

## LOS COMIENZOS DE LA HISTORIA EVOLUTIVA DE LOS ARTRÓPODOS: ¿QUÉ NOS PUEDEN CONTAR LOS FÓSILES?

Ben Waggoner

Department of Biology, University of Central Arkansas  
Conway, AR 72035-0001 USA — benw@mail.uca.edu

### Resumen

La filogenia de los artrópodos ha sido objeto de polémica durante mucho tiempo. Los estudios basados en la morfología de los taxones actuales en los fósiles y actualmente en las secuencias macromoleculares, han proporcionado resultados contradictorios y, en ocasiones, confusos. Aunque los fósiles no pueden decirnos todo sobre la evolución de los artrópodos, pueden contribuir de una forma importante, especialmente los de finales del Proterozoico y Cámbrico. En este trabajo se revisa de modo abreviado el registro fósil de artrópodos y taxones relacionados del Cámbrico. Los artrópodos se diversificaron, tanto taxonómicamente como ecológicamente, en el Cámbrico, aunque ni una ni otra alcanzaron los niveles que observamos en biocenosis modernas. Dinocarida, taxón cámbrico de predadores, está relacionado con los artrópodos y posiblemente con los lobópodos, pero también comparten algunos caracteres con los asquelmintos priapulidos, apoyando una hipótesis basada en datos moleculares. Hay varios fósiles Proterozoicos en la llamada 'Fauna de Ediacara' que son potenciales parientes de los artrópodos, en particular el grande y alargado *Bomakellia* y el multisegmentado *Spriggina*. Sin embargo, estas formas son raras y no muy diversificadas. La evidencia fósil es en general consistente con un origen del tronco base de los Arthropoda en el Proterozoico tardío. Sin embargo, el Cámbrico fue todavía una época de gran diversificación morfológica y ecológica.

**Palabras clave:** Registro fósil, *Bomakellia*, *Spriggina*, *Marywadea*, Dinocarida, Lobópodos, Arthropoda, Proterozoico, Cámbrico, Fauna de Ediacara.

### The Earliest Evolutionary History of Arthropods: What can the Fossils tell us?

#### Abstract

Arthropod phylogeny has long been a subject of controversy. Studies based on morphology of living taxa, on fossils, and now on macromolecular sequences have yielded contradictory and sometimes confusing results. While fossils do not tell us everything about arthropod evolution, they can contribute a great deal, in particular in the latest Proterozoic and Cambrian. I briefly review the Cambrian fossil record of arthropods and related taxa. Arthropods radiated both taxonomically and ecologically in the Cambrian, although neither taxonomic nor ecological diversity reached the levels seen in modern biotas. The predatory Cambrian taxon Dinocarida are close to arthropods and possibly to lobopods, but also show some characters in common with 'aschelminth' priapulid worms, supporting a hypothesis based on molecular data. There are several late Proterozoic fossils in the so-called "Ediacara biota" that are plausible arthropod relatives, notably the large, elongated *Bomakellia* and the multisegmented *Spriggina*. However, such forms are rare and not very diverse. Trace fossil evidence is broadly consistent with an origin of the stem-group of the Arthropoda in the late Proterozoic. However, the Cambrian was still a time of great morphological and ecological diversification.

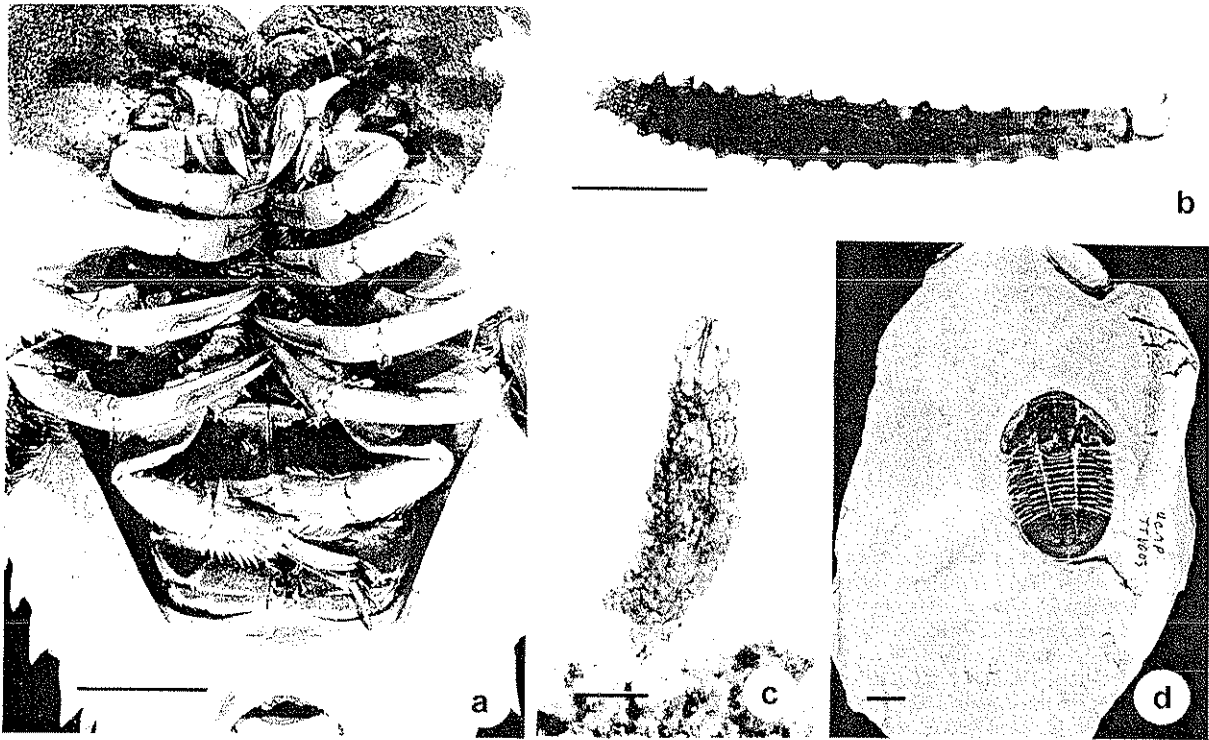
**Key words:** Fossil, *Bomakellia*, *Spriggina*, *Marywadea*, Dinocarida, Lobopods, Arthropoda, Proterozoic, Cambrian, Ediacara biota.

## INTRODUCCIÓN

Los Arthropoda son, con diferencia, el phylum animal más amplio. Exhibe una gama asombrosa de diversidad anatómica, funcional, etológica y ecológica. Quizás sea ésta la razón de que se haya estudiado y debatido el origen evolutivo e interrelaciones de los artrópodos tan intensamente en los últimos cien años.

Actualmente la mayoría de los biólogos consideran que los Arthropoda constituyen un grupo **monofilético**, o un **clado**. Dicho de otra forma, se cree que todos los artrópodos actuales descienden de un antepasado común único. Por otro lado, este antepasado tenía muchos de los rasgos morfológicos comunes a los artrópodos actuales: un exoesqueleto quitinoso,

segmentación, un sistema circulatorio abierto con hemocele, con auténticas cavidades celómicas segmentadas y formando pares presentes sólo en el embrión, junto a la presencia de extremidades articuladas. Con algunas excepciones aberrantes, los artrópodos actuales conservan estos caracteres (Cuadro 1). Esta conclusión tiene una base sólida en la morfología comparada y se ve apoyada por los datos moleculares (pueden verse los análisis de Wheeler et al., 1993; Wheeler, 1998). La monofilia de los artrópodos parece sólidamente establecida actualmente (pero ver Fryer, 1998), si bien no hay casi ningún otro aspecto de la filogenia de los artrópodos que tenga aceptación general.



**Fig. 1.-** Artrópodos cámbricos y actuales y “panarthropods”. (a) Cara ventral de un xifosuro, *Limulus*, en la que se aprecian los apéndices articulados que dan nombre al phylum. (b) Onicóforo actual, *Peripatopsis*. (c) Tardígrado actual, *Macrobiotus* (barra de escala = 100  $\mu$ m). Obsérvense los estiletos perforadores orientados diagonalmente respecto al tramo anterior del tubo digestivo. En esta perspectiva sólo se ve el par de patas terminal. (d) Trilobite del Cámbrico Medio, *Asaphiscus wheeleri*, de House Range, Utah. (Colección del University of California Museum of Paleontology [UCMP]).

**Fig. 1.-** Cambrian and extant arthropods and “panarthropods.” (a) Underside of a horseshoe crab, *Limulus*, showing jointed appendages from which the phylum takes its name. (b) Extant onychophoran, *Peripatopsis*. (c) Extant tardigrade, *Macrobiotus* (scale bar = 100  $\mu$ m). Note piercing stylets lying diagonally to foregut. Only the terminal pair of legs is visible in this view. (d) A Middle Cambrian trilobite, *Asaphiscus wheeleri*, from the House Range of central Utah. (University of California Museum of Paleontology [UCMP] Collection).

### Cuadro 1

Manton (1977) y otros (Anderson, 1979; Willmer, 1990) han argumentado que estructuras como las piezas bucales y las patas, al igual que los procesos embriológicos, son tan diferentes entre las distintas clases de artrópodos que no podría haber funcionado ninguna forma intermedia. Sin embargo, esto no invalida la monofilia de los artrópodos, ya que no elimina la posibilidad de que diferentes clases de artrópodos hayan evolucionado a partir de un antepasado común que fuera diferente de ellos pero fuera, aun con todo, un artrópodo. Los estudios moleculares del desarrollo de los artrópodos han confirmado este punto de vista: se pueden producir cambios evolutivos que parecerían imposibles, gracias a modificaciones relativamente pequeñas de los programas genéticos de desarrollo (Averof & Akam, 1995).

### Cuadro 2

Muchas patas de artrópodos se componen en realidad de dos ramas: una rama interna que frecuentemente está adaptada a la marcha, y una rama externa que puede tener forma de abanico y se usa como agalla. Tales apéndices se dice que son **birrámicos**. Los artrópodos **unirrámicos**, como los insectos, tienen las patas formadas por sólo una rama. Las clases actuales de artrópodos que se consideran birrámicos incluyen miembros que son secundariamente unirrámeos, en los que una rama se ha reducido mucho o se ha perdido: las arañas y ácaros (Chelicerata) y las cochinillas de la humedad o isópodos (Crustacea) muestran esta tendencia.

Tradicionalmente, los artrópodos se han dividido en tres clases, representadas en la fauna actual: Chelicerata, Crustacea y Tracheata o Atelocerata (que incluye a Insecta, Myriapoda y unos cuantos grupos menores). Una cuarta clase, los Trilobita, está extinguida, pero tienen una larga historia geológica; la anatomía de sus partes blandas se conoce bastante bien (e.g. Whittington, 1975; Cisne, 1981), y los trilobites están bien representados en el registro fósil paleozoico en todo el mundo. Las interrelaciones entre estas cuatro clases se han discutido mucho, pero la mayoría de las hipótesis se pueden encuadrar en uno de los dos tipos siguientes (Figs. 1 y 2). Las hipótesis dominantes, basadas en los fósiles, son variantes de la hipótesis TQC (trilobites-quelicerados-crustáceos). Estos tres grupos, que al menos en origen tienen apéndices **birrámicos**, forman un grupo monofilético (a veces llamado Schizoramia) que excluye a los artrópodos **unirrámicos** (insectos, ciempiés y unos cuantos grupos menores) (Cuadro 2). Los trilobites tienen como parientes más próximos dentro del grupo a los quelicerados, formando con ellos un supergrupo a menudo llamado Arachnomorpha (Wills et al., 1994; Dunlop & Seiden, 1997; pero ver Boudreaux, 1979). La mayor parte de las filogenias moleculares recientes, sin embargo, apoyan un parentesco más estrecho entre al menos algunos de los grupos unirrámeos y los Crustacea. Juntos, forman un clado frecuentemente llamado Mandibulata. Los parentescos dentro de los Mandibulata no están claros todavía, y los Mandibulata, Crustacea y/o Atelocerata pueden, o no, ser monofiléticos (Wheeler et al., 1993; Averof & Akam, 1995; Wheeler, 1998). Muchos estudios de morfología comparada apoyan también una conexión entre los Crustacea y los Atelocerata, pero no

Fig. 2.- Representación de tres hipótesis diferentes sobre las relaciones de los artrópodos. De izquierda a derecha, los organismos representativos son: *Limulus*, *Scorpio* (Chelicerata); *Balnibarbi* (Trilobita); *Cyclops*, *Squilla* (Crustacea); *Lithobius* (Myriapoda); *Vespa* (Insecta); *Peripatus* (Onychophora). (a) Versión de la hipótesis de los "Mandibulata". (b) Hipótesis "TQC", apoyada por varios estudios que incluyen fósiles del Cámbrico. (c) Hipótesis de Manton de la polifilia de los artrópodos, en la que las clases de artrópodos no tienen un antepasado común que fuera también un artrópodo.

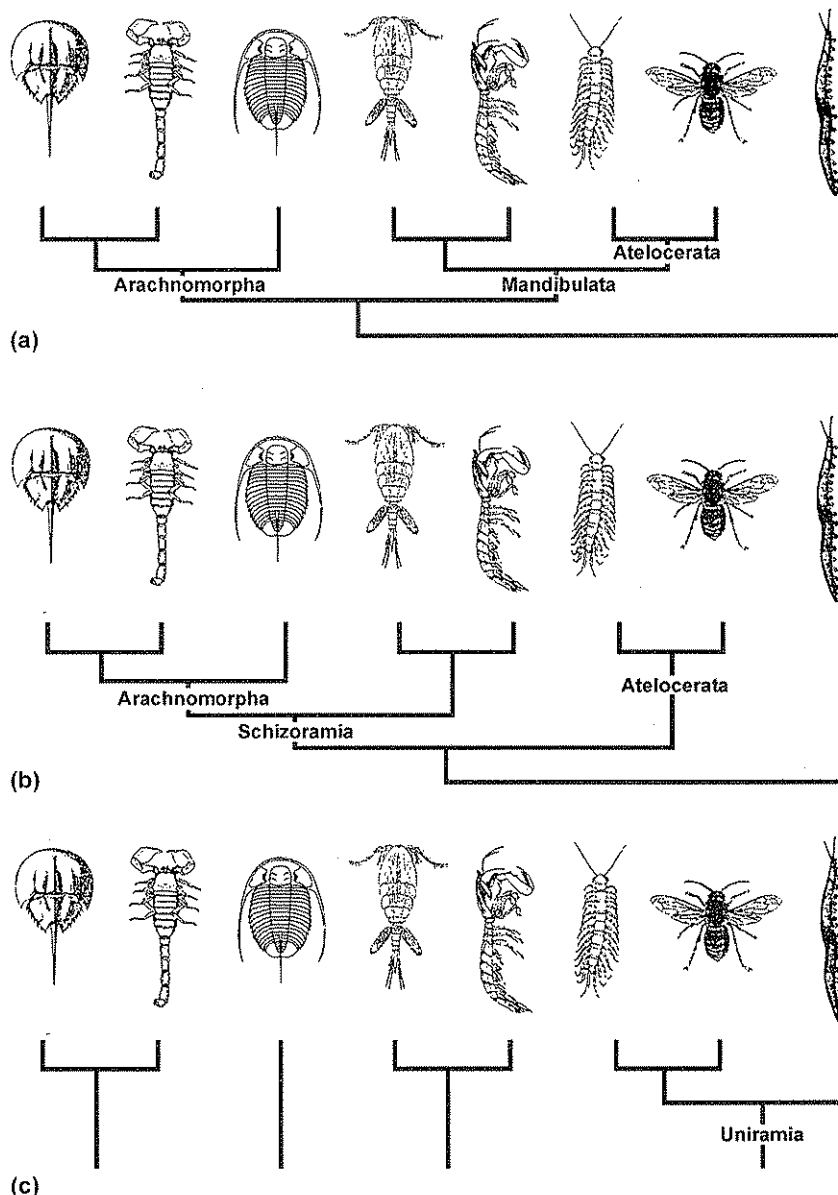


Fig. 2.- Representations of three different hypotheses of arthropod relationships. From left to right, the representative organisms are: *Limulus*, *Scorpio* (Chelicerata); *Balnibarbi* (Trilobita); *Cyclops*, *Squilla* (Crustacea); *Lithobius* (Myriapoda); *Vespa* (Insecta); *Peripatus* (Onychophora). (a) Version of the "Mandibulata" hypothesis. (b) "TCC" hypothesis, supported by several studies that include Cambrian fossils. (c) Manton's hypothesis of polyphyly, in which the arthropod classes have no common ancestor that was also an arthropod.

coinciden en los detalles de este parentesco (e.g. Boudreaux, 1979; Wheeler et al., 1993; Moura & Christoffersen, 1996; Kraus, 1997).

También la posición de los Arthropoda dentro del reino animal se ha debatido recientemente. Durante mucho tiempo se pensó que los Annelida, o gusanos segmentados, eran el gran phylum actual más cercano a los Arthropoda (e.g. Snodgrass, 1938). Este principio sigue implícito o explícito en muchos estudios filogenéticos. Sin embargo, algunos estudios comparativos recientes han puesto en duda esta hipótesis (Delle Cave & Simonetta, 1991; Eernisse et al., 1992; Waggoner, 1996; Eernisse, 1998). La evidencia molecular tampoco sugiere un vínculo anélido-artrópodo (Winnepenninckx et al., 1995; Garey et al., 1996; Aguinaldo et al., 1997; Eernisse, 1997). Todos estos recientes estudios tienden a situar a los Arthropoda junto a algunos de los phyla "asquelmintos", en particular los priapulidos y nemátodos, y también el poco conocido phylum de los Kinorhyncha. Esta agrupación artrópodos-helminthos se ha denominado Ecdysozoa, o "animales con mudas", porque sus componentes tienen una

cutícula que se muda varias veces durante la vida del animal (Aguinaldo et al., 1997).

Dos phyla menores, los Onychophora y los microscópicos Tardigrada han sido considerados habitualmente como relacionados con los artrópodos de alguna forma. Los estudios moleculares y morfológicos apoyan su colocación como grupos hermanos de los Arthropoda (Garey et al., 1996; Waggoner, 1996; Wheeler, 1997; Bartolomeaus & Ruhberg, 1999). La hipótesis de Manton de que los Onychophora estarían próximos a los Atelocerata no tiene aceptación general en la actualidad, y la hipótesis molecular de Ballard et al. (1992), que situaba a los Onychophora dentro de los Arthropoda, ha recibido críticas referentes a su fundamentación metodológica (Wägele & Wetzel, 1994; Wägele & Stanjek, 1995). Estos dos phyla se han agrupado con los artrópodos en un taxon de nivel "superphylum" a veces llamado Panarthropoda. Los tardígrados, sobre todo, tienen caracteres comunes con los "asquelmintos" y con los artrópodos (ver los análisis de Kinchin, 1994 y Dewel & Dewel, 1998).

## ARTRÓPODOS FÓSILES Y SUS PARIENTES

Un problema común a todo el trabajo de investigación mencionado es que se centra, principal o exclusivamente, en organismos actuales. Si el registro fósil puede decirnos algo, es que los artrópodos actuales, con toda su diversidad, no son más que una simple "rodaja" temporal de una historia evolutiva que empezó hace medio billón de años. Aunque la mayoría de los artrópodos fósiles se pueden clasificar con cierta confianza en alguna de las cuatro clases principales citadas, una serie significativa, y creciente, de artrópodos fósiles antiguos no puede meterse en ninguna de las clases establecidas. De especial significación para la evolución de los artrópodos es el descubrimiento de invertebrados fósiles en un estado de conservación inusitado procedentes del Cámbrico, hace unos 545 a 505 millones de años. Estas biocenosis cámbricas han proporcionado la mayoría de los fósiles problemáticos, los que han causado una gran conmoción recientemente. Burgess Shale (Cámbrico Medio), en British Columbia, Canadá, es el yacimiento mejor conocido de los que han producido estos fósiles (Gould, 1989; Briggs et al., 1994; Conway Morris, 1998). Entre otros yacimientos están el de Maotianshán (Cámbrico Inferior), en China, origen de la "fauna de Chengjiang" (Chen & Zhou, 1997; Hou & Bergström, 1997; Bergström & Hou, 1998); el de Sirius Passet (Cámbrico Inferior), en el norte de Groenlandia (Budd, 1997; Conway Morris, 1998); Latham Shale (Cámbrico Inferior), en el sureste de California (Mount, 1980; Waggoner, 1999); Wheeler Shale y la formación Marjum (Cámbrico Medio), en el centro de Utah, Estados Unidos y Spence Shale (Cámbrico Medio) del norte de Utah (Robinson, 1991); la zona de los Montes Mackenzie (Cámbrico Inferior y Medio), en el noroeste de Canadá (Butterfield, 1994; Butterfield & Nicholas, 1996); y las calizas de Orsten (Cámbrico Superior), en el sur de Suecia (Müller & Walossek, 1985; Walossek & Müller, 1998).

Los artrópodos fósiles "problemáticos" de estas localidades plantean problemas taxonómicos, pero pueden llegar a proporcionar mucha información sobre las primeras radiaciones de los Arthropoda. Estos fósiles muchas veces pertenecen a grupos ancestrales, y por consiguiente aportan datos importantes sobre los orígenes de los taxones de artrópodos (Cuadro 3). Quizás sean aún más importantes para comprender el origen de los artrópodos ciertos invertebrados fósiles no artrópodos encontrados en los mismos yacimientos. Algunos de estos fósiles originalmente se consideraron como "rarezas" de morfología única, muy distintas de todos los taxones actuales (Gould, 1989). No se puede negar que muchos de ellos tienen un aspecto extraño si se les compara con la fauna marina actual, pero a muchos se les puede encontrar una relación con los phyla actuales (aunque no siempre encajen bien dentro de los phyla actuales), incluidos los Arthropoda y sus parientes.

El objeto de este trabajo es analizar brevemente estos primeros fósiles, y examinar su importancia dentro de la filogenia de los artrópodos en general. Primero voy a hacer un corto repaso del registro fósil del Cámbrico para mostrar lo diversos que eran los artrópodos, taxonómica y ecológicamente, en las primeras épocas de las que tenemos un registro fósil de interpretación clara. Luego comentaré el registro fósil de diversos grupos de "panartrópodos", y evaluaré su utilidad a la hora de arrojar luz sobre los orígenes de los artrópodos. Finalmente discutiré los argumentos a favor y en contra de la presencia de artrópodos y parientes de los artrópodos antes del Cámbrico, y valoraré los datos de impresiones fósiles proterozoicas y cámbricas.

### Cuadro 3

Los filogenetistas definen un **clado** como un organismo ancestral (conocido o deducido) con todos sus descendientes, actuales o extinguidos. La metodología destinada a deducir y definir clados, llamada **cladística**, se sale de los objetivos del presente trabajo, pero se ha descrito a fondo en numerosas publicaciones. La mayoría de los taxónomos usan la cladística para definir los taxones válidos; sólo los grupos que contienen a todos los descendientes de un único común ancestro inferido, o grupos monofiléticos de organismos, son considerados válidos. Aunque algunos biólogos se han resistido a este método de clasificación, está, sin embargo, extremadamente extendido.

Un grupo derivado está constituido por todos los miembros actuales de un clado, su antepasado común más reciente y todos los organismos extinguidos que descienden de este antepasado común. Es un subgrupo de un grupo ancestral, que incluye a organismos extinguidos que quedan fuera del grupo derivado, pero que comparten con él un antepasado común más reciente que los que comparten con otros grupos derivados.

## ARTRÓPODOS FÓSILES DEL CÁMBRICO

### Enfoques taxonómicos

Queda totalmente fuera de las posibilidades de un simple artículo el análisis de los taxones de artrópodos del Cámbrico, incluso limitándose sólo a los mejor conocidos. Lo que se diga aquí tendrá que ser, necesariamente, incompleto (para más detalles ver Briggs et al., 1994; Chen & Zhou, 1997). Baste decir que para el Cámbrico Medio ya estaban presentes tres de las cuatro grandes clases tradicionales.

Los trilobites aparecen en la base del Cámbrico Inferior, aunque el comienzo del Cámbrico, tal como se define actualmente, es anterior a la primera aparición de trilobites (Landing, 1994). Se han encontrado algunos fósiles que no son trilobites en su concepción tradicional pero que están próximos al clado de los trilobites; entre ellos hay miembros de los Nektaspida y Aglaspida (Wills et al., 1994), junto con muchas formas que no se han asignado a ningún grupo taxonómico formal. Entre los grandes grupos, la mayoría de los análisis consideran a los quelicerados como los parientes más próximos de los trilobites (Briggs & Fortey, 1992; Wills et al., 1994). Un fósil de Burgess Shale conocido como *Sanctacaris* puede ser el primer quelicerado verdadero, al presentar el carácter quelicerado de seis pares de apéndices en la parte anterior del cuerpo (Briggs & Collins, 1988; pero ver Dunlop & Selden, 1998). No se conocen quelicerados inequívocos del Cámbrico Inferior, si bien se han encontrado algunos fósiles similares a quelicerados en Maotianshán (Chen & Zhou, 1997). Las clases modernas de quelicerados, en su definición actual, no aparecen hasta el Silúrico (Dunlop & Selden, 1998).

Varios fósiles cámbricos, la mayoría con caparazones bivalvos, representan probables formas crustáceas, aunque hay diferencias de opinión sobre qué especies pertenecen auténticamente al grupo derivado de los crustáceos (Hou & Bergström, 1997; Siveter & Williams, 1997; Wills, 1998). Incluyen tanto fósiles pequeños, semejantes a ostrácodos y conocidos como bradóridos y fosfatocopinós, y otros mayores, de varios tipos. De varios artrópodos bivalvos fósiles se conocen sólo los caparazones (e.g. Robinson & Richards, 1981); probablemente pertenezcan al grupo derivado de los crustáceos, o estén próximos a él, pero su posición es dudosa. En contraste con

los quelicerados, para finales del Cámbrico ya habían evolucionado representantes de las clases actuales de crustáceos, incluidas al menos dos taxones altamente especializados, los Cirripedia, representados en el Cámbrico Medio por *Priscansermarinus* (Collins & Rudkin, 1981), y los Pentastomida, parásitos, presentes en el Cámbrico Superior (Walossek & Müller, 1994).

El único artrópodo que podría ser un atelocerado es el *Cambropodus*, parecido a un ciempiés, conocido sólo de un ejemplar incompleto de Utah (Robinson, 1990, 1991). Su estado de conservación es muy deficiente, y no está claro si tiene o no extremidades articuladas; es posible que *Cambropodus* sea en realidad un lobópodo, o incluso un poliqueto. Aparte de *Cambropodus* no se conocen atelocerados fósiles de antes de finales del Silúrico (Shear, 1998). La hipótesis de que los atelocerados habrían evolucionado a partir de un antepasado crustáceo, aunque discutida, encaja con la época de aparición de estos taxones (Moura & Christoffersen, 1996).

Algunos de los grupos encontrados en el Cámbrico no tienen un parentesco claro con ningún grupo actual, como es el caso de los Marrellomorpha, que probablemente constituyen una rama muy basal del árbol de los artrópodos (Wills et al., 1994). Otro de esos grupos, los Vetulicolida, tiene un caparazón bivalvo como el de los crustáceos, pero el parecido acaba ahí: el caparazón lleva largas ranuras laterales, posiblemente para el paso del agua, y el abdomen acaba en una "paleta" aplanada compuesta por al menos cuatro segmentos (Chen & Zhou, 1997). Como los apéndices, si los había, no se han encontrado, es difícil situar a los Vetulicolida dentro de los Arthropoda. No estamos totalmente convencidos de que se trate de auténticos artrópodos.

### Diversidad ecológica y funcional

Una segunda posibilidad, a la hora de examinar la evolución de los artrópodos, es echarle un vistazo a la historia de su diversificación ecológica y funcional: ¿cómo y cuándo colonizaron los artrópodos los diversos nichos?. Para la mitad del Cámbrico, los artrópodos habían radiado hasta ocupar una amplia variedad de nichos. La mayoría de los taxones de Burgess Shale y yacimientos similares se piensa que eran nectónicos, bentónicos o nectobentónicos. La historia de los artrópodos planctónicos es menos conocida, en parte porque dichos artrópodos suelen ser pequeños y tener tegumentos finos, con lo que pocas veces se fosilizan. Los diminutos apéndices de artrópodos que se encontraron en el Cámbrico Inferior del noroeste de Canadá, conservados con una cantidad asombrosa de detalles, se usaban, casi con total seguridad, para la alimentación por filtrado y deben pertenecer a crustáceos semejantes a branquiópodos (Butterfield, 1994). Demuestran que había artrópodos en el plancton, explotando el abundante fitoplancton, ya en el Cámbrico Inferior. También han aparecido larvas de artrópodos planctónicos del Cámbrico Superior (Müller & Walossek, 1985). Se han encontrado pequeños artrópodos bivalvos, junto con pequeños lobópodos, íntimamente asociados a grandes organismos semejantes a medusas (*Eldonia* y *Rotadiscus*), lo que demuestra que existían artrópodos pseudoplanctónicos en aparente relación de comensalismo 'autoestopista' con componentes mayores del plancton (Chen & Zhou, 1997).

Se piensa que muchos artrópodos cámbricos se alimentaban de sedimentos o carroña, pero, en conjunto, presentaban una amplia gama de diversidad trófica. Los artrópodos predadores — a veces encontrados con sus presas conservadas dentro del aparato digestivo — están representados por ciertos trilobites y por grandes taxones como *Sidneya*. Ambos tienen

los segmentos basales de sus apéndices (gnatobases) especialmente grandes y armados de dientes (Briggs et al., 1994). Se han encontrado en varias localidades cámbricas trilobites con mordiscos semicirculares (Babcock, 1993), lo que nos deja ver que los artrópodos del Cámbrico también servían de presas. Por último, hay unos fósiles que se pueden encuadrar en los Pentastomida, un extraño grupo de crustáceos cuyos miembros actuales son todos parásitos, y que se han encontrado en el Cámbrico Superior y el Ordovícico Inferior (Walossek & Müller, 1994). Aunque sus organismos hospedadores no son conocidos, estos fósiles tienen un aspecto tan aberrante que es difícil imaginar cómo podían vivir como animales libres.

Hou & Bergström (1997) han reconstruido los caracteres de estado de los primeros artrópodos, y señalan que los artrópodos más "primitivos" suelen tener numerosos apéndices birrámeos, generalmente no especializados si exceptuamos las primeras antenas. Cada apéndice está dividido en numerosos podómeros (hasta 20). Su grado de tagmosis no es alto; la cabeza consta de pocos segmentos, y con excepción del segmento terminal los segmentos corporales difieren poco unos de otros. Wills et al. (1997) han documentado una tendencia general, a lo largo del tiempo, hacia un mayor grado de tagmosis y de especialización apendicular, en la línea de las generalizaciones de Hou & Bergström.

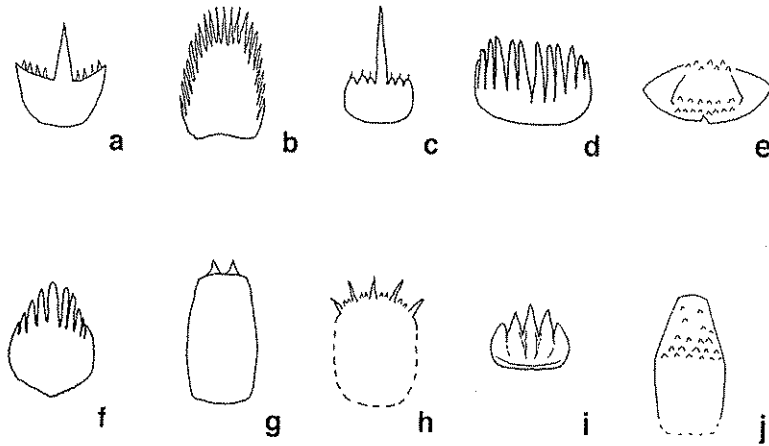
### Principales taxones no artrópodos

#### • Dinocáridos

En tiempos conocida sólo por dos especies, la clase cámbrica de los Dinocarida incluye ahora varios géneros, ampliamente distribuidos y con una variedad morfológica impresionante. Los dinocáridos estaban entre los animales mayores del Cámbrico; un dinocárido incompleto de China se calcula que tenía una longitud de 2 metros en vida (Chen & Zhou, 1997). Fueron terribles predadores, con una batería de armas destinadas a capturar y aplastar las presas. Los dinocáridos ya no pueden considerarse anomalías aisladas; forman parte de un taxon, o unos taxones, que tuvieron mucho éxito en cierto momento.

Los dinocáridos se caracterizan por sus grandes placas y dientes dispuestos en varios círculos alrededor y dentro de la boca. En varias especies, las placas del círculo exterior parecen haber carecido originalmente de filo, y presentan sólo unas cuantas cúspides; los círculos interiores aparentemente tenían placas con cúspides más numerosas y más espinosas, aunque no siempre se conoce bien la morfología (Fig. 3; también Chen et al., 1994). La boca llevaba, como armamento suplementario, grandes apéndices esclerotizados, articulados, parecidos a los de los artrópodos (normalmente dos), destinados a agarrar la presa. Los dinocáridos aparentemente nadaban con apéndices laterales parecidos a aletas, que movían de arriba abajo más o menos como las alas de una manta raya; algunas especies se sabe que tenían una serie de pares de "aletas caudales" dispuestas en forma de "V". *Opabinia*, un fósil de Burgess Shale, mucho menor que los dinocáridos típicos, es un organismo extraño, con cinco grandes ojos y una larga probóscide preoral. Sin embargo, sus apéndices aletiformes, su aleta caudal y otros rasgos pueden emparentarlo con Dinocarida (Collins, 1996; Waggoner, 1996).

Pese a teorías anteriores de que los dinocáridos representan a formas que no encajan "en ningún sitio entre los animales conocidos de este mundo ni de ningún mundo anterior" (Gould, 1989: 134), cada vez parece más claro que están próximos a los artrópodos. De hecho, puede que pertenezcan a los Arthropoda (Collins, 1996). Al menos



**Fig. 3.**- Placas bucales de dinocárido, comparadas con espinas periorales y dientes faríngeos de priapulidos. (a) *Priapulus* adulto, espina perioral. (b) *Meiopriapulus* juvenil, diente faríngeo (anillo 1). (c) *Halicryptus* adulto, espina perioral. (d) *Tubiluchus* adulto, diente pectinado. (e) Larva de *Priapulus*. (f) Adulto de *Ottoia* (Cámbrico Medio, Burgess Shale), espinula (de tipo B<sub>p</sub>) de la probóscide. (g) *Laggania* (Cámbrico Medio, Burgess Shale), anillo exterior de placas. (h) *Laggania*, anillo interior de placas. (i) Dinocárido gigante sin describir (Cámbrico Inferior, China), diente situado dentro del anillo exterior de placas. (j) *Anomalocaris* (Cámbrico Inferior, China), placa exterior grande. (a, c según Hyman, 1951; b, e según Higgins & al., 1993, fig. 54; d, f según Conway Morris, 1977; g, h según Gould, 1989; i, j según Chen & al., 1994, y Chen & Zhou, 1997).

**Fig. 3.**- Dinocarid mouth plates compared with priapulid circumoral spines and pharyngeal teeth. (a) Adult *Priapulus*, circumoral spine. (b) Juvenile *Meiopriapulus*, pharyngeal tooth, ring 1. (c) Adult *Halicryptus*, circumoral spine. (d) Adult *Tubiluchus*, pectinate tooth. (e) Larval *Priapulus*. (f) Adult *Ottoia* (Middle Cambrian, Burgess Shale), proboscis spinule type B<sub>p</sub>. (g) *Laggania* (Middle Cambrian, Burgess Shale), outermost ring of plates. (h) *Laggania*, an inner ring of plates. (i) Undescribed giant dinocarid (Lower Cambrian, China); tooth located inside outer ring of plates. (j) *Anomalocaris* (Lower Cambrian, China), large outer plate. (a, c after Hyman, 1951; b after Higgins et al., 1993, fig. 54; d, f after Conway Morris, 1977; e after Higgins et al., 1993; g, h after Gould, 1989; i, j after Chen et al., 1994, and Chen and Zhou, 1997).

algunos de ellos puede que tuvieran patas articuladas, además de sus apéndices aletiformes (Chen & Zhou, 1997). Si es cierto, estas especies pertenecerían a los Arthropoda en su concepción clásica. Sin embargo, otros taxones de dinocáridos tenían patas lobiformes, en particular el estrofarario *Pambdelurion* del Cámbrico Inferior de Groenlandia (Budd, 1997). Los extraños *Opabinia* también puede que tuvieran pequeñas patas lobiformes (Budd, 1996). Es posible que los dinocáridos formen una agrupación parafilética que sirva de transición, digamos, entre los lobópodos y los verdaderos artrópodos. Sin embargo, va a ser difícil probar esta hipótesis hasta que las presuntas 'patas' sean mejor conocidas en más especies.

Las placas bucales y dientes de los dinocáridos, dispuestos en varios círculos de simetría radial que a veces presentan cada uno dientes de diferentes formas, tienen un fuerte parecido con las espinas orales y dientes faríngeos de "asquelmintos" como los priapulidos (Fig. 3), así como con las piezas bucales externas de ciertos tardígrados (Waggoner, 1996). Esto apoya la relación entre artrópodos y "asquelmintos" que se ha mencionado más arriba.

#### • Lobópodos

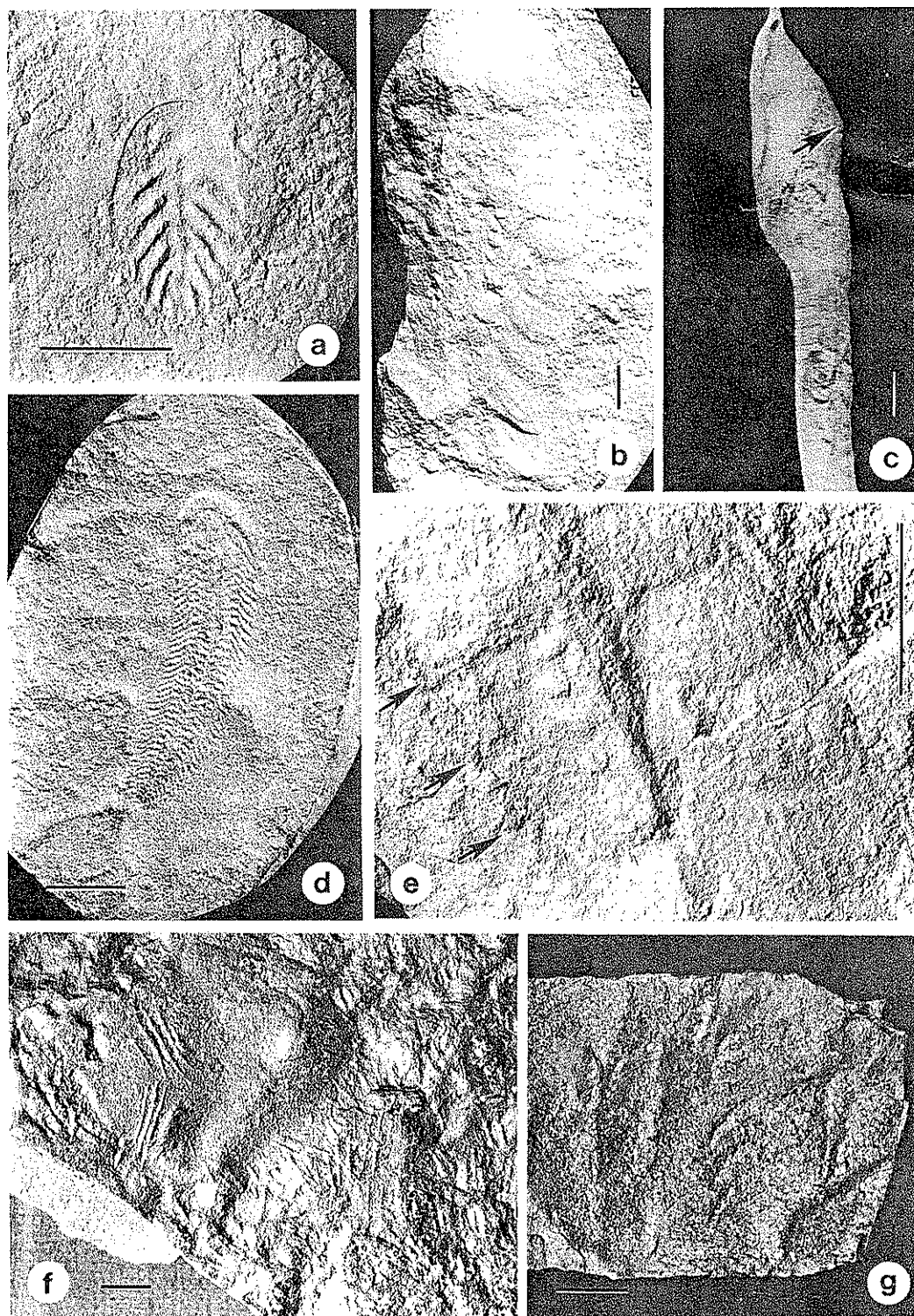
Se han ido encontrando, en número creciente, unos fósiles cámbricos pertenecientes a organismos alargados de cuerpo blando con una cabeza mal definida y dos filas de patas, sin articulaciones y en forma de lóbulo. En la mayoría de ellos, las patas acaban en un número variable de garras ganchudas

de formas diversas. Estas patas han dado a sus portadores el nombre informal de lobópodos. Muchos lobópodos del Cámbrico, aunque no todos, tenían la cabeza mal definida y de uno a unos cuantos pares de apéndices cefálicos escasamente especializados, y tenían cuerpos anillados y con estructuras seriadas pero sin segmentación definida (Hou & Bergström, 1995).

Se ha comparado a los lobópodos del Cámbrico con los actuales onicóforos. Aunque las formas cámbricas eran marinas y carecían de rasgos típicos del grupo derivado onicóforo, como las antenas, las mandíbulas y las papilas del visco; hay algunas formas cámbricas, como *Aysheaia*, de Burgess Shale, que están próximas en general a los actuales onicóforos en forma y estructura. Desgraciadamente, si prescindimos de los lobópodos del Cámbrico, conocemos pocos onicóforos fósiles, el más antiguo de los cuales corresponde a finales del Carbonífero. Estos fósiles son virtualmente idénticos, en todos los aspectos observables, a los onicóforos vivientes (Thompson & Jones, 1980; Rolfe et al., 1982): el registro fósil sigue sin decirnos cómo y cuándo los Onychophora se adaptaron a la vida terrestre.

Otros lobópodos del Cámbrico son animales de aspecto extraño, con una serie de placas o espinas esclerotizadas o mineralizadas a lo largo del cuerpo. Algunos de ellos se parecen a algunos tardígrados actuales, especialmente los Heterotardigrada (Delle Cave & Simonetta, 1991). Habitantes de aguas dulces o marinas, los heterotardígrados presentan variedad de formas, con diversidad en la estructura de las garras y a veces peculiares placas y espinas cuticulares. Esta diversidad no aparece en sus parientes de agua dulce, los Eutardigrada (para más detalles ver Kinchin, 1994). Lamentablemente, la posición de Tardigrada se ve dificultada por su pequeño tamaño, habitualmente inferior a 1 mm de longitud. Algunas de sus características pueden deberse a la miniaturización evolutiva (Dewel & Dewel, 1998). El registro fósil de los tardígrados se ha visto extendido recientemente hasta el Cámbrico (Müller et al., 1995), pero aún no es lo suficientemente extenso como para arrojar mucha luz sobre su evolución. Los estudios de filogenia molecular no se han ocupado de la relación entre tardígrados y onicóforos, y casi todos se han basado en secuencias procedentes de los tardígrados de agua dulce, de más fácil acceso pero probablemente muy derivados.

Al menos un lobópodo, *Kerygmachela*, de Groenlandia, tenía apéndices aletiformes laterales además de patas lobiformes, y también presentaba dos apéndices espinosos en la cabeza. *Kerygmachela* tenía el cuerpo anillado, con pequeños tubérculos y un surco dorsal que probablemente indica la posición de un seno linfático dorsal. Es posible que *Kerygmachela* sea intermedio entre los lobópodos y los dinocáridos, sobre todo en vista de que algunos dinocáridos tenían apéndices lobiformes (Budd, 1993, 1996, 1998).



**Fig. 4.-** Fósiles precámbricos que se parecen a artrópodos y probablemente relacionados con ellos. Todas las fotos son de moldes de la colección UCMP, salvo donde se dice lo contrario. Todas las barras de escala representan 1 cm. (a) *Vendia*. (b) *Bomakellia*, vista lateral del molde, en la que se puede apreciar el perfil del fósil. La flecha señala la posición de la arista y el tubérculo que se parecen a una cresta ocular y un ojo. (c) *Bomakellia*, vista lateral del molde, en la que se puede apreciar el perfil del fósil. La flecha señala la posición de la arista y el tubérculo que se parecen a una cresta ocular y un ojo. (d) *Spriggina*. (e) *Bomakellia*, ampliación de la parte central del molde del holotipo. Las flechas señalan las tenues divisorias de segmentos que resultan visibles en el cuerpo central. Obsérvense además los tubérculos y las difusas líneas de los apéndices laterales. (f) *Monomorphichnus*, impresiones fósiles producidas por apéndices de artrópodos. Formación Lower Wood Canyon, Nye County, Nevada (colección UCA). (g) Líneas paralelas dejadas, posiblemente, por un organismo semejante a los artrópodos. Finales del Proterozoico. Formación Lower Wood Canyon, Nye County, Nevada (colección UCA).

**Fig. 4.-** Late Proterozoic (Vendian) fossils that resemble arthropods and are probably related to them. All photos are of casts in the UCMP collections, except as noted. All scale bars are 1 cm. (a) *Vendia*. (b) *Bomakellia*, holotype, plan view. (c) *Bomakellia*, side view of cast, showing profile of the fossil. Arrow indicates position of ridge and tubercle resembling ocular ridge and eye. (d) *Spriggina*. (e) *Bomakellia*, holotype, enlargement of central portion. Arrows indicate faint segment boundaries on central body; also note tubercles, and "pleated" or "ribbed" lateral appendages. (f) *Monomorphichnus*, trace fossils made by arthropod appendages. Early Cambrian. Lower Wood Canyon Formation, Nye County, Nevada (UCA collection). (g) Parallel lineations probably left by an arthropod-like organism. Latest Proterozoic. Lower Wood Canyon Formation, Nye County, Nevada (UCA collection).

## Conclusión

El apoyo a la existencia de los Ecdysozoa lo proporcionan, en el registro fósil, las peculiares piezas bucales, de apariencia asquelminta, de los dinocáridos. Los dinocáridos descubiertos recientemente sugieren además un parentesco entre los lobópodos y los verdaderos artrópodos, aunque quedan muchos puntos oscuros en relación con aspectos clave de la anatomía de los dinocáridos. Los phyla de los Ecdysozoa tienen, si excluimos a los artrópodos, un registro fósil escaso, aunque en el Cámbrico había lobópodos semejantes a onicóforos, tardigrados y diversos priapulidos; algunas impresiones fósiles sugieren que también estaban presentes los nemátodos. Los datos del "reloj molecular", aunque todavía polémicos, también apuntan a un origen proterozoico de los artrópodos y sus parientes (Wray et al., 1996; Conway Morris, 1997). Esto sugiere que los antepasados comunes de los artrópodos, y de Ecdysozoa, hay que buscarlo en las rocas proterozoicas.

## ARTRÓPODOS PROTEROZOICOS: ARGUMENTOS A FAVOR Y EN CONTRA

En 1947, R. C. Sprigg describía unas impresiones fósiles de organismos no mineralizados de los Montes Ediacara, al norte de Adelaida, Australia (Sprigg, 1947). Inicialmente ignorados, los hallazgos de Sprigg concentraron la atención de muchos en la "biocenosis de Ediacara", que más tarde se descubriría en otras localidades de edad proterozoica de todo el mundo. Hasta la fecha se han descrito más de cien géneros de más de veinticinco localidades de todos los continentes. Estos organismos son a veces muy abundantes como fósiles, pero sólo en localidades y estratos muy concretos. Al parecer su conservación ha dependido de condiciones de fosilización muy concretas, en particular la presencia de tapices microbianos en los sedimentos (Gehling, 1999). La biocenosis se sabe que existió hace de 600 a 540 millones de años (un periodo casi tan largo como todo el Cenozoico conocido como Vendense), con algunos supervivientes en el Cámbrico.

La mayoría de las comunidades ediacarinas están dominadas por unos organismos bentónicos discoidales o hemisféricos, los "medusoides", y/o otros organismos aplanados, alargados, con forma de hoja de árbol, con o sin tallo, las "frondas". Tradicionalmente, estos organismos se han interpretado como metazoos, principalmente de tipo cnidario, considerándose a los "medusoides" como pólipos solitarios o medusas y a las "frondas" como cnidarios coloniales blandos como las pennatuláceas o 'abanicos de mar'. También están representados unos cuantos posibles parientes de los anélidos, los artrópodos y quizás otros phyla, según la interpretación tradicional (e.g. Glaessner, 1984). En los últimos quince años, sin embargo, los fósiles de Ediacara han sufrido una serie de reinterpretaciones radicales, como líquenes, algas, protistas e incluso como miembros de reinos totalmente extinguidos.

La revisión de la biocenosis completa y todas las parentescos que se han apuntado se saldría de los objetivos del presente trabajo (si se quiere una panorámica reciente, ver Runnegar, 1995; Narbonne, 1998; Waggoner, 1998). Baste decir aquí que algunos de estos fósiles son casi con seguridad animales próximos a phyla conocidos. Otros son mucho más problemáticos y puede que ni sean animales; algunos (quizás la mayor parte de las especies descritas) se conocen tan poco todavía que cualquier parentesco es en gran medida especulativo. Algunos autores han descartado a los fósiles ediacarinos, considerándolos de nula importancia en la evolución de los animales (e.g. Bergström & Hou, 1998). Voy a intentar demostrar que dicha valoración es prematura y probablemente incorrecta.

## Spriggina y Marywadea

Estos dos géneros de organismos ediacarinos, muy semejantes entre sí, incluyen organismos alargados con una línea central y lo que parecen ser numerosos segmentos (Fig. 4d). Un extremo del organismo está ensanchado y tiene forma de media luna; en *Marywadea* este extremo lleva unas estructuras muy ramificadas que se parecen a ciegos intestinales de ciertos artrópodos.

Tradicionalmente, estos fósiles se han interpretado como anélidos (e.g. Glaessner, 1984). La suposición de Birket-Smith (1981) de que *Spriggina* tenía patas lobiformes ramificadas y anilladas quizás va demasiado lejos; yo no veo pruebas de ramificación. Seilacher (1989, 1992) ha dicho que estos fósiles no son animales, sino que representan alguna forma de organismos acolchados ("*quilted pneu*"). No obstante, esta interpretación es difícil de compaginar con la presencia en estos fósiles de una línea central bien definida, y con el hecho de que la distancia entre 'colchas' varía sin que se produzca una variación clara en la altura del organismo, lo que sugiere que éstas eran, al menos parcialmente, libres. *Marywadea*, de todas formas, lleva estructuras de la misma forma y en la misma posición que las glándulas digestivas o ciegos intestinales de ciertos artrópodos, incluidos los trilobites (Gehling, 1991). Valentine (1994) opinaba que estos taxones podrían representar organismos segmentados hemocélicos próximos a los antepasados comunes de los artrópodos, o posiblemente los antepasados comunes de los Panarthropoda. Ésta parece la hipótesis más convincente a tenor de la limitada información disponible.

## Bomakellia y taxones similares

*Bomakellia*, descrito de un espécimen de la costa del Mar Blanco, en el norte de Rusia (Fedonkin, 1990, lámina 21, figura 6; en el presente trabajo, Fig. 4b, c, e) es un taxon crucial. Por su importancia, y en vista de que se ha publicado información incompleta o errónea (e.g. McMenamin, 1998), se da aquí una descripción relativamente amplia. Se ha conservado el cuerpo completo; su relieve, relativamente alto, sugiere que en vida el animal era relativamente duro y posiblemente esclerotizado. Tiene una cabeza semicircular de sección trapezoidal, con dos aristas parasagitales, cada una unida a un pequeño tubérculo que está en la misma posición que el ojo de un trilobite o xifosuro. No se ven detalles de este tubérculo (e.g. lentes). Detrás de la cabeza hay un cuerpo segmentado, estrechado posteriormente; cada segmento lleva un par de apéndices laterales y dos pares de tubérculos dorsales. El último segmento es pequeño y triangular, aparentando apéndices laterales, aunque de momento es una incógnita. Los apéndices laterales tienen un aspecto "plisado" o de "flecos", con tenues líneas paralelas al eje largo del cuerpo. El cuerpo mide 70 mm de largo; la cabeza tiene una anchura máxima de 35 mm.

Un análisis filogenético anterior (Waggoner, 1996) sugería que *Bomakellia* era en realidad pariente de los dinocáridos. Fedonkin (1990a, 1998) ha puesto de relieve la existencia de un tenue contorno oval más allá de los apéndices, que puede representar el borde de un caparazón oval de algún tipo que cubriese los apéndices dorsalmente en vida. Sin embargo, el contorno es difícil de ver, y puede que se trate simplemente de un efecto causado por los bordes de los apéndices laterales. Sigue pareciendo sumamente probable un parentesco con los dinocáridos, pero no se puede demostrar si no se encuentran ejemplares en los que la cara ventral y la boca sean visibles. De todos modos, la simetría bilateral, aparente segmentación del cuerpo (que no se menciona en Fedonkin, 1998) y la cefalización hacen de *Bomakellia* el mejor candidato a ser pariente de los artrópodos dentro de las faunas ediacarinas.



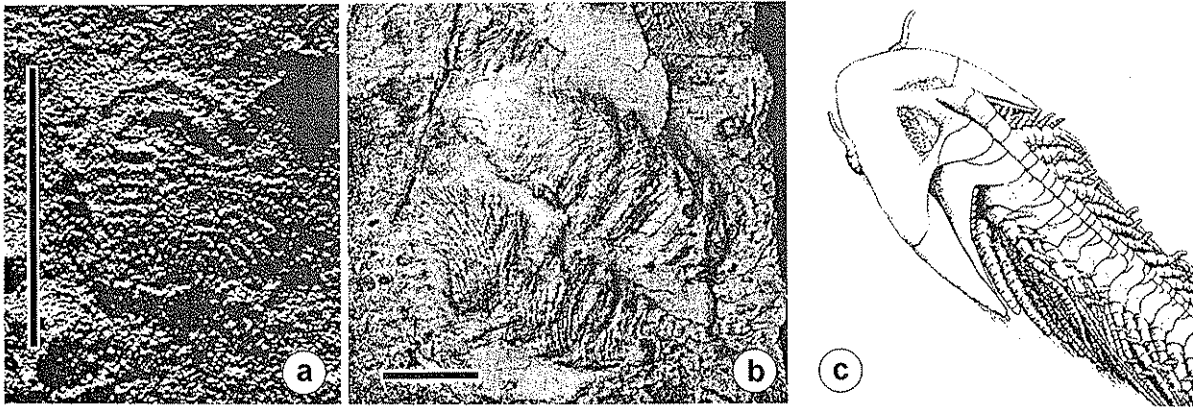


Fig. 5.- Otros fósiles. Barra de escala = 1 cm. (a) "Trilobite de cuerpo blando". Finales del Precámbrico, Montes Ediacara, Australia (foto por cortesía de J. Gehling). (b) Impresión fósil de trilobite, *Rusophycus*. Cámbrico Inferior; Montes White-Inyo, California (foto por cortesía de J.W. Hagadorn). (c) *Spriggina* según la reconstrucción de Birket-Smith (1981) (probablemente no sea exacta del todo).

Fig. 5.- Additional fossils. Scale bars = 1 cm. (a) 'Soft-bodied trilobite'. Late Precambrian, Ediacara Hills, Australia (photo courtesy J. Gehling). (b) Trilobite trace fossil, *Rusophycus*. Lower Cambrian, Salt Spring Hills, California (photo courtesy J. W. Hagadorn). (c) *Spriggina* as reconstructed by Birket-Smith (1981) (probably not accurate in all respects).

Varios taxones ediacarinos parecen ser, a grandes rasgos, semejantes a *Bomakellia*, y probablemente estén emparentados. *Mialsemia* es el más cercano a *Bomakellia*, difiriendo principalmente por la forma general y las proporciones. Desgraciadamente le falta la cabeza; aparentemente tenía forma de media luna pero básicamente carecía de rasgos (M.A. Fedonkin, comm. pers., 1993; Fedonkin, 1990a, lámina 21, figuras 2, 3). Una rotura casual que hay en el extremo posterior de su cuerpo en forma de puro deja ver una estructura interna estrecha, posiblemente la parte final del tubo digestivo conectada a un ano terminal. *Mialsemia* sí que tenía, al parecer, un caparazón que le cubría los apéndices, que tenían forma de aletas anchas con apariencia de pliegue similar al de *Bomakellia*.

Entre los fósiles de tamaño pequeño parecidos a artrópodos están *Vendia* (Fig. 4a), *Vendomia* y algunos fósiles rusos aún sin describir (Fedorin, 1990, lámina 19, figuras 1-4, 8, 9; lámina 21, figura 1; Fedonkin, 1998) y *Praecambriidum* y *Parvancorina*, australianos. Valentine (1994) sugiere que estos fósiles, parecidos a *Spriggina*, son organismos hemocélicos, que pueden haber dado origen a los artrópodos. Todos ellos parecen haber tenido diversas variantes de estructuras seriadas sin articulaciones, posiblemente apéndices de algún tipo, y un caparazón relativamente duro. *Praecambriidum* puede haber tenido además ciegos intestinales ramificados en la cabeza, aunque estos fósiles son tan pequeños que es muy difícil hacer interpretaciones.

Ciertos lobópodos del Cámbrico presentaban algún tipo de escudo cefálico, a veces reconstruido como un escudo bivalvo (Hou & Bergström, 1995), pero interpretado por Dewel & Dewel (1998) como un escudo univalvo. Si Dewel & Dewel están en lo cierto, puede que haya una conexión entre los lobópodos con escudo y los fósiles precámbricos con escudo. La principal diferencia entre los dos sería que el escudo cubre el cuerpo y las extremidades lobiformes de las formas precámbricas, pero no en el caso de los lobópodos cámbricos. Esto es una suposición, pero merece un estudio más detenido.

### "Trilobites de cuerpo blando"

A algunos fósiles, aún por describir, de los Montes Ediacara del sur de Australia se les conoce de manera informal como "trilobites de cuerpo blando" (e.g. Gehling, 1991; Jenkins, 1992; Fig. 5a). Un organismo del norte de Rusia, mucho más pequeño pero por lo demás superficialmente similar, ha recibido el nombre de *Onega stepanovi* (Fedorin, 1990a, lámina 21, figura 7). Parece presentar trilobulación, una cabeza con forma aproximada de "D" con una prominencia central en forma de glabella y posibles crestas oculares, y un cuerpo segmentado que acaba en un pequeño pigidio. Aunque los fósiles australianos se conocen desde hace diez años, y han sido ilustrados varias veces, aún no se han descrito formalmente. Un argumento a favor de su parentesco con los artrópodos resulta ahora menos probable: los "arañazos" fósiles ilustrados por Jenkins (1992) y que se sugería que habrían sido obra de estos organismos, se piensa ahora que los hizo un animal parecido a los moluscos (Gehling, 1999). Lo único que se puede decir en la actualidad es que probablemente estos fósiles sean artrópodos. El resultado del estudio futuro de estos fósiles es de gran interés.

### Datos de impresiones fósiles

Una impresión fósil, o icnofósil, es una señal fosilizada de las actividades de un organismo. Aquí se incluyen pistas, rastros, excavaciones, perforaciones y material fecal (coprolitos). Los icnofósiles plantean problemas taxonómicos particulares. Un "género" de icnofósil de hecho representa una forma y modo de formación concretos, y los icnofósiles de ese "icnogénero" pueden deberse a organismos muy diversos. Sin embargo, las impresiones fósiles complejas pueden a veces asignarse a la actividad de un taxon bien conocido, especialmente en aquellos raros casos en que el autor de la impresión se ha conservado junto a ésta. Además, las impresiones fósiles proporcionan información sobre la conducta de los organismos fósiles y su biología funcional que no se pueden obtener de ninguna otra forma.

Las impresiones fósiles que muestren señales de muchos apéndices finos pueden atribuirse normalmente a la actividad de artrópodos. Se sabe desde hace tiempo que en el registro fósil algunos icnofósiles parecidos a los que producen artrópodos conocidos son algo anteriores a los fósiles de artrópodos más antiguos (Crimes, 1989; Fig. 4f). Las impresiones fósiles decididamente vendienses que pudieran haber sido producidas por artrópodos son aún más escasas, pero se han encontrado unas pocas, como los rastros paralelos producidos por patas múltiples que aparecen en la figura 4g. (Ver también Fedonkin, 1990b, lámina 27, figura 1).

El registro de impresiones fósiles del Cámbrico refleja la diversificación ecológica de los artrópodos. Algunas excavaciones fósiles de trilobites de principios del Cámbrico interceptan excavaciones menores hechas por gusanos, confirmando los hábitos predadores de al menos algunos trilobites (Fig. 5b; Jensen, 1990). Unos coprolitos grandes que contienen abundantes restos de conchas se han atribuido también a artrópodos grandes o dinocáridos (Conway Morris & Robison, 1988). Las excavaciones verticales, que son extremadamente infrecuentes a finales del Proterozoico, se hacen corrientes en el Cámbrico; algunas de éstas pueden haber sido hechas por pequeños artrópodos.

### Conclusión

Bergström (1990) afirmó, como Seilacher (1989, 1992) que muchos de los fósiles ediacarinos que se habían considerado artrópodos no eran animales de ningún tipo. Ambos autores han señalado que muchos fósiles ediacarinos no parecen tener simetría bilateral, sino una simetría del tipo llamado 'refleja deslizante' (*'glide reflectional symmetry'*), en la que los segmentos van dispuestos de forma alterna a ambos lados de una línea central. Sin embargo, esto no es así en todos los casos de fósiles semejantes a artrópodos; *Bomakellia*, concretamente, presenta verdadera simetría bilateral. En otros casos, cuando sí la tienen, podría deberse fácilmente a compresiones relacionadas con el enterramiento y fosilización. Por último, hay casos de animales actuales que tienen este tipo de simetría (ver la discusión incluida en Waggoner, 1996). No hay razones que impidan considerar al menos algunos de los organismos ediacarinos como parientes de los artrópodos.

Hay que señalar, no obstante, que faltan por completo los fósiles semejantes a artrópodos en la mayoría de las localidades ediacarinas, y que son numéricamente escasos en los yacimientos donde han aparecido. Sólo se encontraron dos en una muestra de 92 fósiles de un estrato ediacarino en la costa del Mar Blanco, en Rusia; otro nivel del mismo yacimiento proporcionó sólo dos de un total de 568 (Waggoner, inédito). Estos fósiles no evidencian la gran diversidad morfológica constatada en las faunas de artrópodos del Cámbrico, y no son diversos desde el punto de vista taxonómico. De los 119 géneros o taxones de probable nivel genérico de fósiles ediacarinos que se han descrito a nivel mundial, sólo trece (11%) son semejantes a artrópodos (Waggoner, inédito), y este número puede bajar cuando se sinonimicen algunos taxones. Tampoco hay indicios de que los organismos

ediacarinos semejantes a artrópodos fueran especialmente diversos ecológicamente; de hecho, la predación y el parasitismo parecen haber sido bastante infrecuentes en general antes del Cámbrico (Bengtson & Zhao, 1992).

### CONCLUSIONES GENERALES

- 1) Para el Cámbrico Medio, y probablemente con anterioridad, ya habían aparecido todas las clases de artrópodos actuales, con la posible excepción de los Tracheata o Atelocerata (que pueden ser polifiléticos, por otra parte). El Cámbrico vio también la aparición y caída de numerosos taxones de artrópodos que no están incluidos en ningún grupo superior derivado actual. La investigación de sus interrelaciones es una tarea difícil que dista mucho de su fin. Sin embargo, muchos pueden al menos identificarse provisionalmente como miembros del grupo ancestral de un taxon conocido.
- 2) Las pruebas fósiles, como los dientes de los dinocáridos y la simetría radial de ciertos lobópodos, apoya la relación entre los Arthropoda y ciertos "asquelmintos" en Ecdysozoa.
- 3) Algunos de los fósiles ediacarinos de finales del Proterozoico probablemente representen, si no antepasados de los artrópodos, si metazoos que estaban más próximos a los artrópodos que a ningún otro phylum actual. Al menos uno, *Bomakellia*, puede ser un artrópodo dinocárido, aunque hace falta más material para decidir esta cuestión. Otros, con escudos dorsales y extensiones no articuladas en sus cuerpos, pueden tener alguna relación de parentesco con ciertos lobópodos. Los datos de impresiones fósiles de finales del Proterozoico concuerdan, en términos generales, con este esquema, y hay algunas impresiones atribuibles a organismos semejantes a artrópodos. Sin embargo, los fósiles e impresiones fósiles proterozoicas de organismos semejantes a artrópodos de finales del Precámbrico son escasos absoluta y relativamente. Las formas "medusoides" y "semejantes a frondas" del Vendiano son mucho más corrientes, y de hecho son los únicos fósiles de tipo Ediacara en la mayoría de los yacimientos.
- 4) Aunque había posibles antepasados de los artrópodos a finales del Vendiano, la "explosión del Cámbrico" supuso a la vez una radiación taxonómica y una radiación ecológica de primer orden. Los Arthropoda radiaron rápidamente para ocupar hábitats que, según los datos disponibles, no ocupaban antes del Cámbrico. Para mediados del Cámbrico, los artrópodos eran ecológicamente diversos en los ecosistemas marinos, donde estaban representados predadores, carroñeros y devoradores de sedimentos. También había diminutos artrópodos plancotróficos, y tanto comensales como parásitos aparecieron igualmente en el Cámbrico. Como dice Conway Morris (1997), el rastro de pólvora puede remontarnos muy atrás en el Cámbrico, pero parece que el barril explotó, realmente, en el Cámbrico.

### AGRADECIMIENTO

Agradezco a S. Runge y K. Freiley el acceso a equipo fotográfico, a J.W. Hagadorn y J. Gehling la cesión de sus fotografías y al University of California Museum of Paleontology (UCMP) el acceso a ciertos especímenes.

## BIBLIOGRAFÍA

- AGUINALDO, A. M. A., TURBEVILLE, J. M., LINFORD, L. S., RIVERA, M. C., GAREY, J. R., RAFF, R. A., & LAKE, J. A., 1997. Evidence for a clade of nematodes, arthropods and other moulting animals. *Nature*, **387**: 489-493.
- ANDERSON, D. T., 1979. Embryos, fate maps, and the phylogeny of arthropods. In: A. P. GUPTA (ed.) *Arthropod Phylogeny*. Van Nostrand Reinhold, New York: 59-105.
- AVEROF, M. & AKAM, M., 1995. Insect-crustacean relationships: insights from comparative developmental and molecular studies. *Phil. Trans. R. Soc. London B*, **347**: 293-303.
- BABCOCK, L. E., 1993. Trilobite malformations and the record of behavioral asymmetry. *J. Paleontol.*, **67**: 217-229.
- BALLARD, J. W. O., OLSEN, G. J., FAITH, D. P., ODGERS, W. A., ROWELL, D. M., & ATKINSON, P. W., 1992. Evidence from 12S ribosomal RNA sequences that onychophorans are modified arthropods. *Science*, **258**: 1345-1348.
- BARTOLOMAEUS, T. & RUHBERG, H., 1999. Ultrastructure of the body cavity lining in embryos of *Epiperipatus biolleyi* (Onychophora, Peripatidae)—a comparison with annelid larvae. *Inv. Biol.*, **118**: 165-174.
- BENGTSON, S. & ZHAO Y., 1992. Predatorial borings in Late Precambrian mineralized exoskeletons. *Science*, **257**: 367-369.
- BERGSTRÖM, J., 1990. Precambrian trace fossils & the rise of bilaterian animals. *Ichnos*, **1**: 3-13.
- BERGSTRÖM, J. & HOU X., 1998. Chengjiang arthropods and their bearing on early arthropod evolution. In: G. D. EDGEcombe (ed.) *Arthropod Fossils and Phylogeny*. Columbia University Press, New York: 160-190.
- BIRKET-SMITH, S. J. R., 1981. A reconstruction of the Pre-Cambrian *Spriggina*. *Zool. Jb. Anat.*, **105**: 237-258.
- BOUDREAUX, H. B., 1979. Significance of an intersegmental tendon system in arthropod phylogeny and a monophyletic classification of Arthropoda. In: A. P. GUPTA (ed.) *Arthropod Phylogeny*. Van Nostrand Reinhold, New York: 551-586.
- BRIGGS, D. E. G. & COLLINS, D., 1988. A Middle Cambrian chelicerate from Mount Stephen, British Columbia. *Palaeontology*, **31**: 779-798.
- BRIGGS, D. E. G., ERWIN, D. H., & COLLIER, F. J., 1994. *The Fossils of the Burgess Shale*. Smithsonian Inst. Press, Washington & New York.
- BRIGGS, D. E. G. & FORTEY, R. A., 1992. The Early Cambrian radiation of arthropods. In: J. H. LIPPS & P. W. SIGNOR (eds.) *Origin and Early Evolution of the Metazoa*. Plenum, New York: 335-373.
- BUDD, G., 1993. A Cambrian gilled lobopod from Greenland. *Nature*, **364**: 709-711.
- BUDD, G., 1996. The morphology of *Opabinia regalis* and the reconstruction of the arthropod stem-group. *Lethaia*, **29**: 1-14.
- BUDD, G., 1998. Stem group arthropods from the Lower Cambrian Sirius Passet fauna of North Greenland. In: R. A. FORTEY & R. H. THOMAS (eds.) *Arthropod Relationships*. Systematics Association Special Volume 55. Chapman & Hall, London: 125-138.
- BUTTERFIELD, N. J., 1994. Burgess Shale-type fossils from a Lower Cambrian shallow-shelf sequence in northwestern Canada. *Nature*, **369**: 477-479.
- BUTTERFIELD, N. J. & NICHOLAS, C. J., 1996. Burgess Shale-type preservation of both non-mineralizing and 'shelly' Cambrian organisms from the Mackenzie Mountains, northwestern Canada. *J. Paleontol.*, **70**: 893-899.
- CHEN, J. Y., RAMSKÖLD, L., & ZHOU, G.-Q., 1994. Evidence for monophyly and arthropod affinity of Cambrian giant predators. *Science*, **264**: 1304-1308.
- CHEN J. & ZHOU G., 1997. Biology of the Chengjiang fauna. *Bull. Nat. Mus. Nat. Sci.*, **10**: 11-106.
- CISNE, J. L., 1981. *Triarthrus eatoni* (Trilobita): Anatomy of its exoskeletal, skeletomuscular, and digestive systems. *Palaeont. Amer.*, **9**(53): 99-140.
- COLLINS, D., 1996. The "evolution" of Anomalocaris and its classification in the arthropod class Dinocarida (nov.) and order Radiodonta (nov.). *J. Paleontol.*, **70**: 280-293.
- COLLINS, D. & RUDKIN, D. M., 1981. *Friscansermarinus barnetti*, a probable lepadomorph barnacle from the Middle Cambrian Burgess Shale of British Columbia. *J. Paleontol.*, **55**: 1006-1018.
- CONWAY MORRIS, S., 1977. Fossil priapulid worms. *Spec. Pap. Paleontol.*, **20**: 1-95.
- CONWAY MORRIS, S., 1997. Molecular clocks: Defusing the Cambrian 'explosion'? *Curr. Biol.*, **7**: R71-R74.
- CONWAY MORRIS, S., 1998. *The Crucible of Creation: the Burgess Shale and the Rise of Animals*. Oxford University Press, Oxford.
- CONWAY MORRIS, S. & ROBISON, R. A., 1988. More soft-bodied animals and algae from the Middle Cambrian of Utah and British Columbia. *Univ. Kans. Paleontol. Contrib.*, **122**: 1-48.
- CRIMES, T. P., 1989. Trace fossils. Pp. 166-185 in: J. W. COWIE & M. D. BRASIER (eds.) *The Precambrian-Cambrian Boundary*. Clarendon Press, Oxford: 166-185.
- DELLE CAVE, L. & SIMONETTA, A. M., 1991. Early Palaeozoic arthropods and problems of arthropod phylogeny; with some notes on taxa of doubtful affinities. In: A. M. SIMONETTA & S. CONWAY MORRIS (eds.) *The Early Evolution of Metazoa and the Significance of Problematic Taxa*. Cambridge University Press, Cambridge: 189-244.
- DEWEL, R. A. & DEWEL, W. C., 1998. The place of tardigrades in arthropod evolution. In: R. A. FORTEY & R. H. THOMAS (eds.) *Arthropod Relationships*. Systematics Association Special Volume 55. Chapman & Hall, London: 109-123.
- DUNLOP, J. A. & SELDEN, P. A., 1998. The early history and phylogeny of the chelicerates. In: R. A. FORTEY & R. H. THOMAS (eds.) *Arthropod Relationships*. Systematics Association Special Volume 55. Chapman & Hall, London: 221-235.
- EERNISSE, D. J., 1998. Arthropod and annelid relationships re-examined. In: R. A. FORTEY & R. H. THOMAS (eds.) *Arthropod Relationships*. Systematics Association Special Volume 55. Chapman & Hall, London: 43-56.
- EERNISSE, D. J., ALBERT, J. S. & ANDERSON, F. E., 1992. Annelida and Arthropoda are not sister taxa: A phylogenetic analysis of spiralian metazoan morphology. *Syst. Biol.*, **41**: 305-330.
- FEDONKIN, M. A., 1990a. Systematic description of Vendian Metazoa. In: B. S. SOKOLOV & A. B. IWANOWSKI (eds.) *The Vendian System*. Volume 1: Paleontology. Springer-Verlag, Berlin: 71-120.
- FEDONKIN, M. A., 1990b. Paleoichnology of Vendian Metazoa. In: B. S. SOKOLOV & A. B. IWANOWSKI (eds.) *The Vendian System*. Volume 1: Paleontology. Springer-Verlag, Berlin: 132-137.
- FEDONKIN, M. A., 1998. Metameric features in the Vendian metazoans. *Ital. J. Zool.*, **65**: 11-17.
- FRYER, G., 1998. A defence of arthropod polyphyly. In: R. A. FORTEY & R. H. THOMAS (eds.) *Arthropod Relationships*. Systematics Association Special Volume 55. Chapman & Hall, London: 23-33.
- GAREY, J. R., KROTEC, M., NELSON, D. R., & BROOKS, J., 1996. Molecular analysis supports a tardigrade-arthropod association. *Invert. Biol.*, **115**: 79-88.
- GEHLING, J. G., 1991. The case for Ediacaran fossil roots to the metazoan tree. *Mem. Geol. Soc. India*, **20**: 181-223.
- GEHLING, J. G., 1999. Microbial mats in terminal Proterozoic siliciclastics: Ediacaran death masks. *Palaios*, **14**: 40-57.
- GLAESSNER, M. F., 1984. *The Dawn of Animal Life: A Biohistorical Study*. Cambridge University Press, Cambridge.
- GOULD, S. J., 1989. *Wonderful Life*. W. W. Norton, New York.
- HIGGINS, R. P., STORCH, V., & SHIRLEY, T. C., 1993. Scanning and transmission electron microscopical observations of the larvae of *Priapulus caudatus* (Priapulida). *Acta Zool.*, **74**: 301-319.
- HOU, X. & BERGSTRÖM, J., 1995. Cambrian lobopodians—ancestors of extant onychophorans? *Zool. J. Linn. Soc.*, **114**: 3-19.
- HOU, X. & BERGSTRÖM, J., 1997. Arthropods of the Lower Cambrian Chengjiang fauna, southwest China. *Foss. Strat.*, **45**: 1-116.
- HYMAN, L. H., 1951. *The Invertebrates*. Volume III: Acanthocephala, Aschelminthes, and Entoprocta, the Pseudocoelomate Bilateria. McGraw-Hill, New York.
- JENKINS, R. J. F., 1992. Functional and ecological aspects of Ediacaran assemblages. In: J. H. LIPPS & P. W. SIGNOR (eds.) *Origin and Early Evolution of the Metazoa*. Plenum, New York: 131-176.
- JENSEN, S., 1990. Predation by early Cambrian trilobites on infaunal worms—evidence from the Swedish Mickwitzia Sandstone. *Lethaia*, **23**: 29-42.

- KINCHIN, I. M., 1994. *The Biology of Tardigrades*. Portland, London.
- KRAUS, O., 1998. Phylogenetic relationships between higher taxa of tracheate arthropods. In: R. A. FORTEY & R. H. THOMAS (eds.) *Arthropod Relationships*. Systematics Association Special Volume 55. Chapman & Hall, London: 295-303.
- LANDING, E., 1994. Precambrian-Cambrian boundary global stratotype ratified and a new perspective of Cambrian time. *Geology*, **22**: 179-182.
- MANTON, S., 1977. *The Arthropoda: Habits, Functional Morphology, and Evolution*. Clarendon, Oxford.
- MCMENAMIN, M. A. S., 1998. *The Garden of Ediacara*. Columbia University Press, New York.
- MOUNT, J. D., 1980. Characteristics of Early Cambrian faunas from eastern San Bernardino County, California. *S. Calif. Paleo. Soc., Spec. Pub.*, **2**: 19-29.
- MOURA, G. & CHRISTOFFERSEN, M. L., 1996. The system of the mandibulate arthropods: Tracheata and Remipedia as sister groups, "Crustacea" non-monophyletic. *J. Compar. Biol.*, **1**: 95-113.
- MÜLLER, K. J. & WALOSSEK, D., 1985. A remarkable arthropod fauna from the Upper Cambrian "Orsten" of Sweden. *Trans. R. Soc. Edinburgh*, **76**: 161-172.
- MÜLLER, K. J., WALOSSEK, D., & ZAKHAROV, A., 1995. 'Orsten' type phosphatized soft-integument preservation and a new record from the Middle Cambrian Kuonamka Formation in Siberia. *N. Jb. Geol. Paläontol. Abh.*, **197**: 101-118.
- NARBONNE, G. M., 1998. The Ediacara biota: A terminal Neoproterozoic experiment in the evolution of life. *GSA Today* **8**(2): 1-6.
- ROBISON, R. A., 1990. Earliest-known uniramous arthropod. *Nature*, **343**: 163-164.
- ROBISON, R. A., 1991. Middle Cambrian biotic diversity: examples from four Utah Lagerstätten. In: A. M. SIMONETTA & S. CONWAY MORRIS (eds.) *The Early Evolution of Metazoa and the Significance of Problematic Taxa*. Cambridge University Press, Cambridge: 77-98.
- ROBISON, R. A. & RICHARDS, B. C., 1981. Larger bivalve arthropods from the Middle Cambrian of Utah. *Univ. Kansas Paleontol. Contrib.*, **106**: 1-19.
- ROLFE, W. D. I., SCHRAM, F. R., PACAUD, C. V. *et al.*, 1982. A remarkable Stephanian biota from Montceau-les-Mines, France. *J. Paleontol.*, **56**: 426-428.
- RUNNEGAR, B., 1995. Vendobionta or Metazoa? Developments in understanding the Ediacara "fauna." *N. Jb. Geol. Paläontol. Abh.*, **195**: 303-318.
- 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., 1997. *Fossil Art. Royal Tyrrell Museum of Paleontology*, Drumheller, Alberta, Canada. 64 pp.
- SHEAR, W., 1998. The fossil record and evolution of the Myriapoda. In: R. A. FORTEY & R. H. THOMAS (eds.) *Arthropod Relationships*. Systematics Association Special Volume 55. Chapman & Hall, London: 211-219.
- SIVETER, D. J. & WILLIAMS, M., 1997. *Cambrian bradoriid and phosphatocopid arthropods of North America*. Special Papers in Palaeontology 57. Palaeontological Association, London.
- SNODGRASS, R. E., 1938. The evolution of the Annelida, Onychophora, and Arthropoda. *Smithson. Misc. Coll.*, **97**: 1-59.
- SPRIGG, R. C., 1947. Early Cambrian (?) jellyfishes from the Flinders Ranges, South Australia. *Trans. R. Soc. S. Aust.*, **71**: 212-224.
- THOMPSON, I. & JONES, D., 1980. A possible onychophoran from the middle Pennsylvanian Mazon Creek beds of northern Illinois. *J. Paleontol.*, **54**: 588-596.
- VALENTINE, J. W., 1994. Late Precambrian bilaterians: Grades and clades. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **91**: 6751-6757.
- WÄGELE, J. W., & STANJEK, G., 1995. Arthropod phylogeny inferred from partial 12S rRNA revisited: monophyly of the Tracheata depends on sequence alignment. *J. Zool. Syst. Evol. Res.*, **33**: 75-80.
- WÄGELE, J. W., & WETZEL, R., 1994. Nucleic acid sequence data are not *per se* reliable for inference of phylogenies. *J. Nat. Hist.*, **28**: 749-761.
- WAGGONER, B. M., 1996. Phylogenetic hypotheses of the relationships of arthropods to Precambrian and Cambrian problematic fossil taxa. *Syst. Biol.*, **45**: 190-222.
- WAGGONER, B. M., 1998. Interpreting the oldest metazoan fossils: what can we learn? *Amer. Zool.*, **38**: 975-982.
- WAGGONER, B. M., 1999. Unusual Lower Cambrian fossils from the Latham Shale: What, if anything, is a Lagerstätten? *GSA Abstr. Progs.*, in press.
- WALOSSEK, D. & MÜLLER, K. J., 1994. Pentastomid parasites from the Lower Palaeozoic of Sweden. *Trans. R. Soc. Edinburgh Earth Sci.*, **85**: 1-37.
- WALOSSEK, D. & MÜLLER, K. J., 1998. Early arthropod phylogeny in light of the Cambrian "Orsten" fossils. In: G. D. EDGECOMBE (ed.) *Arthropod Fossils and Phylogeny*. Columbia University Press, New York: 185-231.
- WHEELER, W., 1998. Molecular systematics and arthropods. In: G. D. EDGECOMBE (ed.) *Arthropod Fossils and Phylogeny*. Columbia University Press, New York: 9-32.
- WHEELER, W. C., CARTWRIGHT, P. & HAYASHI, C. Y., 1993. Arthropod phylogeny: A combined approach. *Cladistics*, **9**: 1-39.
- WHITTINGTON, H. B., 1975. Trilobites with appendages from the Middle Cambrian, Burgess Shale, British Columbia. *Foss. Strata*, **4**: 97-136.
- WILLS, M. A., 1998. A phylogeny of recent and fossil Crustacea derived from morphological characters. In: R. A. FORTEY & R. H. THOMAS (eds.) *Arthropod Relationships*. Systematics Association Special Volume 55. Chapman & Hall, London: 189-209.
- WILLMER, P. G., 1990. *Invertebrate Relationships*. Cambridge University Press, Cambridge.
- WILLS, M. A., BRIGGS, D. E. G. & FORTEY, R. A., 1994. Disparity as an evolutionary index: a comparison of Cambrian and Recent arthropods. *Paleobiology*, **20**: 93-130.
- WILLS, M. A., BRIGGS, D. E. G., & FORTEY, R. A., 1998. Evolutionary correlates of arthropod tagmosis: scrambled legs. In: R. A. FORTEY & R. H. THOMAS (eds.) *Arthropod Relationships*. Systematics Association Special Volume 55. Chapman & Hall, London: 57-76.
- WINNEPENNINCKX, B., BACKELJAU, T., MACKAY, L. Y., BROOKS, J. M., DE WACHTER, R., KUMAR, S., & GAREY, J. R., 1995. 18S rRNA data indicate that Aschelminthes are polyphyletic in origin and consist of at least three distant clades. *Mol. Biol. Evol.*, **12**: 1137-1137.
- WRAY, G. A., LEVINTON, J. S., & SHAPIRO, L. H., 1996. Molecular evidence for deep Precambrian divergences among metazoan phyla. *Science*, **274**: 568-573.

## Evolution and Phylogeny of Arthropoda

### THE EARLIEST EVOLUTIONARY HISTORY OF ARTHROPODS: WHAT CAN THE FOSSILS TELL US?

Ben Waggoner

#### Introduction

The Arthropoda is by far the largest animal phylum. It exhibits a staggering range of anatomical, functional, behavioral, and ecological diversity. Perhaps this is why the evolutionary origin and relationships of the arthropods have been so intensively studied and debated over the past century.

Most biologists now consider the Arthropoda to form a **monophyletic** group, or a **clade**. In other words, all living arthropods are thought to have descended from a single unique common ancestor. Furthermore, this ancestor possessed many of the morphological features common to arthropods today: a chitinous exoskeleton; segmentation; an open circulatory system with a hemocoel, with paired, segmented true coelomic cavities present only in the embryo; and jointed appendages. With relatively few aberrant exceptions, living arthropods retain these features (Box 1). This conclusion is well founded on comparative morphology and supported by molecular evidence (for reviews see Wheeler, 1993; Wheeler, 1998). Arthropod monophyly seems to be well-established now (but see Fryer, 1998!)—but almost nothing else about high-level arthropod phylogeny is widely accepted.

Traditionally, the arthropods have been divided into three living classes: Chelicerata, Crustacea, and Tracheata or Atelocerata (including Insecta, Myriapoda [centipedes, millipedes, etc.], and a few smaller groups). A fourth major class, the Trilobita, is extinct, but has a long geologic history; trilobite soft-part gross anatomy is reasonably well known (e.g. Whittington, 1975; Cisne, 1981), and trilobites are well-represented in the Paleozoic fossil record all over the world. The interrelationships between these four classes have been much debated, but most hypotheses of their relationship are of one of two types (Figures 1 & 2). The dominant hypotheses based on fossils are variants of the TCC (trilobites-chelicerates-crustaceans) hypothesis. These three groups, which at least primitively have **biramous** appendages, form a monophyletic group (sometimes called the Schizoramia) that excludes the **uniramious** arthropods (insects, centipedes, millipedes, and a few smaller groups) (Box 2). Trilobites lie closest to chelicerates within the group, forming a supergroup often called the Arachnomorpha (Wills et al., 1994; Dunlop and Seiden, 1998; but see Boudreaux, 1979). Most recent molecular phylogenies, however, support a closer relationship between at least some of the uniramious groups and Crustacea. Together, these form a clade that is often called the Mandibulata. Relationships within the Mandibulata are still not clear, and the Mandibulata, Crustacea, and/or Atelocerata may or may not be monophyletic (Wheeler et al., 1993; Averof and Akam, 1995; Wheeler, 1998). Many comparative morphological studies support a Crustacea-Atelocerata link, but disagree on the details of this relationship (e.g. Boudreaux, 1979; Wheeler et al., 1993; Moura and Christoffersen, 1996; Kraus, 1997).

The place of the Arthropoda within the animal kingdom has also come in for recent debate. The Annelida, or segmented worms, were long thought to be the closest living major phylum to the Arthropoda (e.g. Snodgrass, 1938). This assumption is still implicit in many phylogenetic studies. However, recent comparative studies have cast doubts on this hypothesis (Delle Cave and Simonetta, 1991; Eernisse et al., 1992; Waggoner, 1996; Eernisse, 1998). The molecular evidence also points away from an annelid-arthropod link (Winnepenninckx et al., 1995; Garey et al., 1996; Aguinaldo et al., 1997; Eernisse, 1998). These studies all tend to place the Arthropoda close to some of the "aschelminth" worms, notably the priapulids, nematodes, and the small and obscure phylum Kinorhyncha. This arthropod-helminth grouping has been called the Ecdysozoa, or "molting animals," because its members have a cuticle that is molted several times during the animal's life (Aguinaldo et al., 1997).

Two minor phyla, the "velvet worms" (Onychophora) and the microscopic "water bears" (Tardigrada) are usually considered to be related to arthropods in some way. Molecular and morphological studies support their placement as sister taxa to the Arthropoda (Garey et al., 1996; Waggoner, 1996; Wheeler, 1998; Bartolomaeus and Ruhberg, 1999). Manton's hypothesis that the Onychophora are close to the Atelocerata is not widely accepted now, and the molecular hypothesis of Ballard et al. (1992), which placed Onychophora within the Arthropoda, has been criticized on methodological grounds (Wägele and Wetzel, 1994; Wägele and Stanjek, 1995). These two phyla have been grouped with the arthropods in a "superphylum" sometimes called the Panarthropoda. Tardigrades, in particular, share characters with various "aschelminths" as well as with arthropods (reviewed in Kinchin, 1994 and Dewel and Dewel, 1998).

#### Fossil Arthropods and Arthropod Relatives

A problem with all of the work cited above is that it focuses primarily or exclusively on living organisms. If the fossil record tells us anything, it is that the living arthropods, as diverse as they are, are only a single temporal "slice" through an evolutionary history that can be traced back over half a billion years. While most fossil arthropods can be placed with more or less confidence into one of the four major classes listed, a significant and growing number of early fossil arthropods cannot be placed into any established class. Especially crucial for arthropod evolutionary studies are the remarkable discoveries of unusually well-preserved fossil invertebrates from the earliest period in which their fossil record is clear and unambiguous—the Cambrian Period, between 545 and 505 million years ago. These Cambrian biotas have provided many problematic fossils that have sparked a great deal of excitement in recent years. The Burgess Shale (Middle Cambrian) of British Columbia, Canada is the best-known site where such fossils have been found (Gould, 1989; Briggs et al., 1994; Conway Morris, 1998). Other sites include the Maotianshan locality (Lower Cambrian) of China, site of the "Chengjiang Fauna" (Chen and Zhou, 1997; Hou and Bergström, 1997; Bergström and Hou, 1998); the Sirius Passet locality (Lower Cambrian) in north Greenland (Budd, 1997; Conway Morris, 1998); the Latham Shale (Lower Cambrian) of southeastern California, USA (Mount, 1980; Waggoner, 1999); the Wheeler Shale and Marjum Formation (Middle Cambrian) of central Utah, USA, and the Spence Shale (Middle Cambrian) of northern Utah (Robison, 1991); the Mackenzie Mountains region (Lower and Middle Cambrian) of northwest Canada (Butterfield, 1994; Butterfield and Nicholas, 1996); and the Orsten Limestone (Upper Cambrian) of southern Sweden (Müller and Walossek, 1985; Walossek and Müller, 1998).

"Problematic" fossil arthropods from these localities pose taxonomic problems, but they have the potential to provide a great deal of information on the earliest radiations of the Arthropoda. Such fossils often belong to stem groups and so provide important data on the earliest history of arthropod taxa (Box 3). Perhaps even more important for understanding the ultimate origin of arthropods are certain non-arthropod invertebrates found in the same deposits. Some of these fossils were once considered morphologically unique "weird wonders," very different from any living taxon (Gould, 1989). There is no denying that many of them look strange when compared to the living marine biota. However, many of them can be plausibly linked with living phyla (though not necessarily placed comfortably *in* living phyla), including the Arthropoda and its relatives.

The purpose of this paper is to briefly review these earliest fossils and to examine what their significance is for arthropod phylogeny in general. I will first briefly review the Cambrian fossil record to show how taxonomically and ecologically diverse the

arthropods were, at the earliest period for which their fossil record can be read clearly. Next I will review the fossil record of various "panarthropod" groups, and evaluate their potential for shedding light on arthropod origins. Finally, I will examine the case for and against arthropods and arthropod relatives before the Cambrian, and the evidence provided by Proterozoic and Cambrian trace fossils.

## Cambrian Fossil Arthropods

### Systematic Approaches

It is far beyond the scope of a single article to review even the best-known Cambrian arthropod taxa. The account given here is necessarily incomplete (for much more thorough coverage, see Briggs et al., 1994; Chen and Zhou, 1997). Suffice it to say that representatives of three of the traditional four great classes were present by the Middle Cambrian.

Trilobites appear very early in the Lower Cambrian, although the base of the Cambrian, as currently defined, predates the first appearance of trilobites (Landing, 1994). A number of fossils have been found that are not trilobites by the classical definition, but that lie close to the trilobite clade; these include members of the Nektaspida and Aglaspida (Wills et al., 1994), as well as many forms for which no formal taxonomic assignment has been fixed. Among major groups, the majority of analyses place trilobites closest to the chelicerates (Briggs and Fortey, 1992; Wills et al., 1994). A fossil from the Burgess Shale known as *Sanctacaris* may be the first true chelicerate, showing the chelicerate feature of six pairs of appendages on the forepart of the body (Briggs and Collins, 1988; but see Dunlop and Selden, 1998). No certain chelicerates are known from the Lower Cambrian, although some chelicerate-like fossils are known from Maotianshan (Chen and Zhou, 1997). Modern chelicerate classes as defined today do not appear until the Silurian (Dunlop and Selden, 1998).

Several Cambrian fossils, most with bivalved carapaces, represent probable crustacean relatives, although there are differences of opinion as to which species are true crown-group crustaceans (Hou and Bergström, 1997; Siveter and Williams, 1997; Wills, 1998). These include both small, ostracod-like fossils known as bradoriids and phosphatocopines, and larger fossils of various sorts. Several fossil bivalved arthropods are known only from their carapaces (e.g. Robison and Richards, 1981); these probably belong in or close to the crustacean crown group, but their placement is uncertain. In contrast to the chelicerates, at least two highly specialized taxa of crustaceans had evolved by the close of the Cambrian: the barnacles or Cirripedia, represented by the Middle Cambrian form *Priscansermarinus* (Collins and Rudkin, 1981), and the parasitic Pentastomida, represented in the Upper Cambrian (Walossek and Müller, 1994).

The only Cambrian arthropod that may be an atelocerate is the centipede-like *Cambropodus*, known from one incomplete specimen from Utah (Robison, 1990, 1991). The preservation is poor, and the evidence for jointed appendages is equivocal; it is possible that *Cambropodus* is in fact a lobopod, or even a polychaete. Aside from *Cambropodus*, no atelocerates are known as fossils until the late Silurian (Shear, 1998). The hypothesis that atelocerates evolved from a crustacean ancestor, though contentious, is at least consistent with the time of appearance of these taxa (Moura and Christoffersen, 1996).

A few groups have been recorded from the Cambrian that are still not obviously close to any extant group, such as the Marrellomorpha, which is probably a very early branch of the arthropod tree (Wills et al., 1994). Another such group, the Vetulicolida, bears bivalved carapaces like that of crustaceans, but the similarity ends there: the carapace bears long lateral slits, presumably for the passage of water, and the abdomen ends in a flattened "paddle" composed of at least four segments (Chen and Zhou, 1997). Since the appendages, if present, are not known, the Vetulicolida are difficult to place within the Arthropoda; the author is not entirely convinced that they are true arthropods.

### Ecological and Functional Diversity

A second way of looking at the evolution of the arthropods is to look at the history of ecological and functional diversification: How and when did arthropods colonize particular niches? By the middle of the Cambrian, arthropods had radiated into a wide variety of niches. Most taxa in the Burgess Shale and similar beds are thought to have been nekitic, benthic, or nektobenthic. The

history of planktonic arthropods is more obscure, in part because planktonic arthropods tend to be small and lightly armored, and thus they rarely fossilize. Tiny arthropod appendages found in the Lower Cambrian of northwest Canada, preserved in astonishing detail, were almost certainly used in filter-feeding by branchiopod-like crustaceans (Butterfield, 1994). These show that arthropods were present in the plankton, exploiting the abundant phytoplankton, by the Lower Cambrian. Planktonic arthropod larvae are also found in the Upper Cambrian (Müller and Walossek, 1985). Small bivalved arthropods, as well as small lobopods, are found closely associated with larger medusa-like organisms (Eldonia and Rotadiscus), showing that pseudoplanktonic arthropods existed in apparently commensal "hitch-hiking" relationships with larger members of the plankton (Chen and Zhou, 1997).

Many Cambrian arthropods are considered to have been deposit feeders or scavengers. Yet, taken as a group, Cambrian arthropods exhibited a wide range of trophic diversity. Predatory arthropods—sometimes found with prey preserved inside their guts—are represented by certain trilobites and by large taxa such as Sidneyia. Both have basal segments of their appendages (gnathobases) that are unusually large and armed with teeth (Briggs et al. 1994). Trilobites have been found at several Cambrian localities with semi-circular bites taken out (Babcock, 1993), documenting that Cambrian arthropods were also prey. Finally, fossils referable to the Pentastomida or "tongue worms," a bizarre crustacean group whose living members are all parasites, have been found in the Upper Cambrian and Lower Ordovician (Walossek and Müller, 1994). Although their host organism is not known, these fossils are so aberrant in appearance that it is difficult to see how they could have ever been free-living.

Hou and Bergström (1997) have reconstructed early arthropod character states, and noted that more "primitive" arthropods tend to have numerous biramous appendages, generally unspecialized except for the first antennae. Each appendage is divided into numerous podomeres (up to 20). The degree of tagmosis is not great; the head consists of few segments, and except for the terminal segment, the body segments differ little from each other. An overall trend through time towards increased tagmosis and limb specialization has been documented by Wills et al. (1997), supporting Hou and Bergström's generalization.

## Major Non-Arthropod Taxa

### • Dinocarids

Once known from only two species, the Cambrian class Dinocarida now include several genera, widely distributed and showing an impressive range of morphologies. Dinocarids were among the largest of all Cambrian animals: one incomplete dinocarid from China had an estimated length of two meters in life (Chen and Zhou, 1997). They were fearsome predators, with an array of armament for seizing and crushing prey. Dinocarids can no longer be considered isolated anomalies; they are members of a sizable taxon or taxa that were once quite successful.

Dinocarids were characterized by large crushing plates and teeth arranged in several circles around and within the mouth. In several species, plates in the outermost circle appear to have been blunt, with only a few cusps; inner circles apparently had plates with more and spinier cusps, although the morphology is not well known (Figure 3; also Chen et al., 1994). The mouth was further armed with large, arthropod-like, sclerotized jointed appendages (usually two) for grasping prey. Dinocarids apparently swam with lateral flaplike appendages, beating up and down something like the fins of a manta ray; some species are now known to have had a set of paired "tail fins" arranged in a V-shape. The Burgess Shale fossil *Opabinia*, much smaller than typical dinocarids, is a strange organism with five large eyes and a long preoral proboscis. However, its flaplike appendages, tail fin, and certain other features may link it to the dinocarids (Collins, 1996; Waggoner, 1996).

Despite earlier claims that dinocarids represent forms that belong "nowhere among the known animals of this or any former earth" (Gould, 1989, p. 134), it seems increasingly clear that they are close to arthropods. In fact, they may belong within the Arthropoda (Collins, 1996). At least some dinocarids may have borne jointed legs on the body in addition to their flaplike appendages (Chen and Zhou, 1997). If this is the case, these species may belong inside the Arthropoda as classically defined. However, other dinocarid taxa bore lobopod legs, notably the strange-looking fossil

*Pambdelurion* from the Lower Cambrian of Greenland (Budd, 1997). The bizarre *Opabinia* may also have borne small lobopod legs, although this is less certain (Budd, 1996). It may be that the dinocarids form a paraphyletic assemblage that is transitional, roughly speaking, between the lobopods and the true arthropods. However, it will be difficult to test this hypothesis until the purported "legs" are better known in more species.

The mouth plates of dinocarids, arranged in several radially symmetrical circllets in which teeth in each circllet may have a different shape, closely resemble the oral spines and pharyngeal teeth of 'aschelminths' such as priapulids (Figure 3), as well as the mouthparts of certain tardigrades (Waggoner, 1996). This supports the proposed arthropod-'aschelminth' relationship mentioned earlier.

#### • Lobopods

A growing number of Cambrian fossils have been found that represent elongated, soft-bodied organisms with poorly defined heads and two rows of unjointed, lobe-shaped legs. In most, the legs terminate in hook-shaped claws of varying number and shape. These legs give their bearers the informal name of lobopods. Many, but not all, Cambrian lobopods had poorly defined heads with one or a few pairs of weakly specialized head appendages, and had annulated bodies with serial structures but without definite segmentation. (Hou and Bergström, 1995)

Cambrian lobopods have been compared with living onychophorans. Although the Cambrian forms were marine, and lacked crown-group onychophoran characters such as antennae, jaws and slime papillae, there are some Cambrian forms, such as *Aysheaia* from the Burgess Shale, that are generally close to living onychophorans in overall form. Unfortunately, aside from the Cambrian lobopods, there are a few reports of fossil onychophorans, the oldest of which are late Carboniferous. These fossils are virtually identical in all observable respects with living onychophorans (Thompson and Jones, 1980; Rolfe et al., 1982). The fossil record is currently silent on how and when the Onychophora adapted to land.

Other Cambrian lobopods are strange-looking plated or spiny forms, bearing a series of mineralized or sclerotized plates or spines along the body. Some of these resemble certain tardigrades, especially those in the Heterotardigrada (Delle Cave and Simonetta, 1991). Found in both freshwater and marine environments, heterotardigrades show a diversity of form, with various claw arrangements and often cuticular plates and spines. This diversity is not seen in their freshwater relatives in the Eutardigrada (see Kinchin, 1994 for a review). Unfortunately, placement of the Tardigrada is made difficult by their small size, typically less than 1 mm in length. Some of their features may be by-products of the evolution of miniature size (Dewel and Dewel, 1998). The fossil record of tardigrades has recently been extended into the Cambrian (Müller et al., 1995), but is still not nearly extensive enough to shed much light on their evolution. Molecular phylogenies have not yet addressed the tardigrade-onychophoran link; almost all have used sequences from the more readily available, but probably highly derived, freshwater tardigrades.

At least one lobopod, *Kerygmachela* from Greenland, had lateral flaplike appendages as well as lobe-shaped legs, and also had two spiny appendages projecting from the head. *Kerygmachela* also had an annulated body with small tubercles and a dorsal groove that probably marks the location of a dorsal blood sinus. It is possible that *Kerygmachela* is intermediate between the lobopods and dinocarids, especially since some dinocarids bore lobopod-like appendages (Budd, 1993, 1996, 1997).

#### Conclusion

Support for the Ecdysozoa from the fossil record is provided by the unusual, aschelminth-like mouthparts of dinocarids. Newly discovered dinocarids also suggest a link between lobopods and true arthropods, although much is still not clear concerning key points of dinocarid anatomy. The ecdysozoan phyla other than the arthropods have poor fossil records, but onychophoran-like lobopods, tardigrades, and diverse priapulids were all present in the Cambrian; a few trace fossils suggest that nematodes were present as well. Molecular clock dates, though still controversial, also point to a Proterozoic origin for the arthropods and their kin (Wray et al., 1996; Conway Morris, 1997). This suggests that the common ancestors of the arthropods and of the Ecdysozoa should be looked for in Proterozoic rocks.

#### Proterozoic Arthropods: the case for and against

In 1947, R. C. Sprigg described some fossil impressions of unmineralized organisms from the Ediacara Hills, north of Adelaide, Australia (Sprigg, 1947). Ignored at first, Sprigg's finds eventually sparked an interest in the "Ediacara biota," which was later discovered at other localities of late Proterozoic age around the world. Today, over one hundred genera have been described, from over twenty-five localities on all continents. These organisms are sometimes quite abundant as fossils, but only at limited localities and horizons. Apparently their preservation depended on very specific burial conditions, notably the presence of mats of microbes in the sediment (Gehling, 1999). The biota is now known to have existed from 600 to 540 million years ago—a time almost as long as the entire Cenozoic, often referred to as the Vendian—with a few survivors persisting into the Cambrian.

Most Ediacaran assemblages are dominated by discoidal or hemispherical benthic organisms, or "medusoids," and/or flattened, elongated, "leafy" organisms with or without a stalk, the "fronds." Traditionally, these organisms have been interpreted as metazoans, mostly of cnidarian grade, with the "medusoids" representing solitary polyps or medusae and the "fronds" compared to soft colonial cnidarians such as pennatulacean "sea pens". A few plausible relatives of the annelids, arthropods, and perhaps other phyla are also present in the traditional interpretation (e.g. Glaessner, 1984). For the past fifteen years, however, the Ediacara fossils have been radically reinterpreted several times—as lichens, algae, protists, and even as members of wholly extinct kingdoms.

To review the entire biota and all its proposed affinities would go far beyond the scope of this paper. (For recent reviews see Runnegar, 1995; Narbonne, 1998; Waggoner, 1998.) Suffice it to say here that some of the fossils are almost certainly animals close to known phyla. Others are much more problematic and may not be animals at all; still others—perhaps most of the described species—are still so poorly known that any affinity is largely speculative. Some authors have dismissed the Ediacaran fossils as irrelevant to animal evolution (e.g. Bergström and Hou, 1998). I will attempt to show that such a judgment is premature, overgeneralized, and probably not correct.

#### *Spriggina* and *Marywadea*

These two very similar genera of Ediacaran organisms include elongated organisms with a midline and numerous apparent segments (Figure 4d). One end of the organism is enlarged and crescent-shaped; in *Marywadea* this end bears some highly branched structures resembling the internal cephalic caecae of certain arthropods.

Traditionally, these fossils have been interpreted as annelids (e.g. Glaessner, 1984). The conjecture of Birket-Smith (1981) that *Spriggina* bore branched, annulated lobopod-like legs is probably overinterpretation; I cannot see evidence for branching. Seilacher (1989, 1992) has argued that these fossils are not animals at all, but represent instead some form of "quilted pneu" organism. However, this interpretation is difficult to reconcile with the fact that these fossils do have a definite midline, and that the distance between "quilts" varies without obvious change in the height of the organism, suggesting that the "quilts" were at least partly free. *Marywadea*, at any rate, bears structures with the same shape and position as digestive glands or caecae of certain arthropods, including trilobites (Gehling, 1991). Valentine (1994) postulated that these taxa might represent segmented, hemocoelic organisms close to the common ancestry of arthropods, or possibly close to the common ancestry of the Panarthropoda. This seems to be the most likely hypothesis, given the available limited data.

#### *Bomakellia* and similar taxa

*Bomakellia*, described from one specimen from the White Sea coast of northern Russia (Fedonkin, 1990a, plate 21 fig. 6; this paper, fig. 4b, c, e), is a pivotal taxon. Because of its importance, and because some erroneous or incomplete information has crept into print (e.g. McMenemy, 1998), a fuller description of it is provided here. The entire body is preserved; its relatively high relief suggests that in life the fossil was relatively firm and possibly sclerotized. The fossil bears a semicircular head that is trapezoidal in cross section, with two parasagittal ridges, each joining a small tubercle that is in the same position as the eye of a trilobite or xiphosuran. No details of this tubercle can be seen

(e.g. lenses). Behind the head is a segmented body tapering posteriorly; each segment bears a pair of lateral appendages and two pairs of dorsal tubercles. The last segment is small and triangular; whether it bore lateral appendages or not is not known. The lateral appendages have a "pleated" or "fringed" look, with faint lineations parallel to the long axis of the body. The body is 70 mm long; the head is 35 mm across at its widest point.

A previous phylogenetic analysis (Waggoner, 1996) suggested that *Bomakellia* is in fact a relative of the dinocarids. Fedonkin (1990a, 1998) has noted a faint oval outline distal to the appendages, which may represent the rim of an oval carapace of some sort, that covered the appendages dorsally in life. However, this is difficult to see, and may simply be an artifact formed by the edges of the lateral appendages. A dinocarid affinity still seems most probable, but cannot be tested further unless specimens are found with the underside and mouth visible. Nevertheless, the unambiguous bilateral symmetry, apparent segmentation of the body (not noted in Fedonkin, 1998) and cephalization all make *Bomakellia* the most plausible arthropod relative in the Ediacaran biotas.

Several other Vendian taxa appear broadly similar to *Bomakellia* and are probably related. *Mialsemia* is closest to *Bomakellia*, differing primarily in overall shape and proportions. Unfortunately, its head is missing; it was apparently crescent-shaped but largely featureless (M. A. Fedonkin, personal communication, 1993; Fedonkin, 1990a, plate 21 figures 2, 3). A fortuitous break through the posterior end of its cigar-shaped body reveals a narrow internal structure, presumably the hindgut leading to a terminal anus. *Mialsemia* apparently did have a carapace covering its flaplike appendages, which show a finely "pleated" texture similar to that of *Bomakellia*.

Smaller arthropod-like fossils include *Vendia* (figure 4a), *Vendomia*, and some undescribed fossils from Russia (Fedonkin, 1990, plate, 19 figures 1-4, 8, 9; plate 21 figure 1; Fedonkin, 1998), and *Praecambridium* and *Parvancorina*, from Australia. Valentine (1994) has proposed that these fossils, like *Spriggina*, are of a hemocoelic grade that may have given rise to arthropods. All of these appear to have had some form of unjointed seriated structures, probably appendages of some sort, and a relatively firm dorsal carapace. *Praecambridium* may also have had branching caecae in the head, although the fossils themselves are so small that interpretation is very difficult.

Certain Cambrian lobopods bore some sort of head-shield, sometimes reconstructed as bivalved (Hou and Bergström, 1995) but interpreted by Dewel and Dewel (1998) as a single, univalved shield. If Dewel and Dewel are correct, there may be a link between the shield-bearing lobopods and these shield-bearing Precambrian fossils. The main distinction between the two would be that the shield covered the body and lobopod limbs in the Ediacaran organisms, but not in the Cambrian lobopods. This is conjectural, but merits further study.

#### "Soft-bodied trilobites"

Some still-undescribed fossils from the Ediacara Hills of southern Australia are informally known as "soft-bodied trilobites" (e.g. Gehling, 1991, Jenkins, 1992; figure 5a). A much smaller organism that is otherwise superficially similar, from northern Russia, has been named *Onega stepanovi* (see Fedonkin, 1990a, plate 21 fig. 7.) They appear to show trilobation, a roughly D-shaped head with a central glabella-like swelling and possible ocular ridges, and a segmented body ending in a small pygidium. Although the Australian fossils have been known for ten years, and been figured several times, they have not yet been formally described. One line of evidence for their arthropod affinity is now less likely: the fossil "scratch marks," illustrated by Jenkins (1992) as having been made by these organisms, are now thought to have been made by a mollusc-like animal (Seilacher, 1997). All that can be said right now is that these fossils are at least plausible arthropods. The results of future study of these fossils should prove quite interesting.

#### Evidence from trace fossils

A trace fossil, or ichnofossil, is any fossilized trace of an organism's activity in life. These include trackways, trails, burrows, borings, and fecal material (coprolites). Ichnofossils present unique taxonomic problems. A "genus" of ichnofossil actually represents a particular mode of formation, and ichnofossils in that

ichnogenus may have been made by very dissimilar organisms. However, complex trace fossils can sometimes be assigned to the activity of well-known taxa, especially in the rare cases where the trace maker is preserved along with the trace. Furthermore, trace fossils provide information on past organisms' behavior and functional biology that is obtainable in no other way.

Trace fossils that show marks of many narrow appendages can usually be assigned to arthropod activity. It has been known for some time that ichnofossils resembling known arthropod traces appear in the fossil record somewhat before the oldest fossil arthropods themselves (Crimes, 1989; fig. 4f). Definitely Vendian trace fossils that could have been made by arthropods are even scarcer, but a few have been found, such as the parallel traces depicted in figure 4g. (See also Fedonkin, 1990b, pl. 27 figure 1).

The Cambrian trace fossil record mirrors the ecological diversification of the arthropods. Some Early Cambrian fossil trilobite burrows intercept smaller burrows made by worms, confirming the predatory habit of at least some trilobites (figure 5b; Jensen, 1990). Large coprolites, containing much shell debris, have also been attributed to large arthropods or dinocarids (Conway Morris and Robison, 1988). Vertical burrowing, which is extremely rare in the late Proterozoic, becomes common in the Cambrian; some Cambrian vertical burrows may have been made by small arthropods.

#### Conclusion

Bergström (1990) followed Seilacher (1989, 1992) in stating that many of the Ediacaran fossils claimed to be arthropods were not animals of any kind. Both have pointed to the fact that many Ediacaran fossils do not appear bilaterally symmetrical, but have a type of symmetry called "glide reflectional symmetry" in which segments alternate across the midline. However, this is not true of all arthropod-like fossils; *Bomakellia*, in particular, certainly shows true bilateral symmetry. In other cases, if present, asymmetry could easily have been induced by compression during burial and fossilization. Finally, there are instances of living animals that have this kind of symmetry. (See discussion in Waggoner, 1996). There is no reason why at least a few of the Ediacaran organisms should not be considered arthropod relatives.

It should be noted, however, that arthropod-like fossils are completely absent at most Ediacaran localities, and are numerically rare at the sites where they are found. Only two of these arthropod-like forms were found in a sample of 92 fossils from one Ediacaran horizon on the White Sea coast of Russia; another level at the same site yielded only two out of 568 (Waggoner, unpublished data). These fossils do not show the great morphological diversity seen in Cambrian arthropod biotas, and are not taxonomically diverse. Of 119 genera or probable genus-level taxa of Ediacaran fossils that have been described worldwide, only thirteen—11%—are arthropod-like (Waggoner, unpublished data), and this number may drop as some taxa are synonymized. Nor is there any sign that the Ediacaran arthropod-like organisms were especially ecologically diverse; in fact, modes of life such as predation and parasitism appear to have been quite rare in general before the Cambrian (Bengtson and Zhao, 1992).

#### General Conclusions

- 1) By at least the Middle Cambrian, and very probably sooner, all extant arthropod classes had appeared, with the possible exception of the Tracheata or Atelocerata (which may be polyphyletic in any case). The Cambrian also saw the rise and fall of numerous arthropod taxa that do not belong within any living crown group. Tracing their interrelationships is a difficult task that is nowhere near completion. However, many can at least be provisionally identified as members of the stem group of a well-known taxon.
- 2) Fossil evidence, such as the teeth of dinocarids and radial symmetry of certain lobopods, supports the connection between the Arthropoda and certain 'aschelminths' in the Ecdysozoa.
- 3) Certain of the Ediacaran fossils of the latest Proterozoic plausibly represent, if not arthropod ancestors, metazoans that were closer to arthropods than to any other extant phylum. At least one, *Bomakellia*, may be a dinocarid arthropod itself, although more material is needed to decide this question.



Others, with dorsal shields and unjointed extensions of the body, may have some kinship with certain lobopods. The late Proterozoic trace fossil evidence is broadly consistent with this pattern, with a few traces attributable to arthropod-like organisms. However, Proterozoic arthropod-like body and trace fossils are both absolutely and relatively rare. The "medusoid" and "frond-like" forms of the Vendian are much more common, and in fact are the only Ediacara-type fossils at most localities.

- 4) Even though plausible arthropod ancestors were present in the late Vendian, the "Cambrian explosion" represented both a taxonomic radiation and a major ecological radiation. The Arthropoda rapidly radiated into habitats that, on current evidence, they did not occupy before the Cambrian. By the

middle of the Cambrian, arthropods were ecologically diverse in marine ecosystems, with predators, scavengers, and deposit feeders represented. Tiny planktotrophic arthropods were also present, and both commensals and parasites appeared in the Cambrian as well. As Conway Morris (1997) put it, the trail of gunpowder may lead far back into the Precambrian, but it looks as if the keg itself blew up in the Cambrian.

#### Acknowledgments

I thank S. Runge and K. Freiley for access to photographic facilities, J. W. Hagadorn and J. Gehling for the use of photographs, and the University of California Museum of Paleontology (UCMP) for access to certain specimens.

[BOX 1] Manton (1977) and others (e.g. Anderson, 1979; Willmer, 1990) have argued that structures such as mouthparts and legs, as well as embryological processes, are so different between different classes of arthropods that no intermediate form between classes could have functioned. However, this does not invalidate arthropod monophyly, since it does not rule out the possibility of different arthropod classes evolving from a unique common ancestor that was different from all of them but that was nevertheless an arthropod. Molecular studies of arthropod development have confirmed this view: evolutionary changes that would have seemed impossible may in fact have been achieved by relatively slight modifications in genetic programs of development (Averof and Akam, 1995).

[BOX 2] Many arthropod legs are in fact composed of two branches; an inner branch that is often adapted for walking, and an outer branch that may be fan-like and is used as a gill. Such appendages are said to be **biramous**. **Uniramous** arthropods, such as insects, have legs composed of only a single branch. Living arthropod classes that are considered biramous include members that are secondarily uniramous, in which one branch is highly reduced or lost: spiders and mites (Chelicerata) and pillbugs or isopods (Crustacea) show this trend.

[BOX 3] Phylogeneticists define a **clade** as an ancestral organism (whether known or inferred) and all its descendants, living or extinct, known or unknown. The methodology for inferring and defining clades, known as **cladistics**, is beyond the scope of this paper, but has been thoroughly described in numerous publications. Most systematists use cladistics to define valid taxa; only groups that consist of all descendants from a unique inferred common ancestor, or **monophyletic** groups of organisms, are considered valid. Although some biologists have resisted this method of classification, it is nonetheless extremely widespread.

A **crown group** consists of all living members of a clade, their latest common ancestor, and all extinct organisms descended from this common ancestor. It is a subset of a **stem group**, which includes extinct organisms that lie outside the crown group, but that share a more recent common ancestor with it than with any other crown group.