticos (por la capacidad e construir galerías usando sus cuerpos).

Recientemente se describió al primer género de cuerpo blando directamente asociado a la producción de galerías. Fue nombrado *Plexus ricei* y se trata de un animal bilateral con una longitud de 5 a 80 cm y un ancho de apenas 5 a 20 mm. Sus fósiles se componen de impresiones tubulares donde se aprecia una estructura media rígida, flanqueada por “segmentos” semiesféricos (Joel *et al.* 2014).

Entre los escasos taxones con esqueletos biomineralizados encontramos formas tubulares como *Conotubus hemiannulatus*, *Namapoikia riotoogensis* y cloudínidos como *Cloudina* spp., *Saarina* spp., *Sinotubulites* spp. y *Somatohelix sinuosus*.

## Formación Doushantuo

La formación Doushantuo se localiza al Sur de China, por encima de la formación Nantuo. Pertenece a la base del Neoproterozoico y está fechada entre ca. 635 y 551 Ma antes del presente, por lo que es la formación ediacárica más antigua (Xiao *et al.* 2000, Shen *et al.* 2008, Jiang *et al.* 2011). La formación representa una paleocuenca de aguas marinas profundas y está conformada de caliza pirítica negra, con un grosor máximo de 136 m (Shen *et al.* 2008). Presenta tres lagerstätten, el primero (Miaohe-Xiuning) se compone de impresiones calcáreas en calizas laminadas donde existen registros de algas y posibles animales; el segundo

(Yangtze Gorges) contiene fósiles permineralizados y el tercero (Beidoushan) conforma depósitos marinos con secuencias de dolomita fosfatada de un grosor de 0.2 a 6 m con presencia de microfósiles preservados tridimensionalmente (Chen *et al.* 2000, Xiao y Knoll 2000).

Los supuestos embriones en gastrulación (etapa embrionaria en la que se forma el tracto digestivo) son relativamente grandes, de hasta medio milímetro de diámetro (figura 5). Según su interpretación como embriones, presentan un ectodermo y pared del arquenterón (tubo digestivo embrionario primitivo) con una única capa de células, poseen múltiples ingresiones (tejido invaginado) multipolares endodérmicas donde se pueden apreciar las células de forma individual en distintas vistas y sus núcleos (Chen *et al.* 2000). Algunos autores han interpretado a estos microfósiles como bacterias gigantes o formaciones inorgánicas sin embargo, no se conocen bacterias multicelulares o con ornamentaciones complejas (Yin *et al.* 2007). Aunque aún es discutido, se propone que los microfósiles de Doushantuo identificados como embriones son en realidad protistas enquistados (Huldtgren *et al.* 2011).

Doushantuo contiene además, un fósil denominado *Vernanimalcula guzhouena* y se le ha identificado como el animal bilateral triploblástico más antiguo del registro fósil (Chen *et al.* 2004). Su estatus es controvertido, pues algunos investigadores sostienen que se trata de artefactos diagenéticos (*i.e.* pseudofósiles) y no de organismos (Bengtson *et al.* 2012).

## **Afinidades taxonómicas**

A lo largo de la historia, los ediacáricos en conjunto y algunos de sus miembros han sido interpretados como colonias de procariontes (Steiner y Reitner 2001), bacterias o protozoos coloniales únicos (Grazhdankin 2001), algas (*e.g.* Ford, 1958), un grupo intermedio entre plantas y animales (Pflug 1972), protistas gigantes (Zhuravlev 1993, Seilacher *et al.* 2003, Peterson *et al.* 2003), foraminíferos gigantes (Zhuravlev 1993), protistas similares a hongos (Peterson *et al.* 2003), hongos o algún grado extinto de hongos (Peterson *et al.* 2003), animales troncales (*e.g.* Gehling 1991), esponjas (*e.g.* Gehling y Rigby 1996), metazoos primitivos (*e.g.* Runnegar 1982) y muchas otras asociaciones con animales modernos (*e.g.* Glaessner 1984). Algunas visiones poco ortodoxas los han considerado como “metacelulares” fotosintéticos extintos (McMenamin 1998), un filo animal de arquitectura olvidada (Narbonne 2005), experimentos fallidos de la vida eucariótica pluricelular (*e.g.* Seilacher 1989) y más recientemente como los primeros líquenes terrestres del planeta (Retallack

2013). Sin embargo, ninguna de estas propuestas ha tenido mucho éxito, debido principalmente a evidencia contradictoria.

En un sentido más particular, existe más o menos consenso sobre la relación de algunos taxones. Por ejemplo, *Kimberella quadrata*, es un presunto molusco (Seilacher *et al.* 2003), *Parvancorina* spp., es un presunto artrópodo (Glaessner 1980), las especies *Burykhia hunti* y *Yarnemia acidiformis* (Ivantsov y Grazhdankin 1977, Fedonkin *et al.* 2012), son presuntas ascidias, *Coronacollina acula*, *Fedomia mikhaili* y *Vaveliksia* spp., son presuntas esponjas (Fendonkin 1983, Serezhnikova e Ivantsov 2007, Clites *et al.* 2012) y finalmente, *Corumbella werreni*, *Hiemalora* spp., *Inaria* sp., *Nemiana simplex*, *Pambikalbae hasenohrae* y *Vendoconularia* spp., son presuntos cnidarios (Fendonkin 1982, Gehling 1988, Van Iken *et al.* 2005, Jenkins y Nedin 2007, Warren *et al.* 2012).

## El ediacareense en México

Los trabajos científicos sobre el Ediacareense mexicano son escasos. Este período está representado en la región de Caborca, al noroeste del estado de Sonora y se integra de 14 formaciones en una secuencia miogeoclinal de aguas someras con un grosor de hasta 3.3 Km, compuesta principalmente de limolita, dolomita, caliza y en algunas zonas de arenisca y conglomerados (Stewart *et al.* 1984).

Los fósiles ediacáricos se pueden encontrar en dos de las formaciones de Caborca. La Formación Clemente contiene tanto fósiles corpóreos como huellas y rastros, era de aguas someras, está fechada en ca. 600 Ma antes del presente y se compone de dos unidades estratigráficas, una de oolitos y otra más antigua de calizas. Dentro de los fósiles corpóreos encontramos a *Cyclomedusa plana*, *Sekwia* cf. *excentrica* y un Ernieitidae indeterminado. En cuanto a los icnofósiles, se reporta la presencia de *Lockeia* sp. *Palaeophycus tubularis* y *Vermiforma antiqua* hacia la parte superior (McMenamin 1996). Por otro lado, la Formación La Ciénega es más joven que la Formación Clemente (aunque no se ha fechado), consta de cuatro unidades que suman un grosor máximo de 170 m. Sólo la primera unidad contiene fósiles no ambiguos, éstos han sido asignados a *Cloudina* sp. y se encuentran en sedimentos de dolomía, dolomía arenosa y esquisto (Sour-Tovar *et al.* 2007).

Los taxones reportados para el Ediacárico mexicano se sitúan estratigráficamente hacia el final del período. Esto queda confirmado por la presencia de *Treptichnus pedum* (el taxón índice del límite entre el Ediacárico y el Cámbrico) en la Formación Puerto Blanco que sobreyace a la Formación La Ciénega (Sour-Tovar *et al.* 2007).

## Conclusiones

La biota ediacárica representa uno de los primeros ecosistemas con organismos macroscópicos complejos de la Tierra, incluyendo animales que se formaron en una gran variedad de ambientes marinos, que van de las aguas profundas a zonas someras y deltaicas. Habitaron en íntima relación con los tapetes microbianos, y ecológicamente fueron similares a los ecosistemas bentónicos suspensívoros modernos, tanto en complejidad como en estructura. El cese a su existencia fue producto de una revolución en la estructura de la comunidad que daría paso a los ecosistemas similares a los modernos. El estudio de la biota ediacárica es crucial para el entendimiento de la evolución temprana de la pluricelularidad y el origen de los animales. La presencia de la biota ediacárica en México ofrece una oportunidad única para estudiar no sólo la composición y estructura de esta comunidad, sino además el tránsito hacia los ecosistemas del Fanerozoico.

## Bibliografía

- Antcliffe, J.B. y M.D. Brasier. 2008. *Charnia* at 50: Developmental models for Ediacaran fronds. *Palaeontology*, 51: 11-26.
- Bamforth, E.L., G.M. Narbonne Y M.M. Anderson. 2008. Growth and ecology of a multi-branched Ediacaran rangeomorph from the Mistaken Point assemblage, Newfoundland. *Journal of Paleontology*, 82: 763-777.
- Bengtson, S., J.A. Cunningham, C. Yin y P.C. Donoghue. 2012. A merciful death for the "earliest bilaterian," *Vernanimalcula*. *Evolution & development*, 14: 421-427.
- Billings, E. 1872. On some fossils from the primordial rocks of Newfoundland. *Canadian Naturalist and Geologist*, 6: 465-479.
- Chen, J. D.J. Bottjer, P. Oliveri, S.Q. Dornbos, F. Gao, S. Ruffins, H. Chi, C. Li y E.H. Davidson. 2004. Small bilaterian fossils from 40 to 55 million years before the Cambrian. *Science*, 305: 218-222.
- Chen, J., P. Oliveri, C. Li, G. Zhou, F. Gao, J.W. Hagadorn, K.J. Peterson y E.H. Davidson. 2000. Precambrian animal diversity: putative phosphatized embryos from the Doushantuo Formation of China. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 97: 4457-4462.
- Clapham, M.E. y G.M. Narbonne. 2002. Ediacaran epifaunal tiering. *Geology*, 30: 627-630.

- Clapham, M.E., G.M. Narbonne y J. Gehling. 2003. Paleoeecology of the oldest known animal communities: Ediacaran assemblages at Mistaken Point, Newfoundland. *Paleobiology*, 29:527-544.
- Clites, E.C., M.L. Droser y J.G. Gehling. 2012. The advent of hard-part structural support among the ediacara biota; Ediacaran harbinger of a Cambrian mode of body construction. *Geology*, 40: 307-310.
- Cloud, P.E. y M.F. Glaessner. 1982. The Ediacarian Period and System: Metazoa inherit the earth. *Science*, 217: 783-792.
- 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. 1982. New generic name for the Precambrian coelenterates. *Paleontologicheskii Zhurnal*, 2: 137.
- Fedonkin, M.A. 1983. Non-skeletal fauna of Podolia, Dniester River valley. Pp. 128-139 en V.A. Velikanov, E.A. Asseeva y M.A. Fedonkin, eds. *The vendian of the Ukraine*. Kiev: Naukova Dumka, Rusia.
- Fedonkin, M.A. 1985. Systematic description of the vendian Metazoa. Pp. 112-117 en B.S. Sokolov y A.B. Iwanowski, eds. *The vendian system*.
- Fedonkin, M.A., P. Vickers-Rich, B.J. Swalla, P. Trusler y M. Hall. 2012. A new metazoan from the vendian of the White Sea, Russia, with possible affinities to the ascidians. *Paleontological Journal*, 46: 1-11.
- Ford, T.D. 1958. Pre-Cambrian fossils from Charnwood forest. *Proceedings of the Yorkshire Geological Society*, 31: 211-217.
- Ford, T.D. 1958. Precambrian fossils from Charnwood Forest. *Yorkshire Geological Society Proceedings*, 31: 211-217.
- Gehling, J.G. 1988. A cnidarian of actinian-grade from the Ediacaran Pound Subgroup, South Australia. *Alcheringa*, 12: 299-314.
- Gehling, J.G. 1991. The case for Ediacaran fossil roots to the metazoan tree. *Geological Society of India Memoir*, 20: 181-224.
- Gehling, J.G. y J.K. Rigby. 1996. Long expected sponges from the Neoproterozoic ediacara fauna of South Australia. *Journal of Paleontology*, 70:185-195.
- Gehling, J.G., G.M. Narbonne y M.M Anderson. 2000. The first named Ediacaran body fossil, *Aspidella terranovica*. *Palaeontology*, 43: 427-456.
- Glaessner, M. F. (1980). *Parvancorina* an arthropod from the Late Precambrian (Ediacarian) of South Australia. *Ann. Naturhist. Mus. Wien*, 83, 83-90.
- Glaessner, M.F. 1959. Precambrian coelenterata from Australia, Africa and England. *Nature*, 183: 1472-1473.

- Glaessner, M.F. 1984. The dawn of animal life. Cambridge University Press, Cambridge, UK. 258.
- Grabau, A.W. 1922. The sinian system. Bulletin of the Geological Society of China, 1: 44-88.
- Grazhdankin, D. 2001. Microbial origin of some of the Ediacaran fossils. En GSA Annual Meeting, Noviembre 5-8, 2001. Libro de resúmenes. Sesión No. 177 Paleontology III: Early life. Artículo No. 177-0.
- Harland, W.B., R.L. Armstrong, A.V. Cox, L.E. Craig, A.G. Smith y D.G. Smith. 1989. A geologic time scale. Cambridge University Press, Cambridge UK, 263 pp.
- Huldgren, T., Cunningham, J. A., Yin, C., Stampanoni, M., Marone, F., Donoghue, P. C., & Bengtson, S. (2011). Fossilized nuclei and germination structures identify Ediacaran "animal embryos" as encysting protists. Science, 334, 1696-1699.
- Ivantsov, A.Y. y D.V. Grazhdankin. 1977. A New Representative of the Petalonamae from the Upper Vendian of the Arkhangelsk Region. Paleontological Journal, 31: 1-16.
- Jenkins, R.J.F. 1981. The concept of an 'Ediacaran period' and its stratigraphic significance in Australia. Transactions of Royal Society of South Australia, 105: 179-194.
- Jenkins, R.J.F. y C. Nedin. 2007. The provenance and palaeobiology of a new multi-vened, chambered frondose organism from the Ediacaran (later Neoproterozoic) of South Australia. Geological Society, London, Special Publications, 286: 195-222.
- Jiang, G., X. Shi, S. Zhang, Y. Wang y S. Xiao. 2011. Stratigraphy and paleogeography of the Ediacaran Doushantuo Formation (ca. 635–551 Ma) in South China. Gondwana Research, 19: 831-849.
- Joel, L.V., M.L. Droser y J.G. Gehling. 2014. A new enigmatic, tubular organism from the Ediacara member, Rawnsley quartzite, South Australia. Journal of Paleontology, 88:253-262.
- Knoll, A.H., M.R. Walter, G.M. Narbonne y N. Christie-Blick. 2006. The Ediacaran period: a new addition to the geologic time scale. Lethaia, 39: 13-30.
- MacGabhann, B. A. (2014). There is no such thing as the 'ediacara biota'. Geoscience Frontiers, 5(1), 53-62.
- McMenamin, M.A.S. 1996. Ediacaran biota from Sonora, Mexico. Proceedings of the National Academy of Sciences, 93: 4990-4993.
- McMenamin, M.A.S. 1998. The garden of ediacara: discovering the first complex life. Columbia University Press, New York, 295 pp.

- Misra, S.B. 1969. Late Precambrian (?) fossils from southeastern Newfoundland. *Geological Society of America Bulletin*, 80: 2133-2140.
- Narbonne, G.M. 1998. The ediacara biota: a terminal Neoproterozoic experiment in the evolution of life. *GSA Today*, 8:1-6.
- Narbonne, G.M. 2004. Modular construction of early Ediacaran complex life forms. *Science*, 305: 1141-1144.
- Narbonne, G.M. 2005. The Ediacara biota: Neoproterozoic origin of animals and their ecosystems. *Annu. Rev. Earth Planet. Sci.*, 33: 421-442.
- Paleobiology Database. 2014. Paleobiology Database Navigator. Consultado el 21 de abril de 2014, usando el parámetro: Ediacaran. Disponible en línea en: <http://fossilworks.org/>
- Peterson, J.K., B. Waggoner y J.W. Hagadorn. 2003. A fungal analog for Newfoundland Ediacaran fossils? *Integrative and Comparative Biology*, 43: 127-136.
- Pflug, H.D. 1972. Systematik der jung-präkambrischen Petalonamae Pflug 1970. *Paläontologische Zeitschrift*, 46: 56-67.
- Retallack, G.J. 2007. Growth, decay and burial compaction of Dickinsonia, an iconic Ediacaran fossil. *Alcheringa*, 31: 215-240.
- Retallack, G.J. 2013. Ediacaran life on land. *Nature*, 493: 89-92.
- Runnegar, B. 1982. The Cambrian explosion: animals or fossils? *Journal of the Geological Society of Australia*, 29: 395-411.
- Runnegar, B.N. y M.A. Fedonkin. 1992. Proterozoic metazoan body fossils. Pp. 999-1007 en J.W. Schopf y C. Klein, eds. *The Proterozoic biosphere: a multidisciplinary study*. Cambridge University Press. Cambridge, UK.
- Seilacher, A. 1989. Vendozoa: organismic construction in the Proterozoic biosphere. *Lethaia*, 22: 229-239.
- Seilacher, A. 1992. Vendobionta and psammocorallia: lost constructions of Precambrian evolution. *J. Geol. Soc. London*, 149: 607-613.
- Seilacher, A., D. Grazhdankin, y A. Legouta. 2003. Ediacaran biota: The dawn of animal life in the shadow of giant protists. *Paleontological Research*, 7: 43-54.
- Serezhnikova, E.A. y A.Y. Ivantsov. 2007. Fedomia mikhaili—A new spicule-bearing organism of sponge grade from the vendian (Ediacaran) of the White Sea, Russia. *Palaeoworld*, 16: 319-324.
- Shen, Y., T. Zhang y P.F. Hoffman. 2008. On the coevolution of Ediacaran oceans and animals. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105: 7376-7381.

- Shu, D.G., S.C. Morris, J. Han, Y. Li, X.L. Zhang, H. Hua, Z.F. Zhang, J.N. Liu, J.F. Guo, Y. Yao y K. Yasui. 2006. Lower Cambrian vendobionts from China and early diploblast evolution. *Science*, 312: 731-734.
- Sokolov, B.S. 1952. On the age of the old sedimentary cover of the Russian platform. *Izvestiya Akademii Nauk SSSR, Seriya geologicheskaya*, 5: 21-31.
- Sour-Tovar, F., J.W. Hagadorn y T. Huitron-Rubio. 2007. Ediacaran and Cambrian index fossils from Sonora, Mexico. *Palaeontology*, 50: 169-175.
- Steiner, M. y J. Reitner. 2001. Evidence of organic structures in ediacara-type fossils and associated microbial mats. *Geology*, 29: 1119-1122.
- Stewart, J.H., M.A.S. McMenamin y J.M. Morales-Ramírez. 1984. Upper Proterozoic and Cambrian rocks in the Caborca region, Sonora, Mexico. USGS Professional Paper, 620:1-36.
- Van Iten, H., J.M. Leme, S.C. Rodrigues y M.G. Simoes. 2005. Reinterpretation of a conulariid-like fossil from the Vendian of Russia. *Palaeontology*, 48: 619-622.
- Wade, M. 1968. Preservation of soft-bodied animals in Precambrian sandstones at Ediacara, South Australia. *Lethaia*, 1: 238-267.
- Waggoner, B. 2003. The Ediacaran biota in space and time. *Integrative and Comparative Biology*, 32: 104-113.
- Warren, L.V., M.L.A.F. Pacheco, T.R. Fairchild, M.G. Simoes, C. Riccomini, P.C. Boggiani y A.A. Cáceres. 2012. The dawn of animal skeletogenesis: ultrastructural analysis of the Ediacaran metazoan *Corumbella wernerii*. *Geology* 40: 691-694.
- Wilby, P.R., J.N. Carney y M.P. Howe. 2011. A rich Ediacaran assemblage from eastern Avalonia: evidence of early widespread diversity in the deep ocean. *Geology*, 39: 655-658.
- Xiao, S. y A.H. Knoll. 2000. Phosphatized animal embryos from the Neoproterozoic Doushantuo formation at Weng'an, Guizhou, South China. *Journal of Paleontology* 74: 767-788.
- Xiao, S. y M. Laflamme. 2009. On the eve of animal radiation: phylogeny, ecology and evolution of the Ediacara biota. *Trends in Ecology & Evolution* 24: 31-40.
- Xiao, S., B. Shen, C. Zhou, G. Xie y X. Yuan. 2005. A uniquely preserved Ediacaran fossil with direct evidence for a quilted bodyplan. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 102: 10227-10232.
- Yin, L., M. Zhu, A.H. Knoll, X. Yuan, J. Zhang y J. Hu. 2007. Doushantuo embryos preserved inside diapause egg cysts. *Nature*, 446: 661-663.

Zhang, X.G. y B.R. Pratt. 2014. Possible algal origin and life cycle of Ediacaran Doushantuo microfossils with dextral spiral structure. *Journal of Paleontology*, 88: 92-98.

Zhuravlev, A.Y. 1993. Were Ediacaran vendobionta multicellulars? *Neues Jahrbuch für Geologie und Palaontologie-Abhandlungen*, 190: 299-314.