ENCICLOPEDIA

BESTIAS EXTINTAS

LIBRO 5

EL DEVÓNICO

El período Devónico (~419,2–358,9 millones de años)

253 fichas completas · Ilustraciones y fotos reales de fósiles

bestiasextintas.com

Índice por género

Acanthodes — Pez (acantodio). 'tiburón espinoso' clásico del Devónico tardío; aletas con espinas rígidas.

Acanthostega — Tetrápodo. de los primeros vertebrados con patas y dedos (8 en cada pata); Groenlandia, acuático.

Acernaspis — Trilobite (facópido). Devónico inferior–medio.

Actinolepis — Pez (placodermo, artrodiro). artrodiro primitivo del Devónico inferior.

Actinostroma — Estromatoporoideo. constructor de arrecifes devónicos.

Acutiramus — Artrópodo (euriptérido). pterigótido gigante de hasta 2 m; depredador.

Adelophthalmus — Artrópodo (euriptérido). el único euriptérido que cruzó la extinción del Devónico tardío.

Africanaspis — Pez (placodermo, artrodiro). groenlandaspídido del Devónico tardío (Sudáfrica).

Aglaophyton — Planta. vascular primitiva del Devónico inferior (Rhynie Chert, Escocia).

Agoniatites — Molusco (ammonoideo). ammonoideo primitivo del Devónico medio; nadador carnívoro.

Amphipora — Estromatoporoideo. de ramas finas, común en arrecifes devónicos.

Anarcestes — Molusco (ammonoideo). goniatite temprano del Devónico inferior–medio.

Archaeopteris — Planta (progimnosperma). EL árbol devónico por excelencia; madera verdadera, hojas como helecho.

Asterolepis — Pez (placodermo, antiarco). antiarco del Devónico medio.

Atrypa — Braquiópodo. atrípido clásico del Silúrico–Devónico; concha con costillas finas.

Baragwanathia — Planta (licopodio). de las plantas vasculares más antiguas (Silúrico–Devónico inferior, Australia).

Beelarongia — Pez (sarcopterigio). osteolepiforme del Devónico (Australia).

Beloceras — Molusco (ammonoideo). goniatite del Devónico tardío con sutura compleja.

Bothriolepis — Pez (placodermo, antiarco). EL placodermo más exitoso: +100 especies, distribución global, fondo fluvial.

Brachyosteus — Pez (placodermo, artrodiro). dinictioide del Devónico tardío.

Buchanosteus — Pez (placodermo, artrodiro). artrodiro del Devónico medio (Australia).

Byssacanthus — Pez (placodermo, antiarco). asterolepidoide del Devónico.

Cabonnichthys — Pez (sarcopterigio). tristichoptérido gigante del Devónico tardío (Australia, ~2 m).

Calamophyton — Planta. cladoxilopsida arborescente del Devónico medio.

Campbellodus — Pez (placodermo, ptictodóntido). Gogo (Australia); dentición trituradora.

Canowindra — Pez (sarcopterigio). osteolepiforme del Devónico tardío (Australia).

Cephalaspis — Pez (agnato, osteostráceo). 'escudo cefálico' en herradura; bentónico filtrador.

Ceratarges — Trilobite (licho). liche espinoso del Devónico; ornamentación extravagante.

Cheiracanthus — Pez (acantodio). acantodiforme del Devónico medio (Escocia).

Cheirolepis — Pez (actinopterigio). de los primeros peces de aletas radiadas; escamas ganoideas.

Chonetes — Braquiópodo. chonétido pequeño y abundante del Devónico.

Cladoselache — Pez (condrictio). EL tiburón devónico por excelencia; cuerpo hidrodinámico, Cleveland Shale.

Climatius — Pez (acantodio). 'tiburón espinoso' del Devónico inferior con múltiples espinas.

Clymenia — Molusco (ammonoideo). clyménido exclusivo del Devónico tardío; sifúnculo dorsal.

Coccosteus — Pez (placodermo, artrodiro). artrodiro del Devónico medio con articulación cuello-cabeza móvil.

Compagopiscis — Pez (placodermo, artrodiro). el único artrodiro con DIENTES verdaderos además de placas.

Conchodus — Pez (sarcopterigio, dipnoo). pez pulmonado del Devónico tardío; placas dentales.

Coronura — Trilobite (dalmanítido). Devónico.

Crotalocephalus — Trilobite (facópido). Devónico inferior–medio.

Cryphops — Trilobite (facópido). facópido ciego del Devónico tardío.

Ctenacanthus — Pez (condrictio). tiburón ctenacanto del Devónico–Carbonífero; espinas dorsales.

Ctenurella — Pez (placodermo, ptictodóntido). Gogo (Australia); hocico alargado.

Cupressocrinites — Equinodermo (crinoideo). crinoideo del Devónico con cáliz en forma de copa.

Cyrtospirifer — Braquiópodo. espiriférido grande del Devónico tardío.

Dalmanites — Trilobite (dalmanítido). Silúrico–Devónico; pigidio con espina larga.

Damocles — Pez (condrictio). stethacántido del Devónico tardío.

Dendrocrinus — Equinodermo (crinoideo). crinoideo del Devónico.

Densignathus — Tetrápodo. mandíbula del Devónico tardío (Pensilvania, EE. UU.).

Diademodus — Pez (condrictio). tiburón del Devónico tardío (Cleveland Shale).

Diplacanthus — Pez (acantodio). diplacántido del Devónico medio.

Dipterus — Pez (sarcopterigio, dipnoo). pez pulmonado clásico del Devónico; placas dentales trituradoras.

Dolatocrinus — Equinodermo (crinoideo). crinoideo del Devónico medio.

Dolichopterus — Artrópodo (euriptérido). euriptérido del Devónico.

Doryaspis — Pez (agnato, pteraspidomorfo). pteraspidiforme del Devónico inferior con rostro en pala.

Drepanaspis — Pez (agnato, pteraspidomorfo). psamosteido aplanado del Devónico inferior.

Drepanophycus — Planta (licopodio). licopodio rastrero del Devónico inferior–medio.

Drotops — Trilobite (facópido). gigante de Marruecos (hasta 20 cm); a veces subgénero de *Phacops*.

Dunkleosteus — Pez (placodermo, artrodiro). EL superdepredador del Devónico tardío; hasta 6–8 m, placas cortantes.

Eastmanosteus — Pez (placodermo, artrodiro). dinictioide del Devónico; pariente de *Dunkleosteus*.

Eldredgeops — Trilobite (facópido). antes *Phacops rana*; el 'phacops' de Norteamérica.

Elginerpeton — Tetrápodo. tetrápodo temprano del Devónico medio–tardío (Escocia).

Elkinsia — Planta. de las primeras plantas con semilla (Devónico tardío).

Elpistostege — Pez (sarcopterigio, elpistostegalia). 'pez con muñeca'; transición pez–tetrápodo (Canadá).

Eospermatopteris — Planta (cladoxilopsida). tocones del bosque fósil de Gilboa (Devónico medio).

Erettopterus — Artrópodo (euriptérido). pterigótido del Silúrico–Devónico.

Erieopterus — Artrópodo (euriptérido). euriptérido del Devónico.

Erromenosteus — Pez (placodermo, artrodiro). braquitorácido del Devónico tardío.

Eusthenodon — Pez (sarcopterigio). tristichoptérido grande del Devónico tardío.

Eusthenopteron — Pez (sarcopterigio). EL pez de aletas lobuladas icónico; aletas con huesos homólogos al brazo.

Favosites — Coral (tabulado). 'coral panal de abeja'; colonias masivas del Devónico.

Fenestella — Briozoo. 'encaje de mar'; colonias en red del Devónico.

Fleurantia — Pez (sarcopterigio, dipnoo). pez pulmonado del Devónico tardío (Canadá).

Foordia — Planta. progimnosperma del Devónico (sinónimo parcial de *Archaeopteris* en parte).

Gavinia — Pez (sarcopterigio, celacanto). celacantiforme del Devónico (Australia).

Gemuendina — Pez (placodermo, renánido). placodermo aplanado tipo raya del Devónico inferior.

Gephuroceras — Molusco (ammonoideo). gephurocerátido del Devónico tardío.

Glyptolepis — Pez (sarcopterigio, porolepiforme). holoptychido del Devónico; escamas ornamentadas.

Gogonasus — Pez (sarcopterigio). osteolepiforme de Gogo (Australia) con aletas pectorales robustas.

Gogoselachus — Pez (condrictio). tiburón de Gogo (Australia) con cartílagos 3D preservados.

Goniatites — Molusco (ammonoideo). goniatite tipo del Devónico tardío; sutura en zigzag.

Gooloogongia — Pez (sarcopterigio). rizodóntido del Devónico (Australia).

Gorgonichthys — Pez (placodermo, artrodiro). dinictioide gigante del Devónico tardío.

Greenops — Trilobite (facópido). facópido espinoso del Devónico medio (Norteamérica).

Groenlandaspis — Pez (placodermo, artrodiro). groenlandaspídido del Devónico tardío; distribución global.

Gypidula — Braquiópodo. pentamérido del Devónico.

Halysites — Coral (tabulado). 'coral cadena'; colonias en cadenas del Silúrico–Devónico.

Harpes — Trilobite (harpétido). trilobite con enorme 'visera' cefálica; Devónico.

Heddleichthys — Pez (sarcopterigio). antes *Eusthenopteron dalgleisiensis* (Escocia).

Heliolites — Coral (heliolítido). coral colonial del Silúrico–Devónico.

Heliophyllum — Coral (rugoso). rugoso colonial del Devónico; 'coral sol'.

Hemicyclaspis — Pez (agnato, osteostráceo). osteostráceo del Devónico inferior.

Herasmius — Pez (placodermo, artrodiro). heterostéido gigante del Devónico medio.

Heterosteus — Pez (placodermo, artrodiro). heterostéido del Devónico; coraza masiva.

Hexacrinites — Equinodermo (crinoideo). crinoideo del Devónico.

Hexagonaria — Coral (rugoso). rugoso colonial; la 'piedra Petoskey' (Devónico, Michigan).

Hibbertopterus — Artrópodo (euriptérido). hibbertopterido del Devónico tardío; barredor de fondo.

Hollardops — Trilobite (facópido). Devónico de Marruecos.

Holoptychius — Pez (sarcopterigio, porolepiforme). porolepiforme grande del Devónico tardío.

Horneophyton — Planta. vascular primitiva del Devónico inferior (Rhynie Chert).

Howittichthys — Pez (sarcopterigio, elpistostegalia). elpistostegalia del Devónico (Australia).

Hyenia — Planta. cladoxilopsida del Devónico medio.

Hynerpeton — Tetrápodo. tetrápodo del Devónico tardío (Pensilvania, EE. UU.).

Ichthyostega — Tetrápodo. EL tetrápodo devónico icónico; Groenlandia, 1,5 m, patas con 7 dedos.

Incisoscutum — Pez (placodermo, artrodiro). artrodiro de Gogo con EMBRIONES fosilizados (viviparidad).

Ischnacanthus — Pez (acantodio). ischnacántido del Devónico inferior (Escocia).

Jaekelopterus — Artrópodo (euriptérido). EL artrópodo más grande conocido: 2,3–2,6 m; Devónico inferior.

Jakubsonia — Tetrápodo. tetrápodo del Devónico tardío (Rusia).

Jarvikina — Pez (sarcopterigio). antes *Eusthenopteron wenjukowi*; sinónimo en disputa.

Kainops — Trilobite (facópido). Devónico.

Kayserops — Trilobite (dalmanítido). Devónico de Marruecos.

Leclercqia — Planta (licopodio). licopodio herbáceo del Devónico (Gilboa).

Leptophloeum — Planta (licopodio). licopsida arborescente del Devónico tardío.

Lingula — Braquiópodo. lingúlido 'fósil viviente' (Cámbrico–actualidad); también en el Devónico.

Lioharpes — Trilobite (harpétido). Devónico medio.

Livoniana — Pez (sarcopterigio, elpistostegalia). elpistostegalia del Devónico medio (Letonia).

Loganellia — Pez (agnato, telodonto). telodonto del Silúrico–Devónico.

Lunaspis — Pez (placodermo, petalictíido). petalictíido aplanado del Devónico inferior.

Macropetalichthys — Pez (placodermo, petalictíido). petalictíido grande del Devónico.

Maenioceras — Molusco (ammonoideo). maenioceratido del Devónico medio (Marruecos).

Mandageria — Pez (sarcopterigio). tristichoptérido gigante del Devónico tardío (Australia, ~1,8 m).

Manticoceras — Molusco (ammonoideo). goniatite del Devónico tardío; fósil guía del Frasniense.

Materpiscis — Pez (placodermo, ptictodóntido). Gogo (Australia); EMBRIÓN fosilizado con cordón umbilical.

Medoevia — Pez (sarcopterigio). osteolepido del Devónico (Rusia).

Megalichthys — Pez (sarcopterigio). megalicthido grande del Devónico–Carbonífero.

Megaloplax — Pez (placodermo, artrodiro). holonemátido del Devónico.

Meragoniatites — Molusco (ammonoideo). agoniatítido del Devónico inferior.

Mesacanthus — Pez (acantodio). acantodiforme del Devónico medio (Escocia).

Metacanthina — Trilobite (licho). Devónico de Marruecos.

Metaxygnathus — Tetrápodo. mandíbula de tetrápodo del Devónico tardío (Australia).

Microbrachius — Pez (placodermo, antiarco). microbraquíido diminuto del Devónico; fecundación interna.

Miguashaia — Pez (sarcopterigio, celacanto). celacantiforme del Devónico tardío (Canadá).

Monocladodus — Pez (condrictio). tiburón del Devónico tardío (Cleveland Shale).

Moresnetia — Planta. de las primeras plantas con semilla (Devónico tardío).

Morocops — Trilobite (facópido). Devónico de Marruecos.

Moythomasia — Pez (actinopterigio). actinopterigio del Devónico tardío (Australia).

Mucrospirifer — Braquiópodo. espiriférido con 'alas' mucronadas; ícono del Devónico medio.

Newberria — Braquiópodo. rinconélido del Devónico.

Nothia — Planta. vascular primitiva del Devónico inferior (Rhynie Chert).

Obruchevichthys — Tetrápodo. tetrápodo del Devónico medio (Letonia); solo mandíbula.

Odontochile — Trilobite (dalmanítido). dalmanítido grande del Devónico.

Onchus — Pez (condrictio/acantodio). espinas aisladas del Silúrico–Devónico; afinidad debatida.

Onychodus — Pez (sarcopterigio, onicodóntido). depredador con colmillos sinfiseales enormes.

Orodus — Pez (condrictio). tiburón oródóntido del Devónico–Carbonífero; dientes trituradores.

Otzinachsonia — Planta (licopodio). licopsida arborescente del Devónico (Sudáfrica).

Pachypora — Coral (tabulado). tabulado ramificado del Devónico.

Paciphacops — Trilobite (facópido). Devónico.

Pagea — Artrópodo (euriptérido). euriptérido del Devónico.

Panderichthys — Pez (sarcopterigio, elpistostegalia). 'pez con cuello'; transición pez–tetrápodo (Letonia).

Paralejurus — Trilobite (escitelido). Devónico inferior.

Parapanderichthys — Pez (sarcopterigio, elpistostegalia). elpistostegalia del Devónico (Rusia).

Parexus — Pez (acantodio). acantodio del Devónico inferior.

Pentlandia — Pez (sarcopterigio, dipnoo). pez pulmonado del Devónico medio (Escocia).

Pertica — Planta. trimerofita arbustiva del Devónico inferior.

Phacops — Trilobite (facópido). EL trilobite devónico por excelencia; ojos esquizocroales.

Phoebodus — Pez (condrictio). tiburón fóbodóntido del Devónico tardío.

Pholidosteus — Pez (placodermo, artrodiro). braquitorácido del Devónico.

Phyllolepis — Pez (placodermo, filolépido). filolépido aplanado del Devónico tardío.

Platycephalichthys — Pez (sarcopterigio). tristichoptérido del Devónico tardío.

Platyclymenia — Molusco (ammonoideo). clyménido del Devónico tardío.

Plourdosteus — Pez (placodermo, artrodiro). plourdosteido del Devónico medio–tardío.

Porolepis — Pez (sarcopterigio, porolepiforme). porolepiforme del Devónico inferior–medio.

Prolecanites — Molusco (ammonoideo). prolecanítido del Devónico tardío.

Psammosteus — Pez (agnato, pteraspidomorfo). psamosteido aplanado del Devónico tardío.

Pseudosporochnus — Planta (cladoxilopsida). cladoxilopsida del Devónico medio.

Psilophyton — Planta. trimerofita clásica del Devónico inferior; ramificación dicotómica.

Pteraspis — Pez (agnato, pteraspidomorfo). pteraspidiforme con rostro alargado; Devónico inferior.

Pterichthyodes — Pez (placodermo, antiarco). antiarco pequeño del Devónico medio (Escocia).

Pterygotus — Artrópodo (euriptérido). pterigótido gigante; Silúrico–Devónico inferior.

Ptyctodus — Pez (placodermo, ptictodóntido). ptictodóntido tipo del Devónico.

Quebecius — Pez (sarcopterigio, porolepiforme). porolepiforme del Devónico (Canadá).

Radotina — Pez (placodermo, acantotorácido). acantotorácido del Devónico inferior.

Reedops — Trilobite (facópido). Devónico.

Remigolepis — Pez (placodermo, antiarco). antiarco del Devónico tardío.

Rhamphodopsis — Pez (placodermo, ptictodóntido). ptictodóntido con dimorfismo sexual (Escocia).

Rhynia — Planta. vascular primitiva del Devónico inferior (Rhynie Chert); esporangios terminales.

Romundina — Pez (placodermo, acantotorácido). acantotorácido primitivo del Devónico inferior.

Scaumenacia — Pez (sarcopterigio, dipnoo). pez pulmonado del Devónico tardío (Canadá).

Schizophoria — Braquiópodo. ortido del Devónico.

Scutellum — Trilobite (escitelido). escutélido grande del Devónico.

Sellagoniatites — Molusco (ammonoideo). agoniatítido del Devónico inferior.

Sieberella — Braquiópodo. pentamérido del Devónico.

Sinostega — Tetrápodo. mandíbula de tetrápodo del Devónico tardío (China).

Spirifer — Braquiópodo. espiriférido tipo; concha alada del Devónico.

Sporadoceras — Molusco (ammonoideo). goniatite del Devónico tardío.

Stachyodes — Estromatoporoideo. de ramas robustas; constructor arrecifal devónico.

Stethacanthus — Pez (condrictio). tiburón con 'yunque' dorsal en machos; Devónico tardío–Carbonífero.

Stringocephalus — Braquiópodo. terebratúlido gigante del Devónico medio; fósil guía.

Stromatopora — Estromatoporoideo. género tipo; constructor principal de arrecifes devónicos.

Strunius — Pez (sarcopterigio, onicodóntido). onicodóntido pequeño del Devónico tardío.

Stylonurus — Artrópodo (euriptérido). estilonurino grande del Devónico; patas caminadoras.

Syringopora — Coral (tabulado). 'coral órgano'; tubos paralelos del Silúrico–Devónico.

Tamiobatis — Pez (condrictio). tiburón del Devónico tardío (Cleveland Shale).

Tapinosteus — Pez (placodermo, artrodiro). braquitorácido del Devónico.

Tarsopterella — Artrópodo (euriptérido). euriptérido del Devónico.

Thamnopora — Coral (tabulado). tabulado ramificado del Devónico.

Thelodus — Pez (agnato, telodonto). telodonto tipo del Silúrico–Devónico; escamas diminutas.

Thysanopeltis — Trilobite (escitelido). Devónico de Marruecos.

Tiktaalik — Pez (sarcopterigio, elpistostegalia). EL 'pez con muñecas'; transición pez–tetrápodo (Canadá).

Timanites — Molusco (ammonoideo). goniatite del Devónico tardío.

Titanichthys — Pez (placodermo, artrodiro). dinictioide filtrador gigante del Devónico tardío.

Tornoceras — Molusco (ammonoideo). tornoceratido involuto del Devónico medio–tardío.

Torosteus — Pez (placodermo, artrodiro). coccosteido del Devónico.

Treveropyge — Trilobite (licho). Devónico de Marruecos.

Trimerocephalus — Trilobite (facópido). facópido ciego del Devónico tardío.

Trimerophyton — Planta. trimerofita del Devónico inferior.

Tristichopterus — Pez (sarcopterigio). tristichoptérido del Devónico medio (Escocia).

Tulerpeton — Tetrápodo. tetrápodo del Devónico tardío (Rusia); 6 dedos, sin branquias.

Turinia — Pez (agnato, telodonto). telodonto del Devónico.

Turrisaspis — Pez (placodermo, artrodiro). groenlandaspídido del Devónico tardío.

Umzantsia — Tetrápodo. tetrápodo del Devónico tardío (Sudáfrica).

Uncites — Braquiópodo. rinconélido del Devónico.

Ventastega — Tetrápodo. tetrápodo del Devónico tardío (Letonia).

Viaphacops — Trilobite (facópido). Devónico.

Walliserops — Trilobite. trilobite devónico con 'tridente' cefálico (Marruecos).

Wattieza — Planta (cladoxilopsida). EL primer árbol conocido (Devónico medio, Gilboa).

Wocklumeria — Molusco (ammonoideo). clyménido del Devónico tardío terminal.

Wuttagoonaspis — Pez (placodermo, artrodiro). wuttagoonaspídido del Devónico medio (Australia).

Xenacanthus — Pez (condrictio). xenacántido de agua dulce; pico en el Carbonífero, linaje devónico.

Xihuphyllum — Planta. esfenopsida del Devónico tardío (China).

Ymeria — Tetrápodo. tetrápodo del Devónico tardío (Groenlandia).

Yunnanolepis — Pez (placodermo, antiarco). yunnanolepídido del Devónico (China).

Zosterophyllum — Planta. zosterofila del Devónico inferior; esporangios laterales.

Zygopteris — Planta (helecho). helecho zigopterido del Devónico tardío (sotobosque de *Archaeopteris*).

Cruziana — surco bilobado; traza de alimentación de trilobites (Cámbrico–Devónico).

Rusophycus — traza de reposo bilobada de trilobites.

Diplichnites — pista de huellas pareadas de artrópodo caminando.

Protichnites — pista de artrópodo; en el Devónico incluye posibles huellas de euriptéridos en tierra.

Palmichnium — pista de euriptérido caminando (Devónico).

Skolithos — madriguera vertical simple.

Diplocraterion — madriguera en U con spreite.

Arenicolites — madriguera en U simple.

Planolites — madriguera horizontal simple.

Palaeophycus — madriguera horizontal con pared revestida.

Chondrites — madrigueras finas ramificadas.

Zoophycos — traza en espiral de alimentación (Devónico–reciente).

Teichichnus — madriguera con spreite apilado.

Lockeia — traza de reposo almendrada.

Undichna — rastro de aleta de pez nadando sobre el fondo (Devónico).

Beyrichia

Coltranea

Cooksonia †

Erriwacanthus

Hyneria

Icriodus

Kirkbya

Ostelepis

Palmatolepis

Polygnathus

Prototaxites †

Quasillites

Rhizodus †

Stensioella †

Trochoceras

Presentación

El período Devónico (~419,2–358,9 millones de años)

Serie: un libro por cada período de la historia de la Tierra, en orden cronológico.

Cómo leer este libro

Cada ser vivo tiene su ficha completa, siempre con las mismas 22 secciones y en el mismo orden, para que encuentres cada dato al instante. Las fichas van en orden alfabético. Cuando la ciencia todavía no conoce un dato, la ficha lo dice tal cual: **«Lo que la ciencia aún no sabe»**. Aquí no se inventa nada: lo que no está probado, se presenta como hipótesis.

Cada ficha lleva dos imágenes: una **ilustración** de cómo pudo verse el ser en vida, y —cuando existe una fotografía libre y utilizable del fósil real— la **foto del fósil** con su crédito. Todas las fotos de fósiles provienen de Wikimedia Commons (licencias libres) y las ilustraciones fueron creadas para esta enciclopedia.

ACANTHODES

**Acanthodes bronni* Agassiz, 1833*



Ilustración: Acanthodes en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL



Foto real del fósil: [Ghedoghedo, CC BY-SA 4.0].

1. Nombre y significado. *Acanthodes* viene del griego *akanthódis*, «provisto de espinas». El nombre lo dice todo: era un pez cubierto de espinas rígidas que sostenían casi todas sus aletas, como un pequeño tiburón erizado que patrullaba las aguas antiguas.

2. Clasificación. Es un cordado del grupo de los acantodios, hoy situado en la línea troncal de los condrictios (los peces cartilaginosos). Pertenece al orden Acanthodiformes y a la familia Acanthodidae. El género lo creó Louis Agassiz en 1833 y su especie tipo es *Acanthodes bronni*.

3. Cuándo vivió. Aquí hay una advertencia importante de esta ficha: aunque el género se incluye en este libro del Devónico porque los acantodios alcanzaron su esplendor en ese período, el

registro seguro de *Acanthodes* va del Carbonífero temprano al Pérmico temprano, lo que lo convierte en uno de los géneros de acantodios más jóvenes conocidos. Una especie dudosa, *A. latgalica*, se ha citado del Devónico temprano (Emsiano) del Báltico, pero su asignación al género no es segura.

4. Dónde vivió. Sus especies se han encontrado en Europa, América del Norte y Asia: Alemania, Escocia, Inglaterra, República Checa, Polonia, Francia, Rusia, China, Estados Unidos (Kansas, Montana, Nuevo México, Texas) y, con dudas, Australia. Vivía en mares, lagos y ríos de un mundo muy distinto al actual.

5. Tamaño y peso. El tamaño variaba mucho según la especie, y ese rango está declarado tal cual: las mayores, como *A. confusus* y *A. splendidus*, alcanzaban al menos 80 centímetros, mientras que *A. ultimus* medía solo unos 15 centímetros. La especie tipo, *A. bronni*, rondaba los 35 centímetros. Su peso exacto: Lo que la ciencia aún no sabe.

6. Anatomía. Tenía el cuerpo alargado, cubierto de escamas pequeñas que cambiaban de forma según la zona. Llevaba un par de aletas pectorales, una aleta dorsal única muy retrasada, una aleta ventral larga y una aleta anal, todas precedidas por una espina rígida excepto la caudal. Su columna vertebral normalmente no estaba osificada, y no tenía dientes: en su lugar poseía largas branquispinas para filtrar el agua.

7. Armas y defensas naturales. Su defensa principal era su armadura de espinas: cada aleta, salvo la cola, nacía tras una espina dura y puntiaguda de dentina, capaz de hacer muy incómodo cualquier intento de tragarlo entero.

8. Sentidos. Un ejemplar excepcional de *Acanthodes bridgei* conservó restos del tejido del ojo, y el análisis mostró que tenía células fotorreceptoras de dos tipos, conos y bastones, lo que sugiere que podía ver en color. Es una de las pruebas más antiguas de visión cromática en un vertebrado.

9. Cómo se movía. Nadaba con su cuerpo alargado y fusiforme, impulsándose con la cola y usando sus aletas espinosas como timones y estabilizadores. Su forma sugiere un nadador activo de aguas abiertas, no un pez de fondo.

10. Dieta y cómo conseguía comida. No tenía dientes y sus branquispinas eran largas, así que se le interpreta como un filtrador: nadaba con la boca abierta y retenía el plancton y las partículas en suspensión del agua, un menú parecido al de algunos tiburones actuales que se alimentan filtrando.

11. Comportamiento. Lo que la ciencia aún no sabe en detalle: no hay pruebas directas de si nadaba en grupos o en solitario. Los yacimientos con muchos ejemplares juntos, como el de Hamilton Quarry en Kansas, muestran individuos de tamaños muy variados conviviendo en el mismo ambiente.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe. No se conserva ninguna evidencia de sonidos, señales visuales o comportamientos sociales en este género.

13. Reproducción y crías. Lo que la ciencia aún no sabe con certeza para este género: no se han descrito huevos ni crías asociados de forma segura a *Acanthodes*, aunque los conjuntos de ejemplares de distintos tamaños de algunos yacimientos han permitido estudiar cómo crecían sus escamas a lo largo de la vida.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe. No existe una estimación fiable de cuántos años podía vivir un *Acanthodes*.

15. Depredadores, rivales y presas. Su «presa» era el plancton que filtraba del agua. Sus enemigos habrían sido los peces y otros depredadores mayores de los mares y lagos del Carbonífero y el Pérmico, aunque no se conserva una escena concreta de depredación sobre este género.

16. Adaptaciones. Su gran especialización fue la filtración: boca sin dientes, branquispinas largas y una mandíbula que, según modelos tridimensionales recientes de su faringe, podía abrirse hacia fuera para abarcar más agua en cada pasada. A eso sumaba visión en color y un cinturón de espinas defensivas.

17. Evolución y parientes vivos. *Acanthodes* es una pieza clave de la evolución: su caja craneal mezcla rasgos de tiburón y de pez óseo, y su reanálisis mostró que se parece más a un tiburón, lo que da una idea de cómo era el ancestro común de todos los vertebrados con mandíbulas actuales. Sus parientes vivos más cercanos están entre los peces cartilaginosos, como tiburones y rayas.

18. Descubridor del primer fósil. El género lo estableció el naturalista suizo Louis Agassiz en 1833, a partir de material alemán que se convirtió en la especie tipo, *Acanthodes bronni*, procedente de las formaciones del Pérmico temprano de Alemania.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. Destacan la caja craneal de *A. bronni*, la mejor conocida de cualquier acantodio y base de estudios famosos sobre el origen de los vertebrados con mandíbulas; el ejemplar de *A. bridgei* de Hamilton Quarry (Kansas) que conservó tejido ocular; y los ejemplares de *A. lundi* de Bear Gulch, en Montana. El fósil de la foto de esta ficha se fotografió en el museo de historia natural de la Universidad de Bonn, en Alemania.

20. Causa de su desaparición. El género dejó de existir en el Pérmico temprano. No se conoce una causa específica y demostrada para su desaparición concreta: forma parte del declive final de los acantodios, un grupo que ya venía perdiendo diversidad desde el Devónico.

21. Debate científico abierto. Su posición en el árbol de la vida sigue discutiéndose: unos análisis lo colocan en la línea troncal de los tiburones y otros lo acercan al tronco de los vertebrados con mandíbulas en general. Su faringe, reestudiada con tomografía computarizada, ha generado interpretaciones rivales sobre cómo funcionaban sus mandíbulas y branquias.

22. Dato curioso. Un pez de hace casi 300 millones de años conservó tan bien los ojos que los científicos pudieron demostrar que veía en color: *Acanthodes* tenía conos y bastones, como los vertebrados actuales.

ACANTHOSTEGA

**Acanthostega gunnari* Jarvik, 1952*

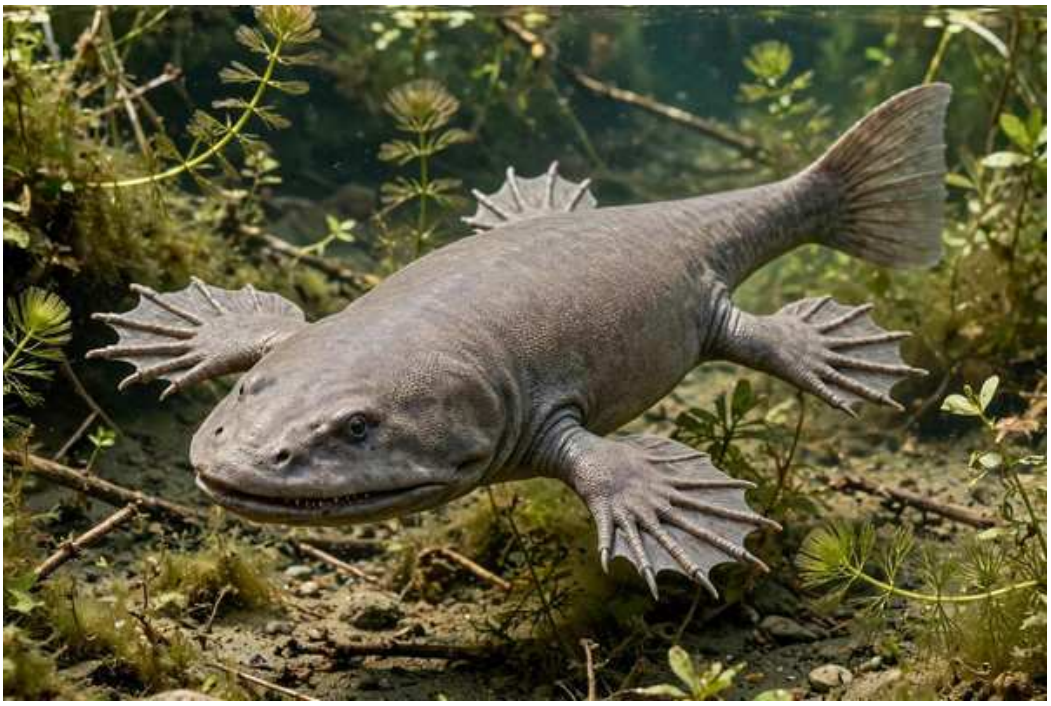


Ilustración: Acanthostega en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL



Foto real del fósil: [FunkMonk, CC BY-SA 3.0].

1. Nombre y significado. *Acanthostega* une dos palabras griegas: *ákantha*, «espina», y *stégē*, «techo», es decir, «techo espinoso», por el techo de su cráneo. El nombre de la especie, *gunnari*, honra a Gunnar Säve-Söderbergh, uno de sus primeros descubridores. Es uno de los primeros vertebrados con patas y dedos reconocibles.

2. Clasificación. Es un cordado tetrapodomorfo, un tetrápodo troncal de la familia Acanthostegidae. El género y la especie los describió Erik Jarvik en 1952, y *A. gunnari* es su única especie conocida. Ocupa un lugar intermedio entre los peces de aletas lobuladas y los tetrápodos

capaces de vivir en tierra.

3. Cuándo vivió. Vivió en el Devónico tardío, en la edad Fameniense, hace unos 365 millones de años. Es uno de los tetrápodos más antiguos conocidos.

4. Dónde vivió. Todos sus fósiles proceden del este de Groenlandia, de las formaciones Aina Dal y Britta Dal, en lugares como Celsius Bjerg y Wiman Bjerg. Su mundo eran ríos tranquilos y serpenteantes de agua dulce, con canales bordeados de vegetación, en una llanura cálida cercana al ecuador de la época.

5. Tamaño y peso. Medía unos 60 centímetros de longitud, aproximadamente como un perro pequeño estirado en el agua. Su peso exacto: Lo que la ciencia aún no sabe.

6. Anatomía. Su cuerpo era una mezcla asombrosa: cabeza y cola de pez, con radios en la aleta caudal, y cuatro patas con dedos. En cada mano tenía ocho dedos unidos por membrana; el número de dedos de los pies no está del todo claro en las fuentes consultadas, con trabajos que lo dejan abierto. No tenía muñecas propiamente dichas, su hombro y su pata delantera eran muy parecidos a los de un pez, conservaba branquias internas cubiertas como las de los peces y también tenía pulmones, aunque sus costillas eran demasiado cortas para sostener el pecho fuera del agua.

7. Armas y defensas naturales. Contaba con dientes pequeños y afilados para sujetar a sus presas. Como defensa, su mejor recurso era el propio medio: vivir entre la vegetación densa de aguas someras, donde un animal de 60 centímetros podía esconderse con facilidad.

8. Sentidos. Conservaba la línea lateral típica de los peces, un sistema de canales sensoriales para percibir movimientos y vibraciones en el agua, además de ojos situados en lo alto de la cabeza, útiles para vigilar la superficie desde abajo.

9. Cómo se movía. Nadaba y remaba: sus patas delanteras no podían doblarse hacia delante en el codo ni colocarse bajo el cuerpo para sostener su peso, así que servían para remar y para agarrarse a las plantas acuáticas, no para caminar en tierra. Su pelvis, en cambio, ya estaba reforzada y unida a la columna, un primer paso hacia el soporte del peso fuera del agua.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Se le interpreta como un depredador acuático de animales pequeños: peces pequeños e invertebrados de los ríos que habitaba, a los que atraparía al acecho entre la vegetación con sus mandíbulas dentadas. No hay contenidos estomacales que lo confirmen directamente.

11. Comportamiento. Todo apunta a una vida casi completamente acuática. Un dato fascinante: los famosos ejemplares hallados en 1987 resultaron ser jóvenes, de unos seis años según los anillos de crecimiento de sus huesos, que vivían juntos; parece que un grupo entero de juveniles quedó varado cuando una charca temporal se secó.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe. No existe evidencia fósil de cómo se relacionaban entre sí más allá de la convivencia de los juveniles.

13. Reproducción y crías. Lo que la ciencia aún no sabe en detalle: no se conocen huevos de este género. Sí sabemos, por el yacimiento de 1987, que los jóvenes tardaban años en osificar por completo sus huesos y que pasaban una larga etapa juvenil en el agua.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe con exactitud. Los anillos de crecimiento

indican que los ejemplares de 1987 tenían al menos unos seis años y aún no eran adultos, así que su vida completa era más larga, pero no se conoce la cifra total.

15. Depredadores, rivales y presas. Compartía los ríos de Groenlandia con peces de aletas lobuladas mucho mayores, como *Holoptychius* y *Eusthenodon*, y con el placodermo *Remigolepis*, posibles rivales o depredadores de un animal de su tamaño. Sus presas serían peces pequeños e invertebrados acuáticos.

16. Adaptaciones. Su gran innovación fue tener patas con dedos viviendo en el agua: las extremidades con dígitos aparecieron antes de la conquista de la tierra, no después. Sumaba respiración doble, con branquias internas y pulmones, y una pelvis reforzada que anticipaba el caminar terrestre de sus descendientes.

17. Evolución y parientes vivos. Es un eslabón central entre los peces y todos los animales terrestres con extremidades: anfibios, reptiles, aves, mamíferos y también los humanos descienden de tetrápodos que pasaron por una etapa parecida a la suya. Sus parientes vivos son, en sentido amplio, todos los tetrápodos actuales.

18. Descubridor del primer fósil. Los primeros fragmentos de cráneo aparecieron en 1933, hallados por Gunnar Säve-Söderbergh y Erik Jarvik en Groenlandia oriental. Jarvik describió formalmente el género en 1952. El fósil que reveló su verdadera importancia, un esqueleto muy completo, lo encontró Jennifer A. Clack en 1987, también en el este de Groenlandia.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. El holotipo, fotografiado en esta ficha, se guarda en el Museo Zoológico de Copenhague (hoy Museo de Historia Natural de Dinamarca), con la sigla NHMD 74758. Los esqueletos de 1987, que permitieron reconstruir sus patas de ocho dedos, se reparten entre las colecciones de Copenhague y Cambridge, y existen modelos de su cuerpo en museos como el de Historia Natural de Stuttgart.

20. Causa de su desaparición. El género se conoce solo del Fameniense de Groenlandia y desapareció en el contexto de los cambios ambientales del Devónico tardío, un período de crisis para la vida acuática. La causa concreta de su desaparición no está demostrada.

21. Debate científico abierto. Durante décadas se debatió si era un animal terrestre o acuático; hoy la balanza se inclina a una vida casi totalmente acuática, pero el debate continúa sobre para qué servían exactamente sus patas y sobre el número de dedos de sus extremidades traseras, que las fuentes consultadas no cierran de la misma manera.

22. Dato curioso. Tenía ocho dedos en cada mano, dos más de lo que nadie esperaba: su descubrimiento demolió la idea de que las patas de los tetrápodos nacieron con cinco dedos. Al principio, la evolución probó con seis, siete y ocho.

ACERNASPIS

**Acernaspis orestes* (Billings, 1860)*



Ilustración: Acernaspis en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL



Foto real del fósil: [Bloopityboop, CC BY-SA 4.0].

1. Nombre y significado. El origen exacto del nombre *Acernaspis* no consta explicado de forma segura en las fuentes consultadas, así que no lo inventamos: Lo que la ciencia aún no sabe sobre el porqué de este nombre. Sí está claro su papel: es un trilobite pequeño y elegante de los mares paleozoicos.

2. Clasificación. Es un artrópodo trilobite del orden Phacopida y la familia Phacopidae. El género lo creó Campbell en 1967 y su especie tipo es *Phacops orestes* Billings, 1860, designada por monotipia y designación original, según la literatura de nomenclatura zoológica.

3. Cuándo vivió. Advertencia honesta de esta ficha: el grueso del registro de *Acernaspis* es silúrico, sobre todo del Llandovery y el Wenlock (Silúrico temprano y medio), con especies listadas piso a piso en los estudios de trilobites silúricos; el ejemplar de la foto tiene unos 440 millones de años, del Silúrico temprano. Su inclusión en este libro del Devónico debe leerse con esa salvedad declarada: las fuentes primarias consultadas lo sitúan en el Silúrico, no en el Devónico.

4. Dónde vivió. Sus especies se conocen del hemisferio norte paleozoico: la isla de Gotland (Suecia), Canadá —incluida la isla de Anticosti, en Quebec— y otras localidades de Laurentia y Báltica. Vivía en mares someros y templados, sobre fondos blandos donde podía refugiarse.

5. Tamaño y peso. Era un trilobite pequeño: un ejemplar excepcional de *Acernaspis cooperi* mide 21 milímetros de largo por 12 de ancho, y las especies del género se mueven en esa escala de pocos centímetros. Su peso en vida: Lo que la ciencia aún no sabe, aunque sería de apenas unos gramos como mucho, sin que exista una medición publicada.

6. Anatomía. Tenía el cuerpo trilobulado típico de su grupo: un escudo cefálico amplio, un tórax de segmentos articulados y un escudo caudal pequeño. Sus ojos compuestos, de tipo facópido, estaban formados por lentes individuales grandes y bien definidas; en los mejores ejemplares se cuentan las facetas oculares con total claridad.

7. Armas y defensas naturales. Su defensa era su caparazón mineralizado y articulado. Como otros facópidos, se le atribuye la capacidad de enrollarse para proteger las partes blandas del vientre, aunque la enrollación completa documentada corresponde al conjunto de la familia y no a un ejemplar concreto de este género en las fuentes consultadas.

8. Sentidos. Sus ojos compuestos eran su sentido estrella: las lentes separadas de los facópidos ofrecían una visión nítida del fondo marino, y la conservación de sus facetas en ejemplares como *A. cooperi* es excepcional. Sumaba las antenas y las sedas sensoriales propias de los trilobites para percibir el entorno cercano.

9. Cómo se movía. Caminaba sobre el fondo marino con sus numerosas patas articuladas, bajo el cuerpo segmentado, desplazándose entre el sedimento en busca de alimento y refugio.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Se le interpreta como un animal bentónico que se alimentaba de restos orgánicos y pequeños organismos del fondo, rebuscando en el sedimento. No se conocen contenidos digestivos fosilizados de este género que lo confirmen directamente.

11. Comportamiento. Un ejemplar de *Acernaspis orestes* —el de la foto de esta ficha, TMP 1997.116.0004— se conservó dentro de una madriguera en el sedimento, lo que sugiere que estos trilobites usaban galerías en el fondo como refugio, un comportamiento raramente capturado en el registro fósil.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe. No hay evidencia de comunicación entre individuos en este género.

13. Reproducción y crías. Lo que la ciencia aún no sabe para este género en concreto: no se conocen huevos ni larvas asignados a *Acernaspis*. En los trilobites en general, el desarrollo pasaba por etapas larvarias diminutas que iban añadiendo segmentos al crecer.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe. No existe ninguna estimación publicada de la longevidad de *Acernaspis*.

15. Depredadores, rivales y presas. En los mares silúricos convivía con euriptéridos, cefalópodos y peces primitivos, candidatos a depredadores de un trilobite de dos centímetros. Sus «presas» serían partículas orgánicas y organismos diminutos del sedimento.

16. Adaptaciones. Sus adaptaciones clave fueron unos ojos de gran rendimiento visual para un animal de fondo, un caparazón articulado que combinaba protección y movilidad, y el uso de madrigueras en el sedimento como refugio.

17. Evolución y parientes vivos. Pertenece a los trilobites, el gran grupo de artrópodos marinos que dominó los océanos paleozoicos y desapareció por completo a finales del Pérmico. Los trilobites no dejaron descendientes directos; sus parientes vivos más cercanos en el gran árbol de los artrópodos incluyen a quelicerados como los cangrejos cacerola y las arañas, en un parentesco lejano y debatido.

18. Descubridor del primer fósil. La especie tipo la describió Elkanah Billings en 1860 como *Phacops orestes*, a partir de material canadiense. Casi un siglo después, Campbell erigió el género *Acernaspis* en 1967 para reunir a esta y otras especies afines.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. El ejemplar de *A. orestes* dentro de su madriguera se guarda en el Royal Tyrrell Museum de Drumheller, en Canadá. El ejemplar excepcional de *A. cooperi* procede de la Formación Jupiter de la isla de Anticosti (Quebec). En Gotland, Ramsköld designó en 1985 un neotipo para la especie *A. quadrilineata*, porque el material original de Angelin de 1851 se había perdido.

20. Causa de su desaparición. El registro del género se concentra en el Silúrico y no continúa en períodos posteriores. La causa concreta de su desaparición: Lo que la ciencia aún no sabe; no hay una explicación específica y demostrada para este género.

21. Debate científico abierto. *Acernaspis* protagonizó un caso formal ante la Comisión Internacional de Nomenclatura Zoológica (caso 2944, de 1995): un género más antiguo y casi sin uso, *Pterygometopidella*, resultaba ser sinónimo previo, y los especialistas pidieron conservar el nombre *Acernaspis* por su amplio uso. A ello se suma la disputa de esta ficha sobre su marco temporal, silúrico frente a la asignación devónica del catálogo.

22. Dato curioso. Es uno de los pocos trilobites del mundo sorprendido en casa: el ejemplar del Royal Tyrrell se fosilizó dentro de la madriguera que ocupaba en el fondo del mar hace unos 440 millones de años.

ACTINOLEPIS

**Actinolepis tuberculata* Agassiz, 1844*



Ilustración: Actinolepis en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL

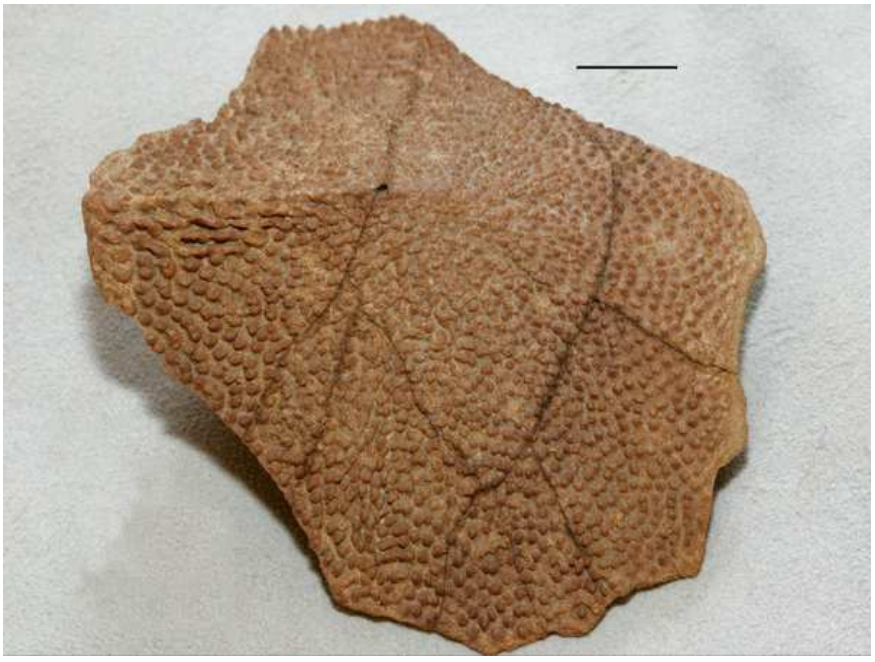


Foto real del fósil: [Tiit Hunt, CC BY-SA 4.0].

1. Nombre y significado. *Actinolepis* combina el griego *aktís*, «rayo», y *lepís*, «escama» o «placa»: algo así como «placa radiante», un nombre que encaja con un pez cuya coraza estaba cubierta de pequeños tubérculos ordenados.

2. Clasificación. Es un cordado placodermo, un pez con mandíbulas y coraza, del orden Arthrodira y la familia Actinolepidae. Los actinolepidos se cuentan entre los artrodiros más primitivos, en la base del grupo que luego produciría gigantes como *Dunkleosteus*. El género lo estableció Agassiz en 1844 y su especie tipo es *Actinolepis tuberculata* Agassiz, 1844.

3. Cuándo vivió. Vivió entre el Devónico temprano y el medio, según las especies: *A. spinosa* se conoce del Pragiense (Devónico temprano) de Letonia, *A. tuberculata* del Eifeliense (Devónico medio) y *A. magna* del Givetiense. Ese es el rango declarado del género en la literatura consultada.

4. Dónde vivió. Su hogar principal fue la región báltica —Estonia, Letonia y Bielorrusia— y en 2008 se sumó el norte de Escocia, con un ejemplar articulado en la cantera de Achanarras, en Caithness, del Eifeliense. Esa conexión Báltico–Escocia sugiere que sus poblaciones se movían entre cuencas marinas y sistemas de ríos y lagos del continente de las Areniscas Rojas Antiguas.

5. Tamaño y peso. Lo que la ciencia aún no sabe con precisión: el género se conoce sobre todo por placas de coraza y ejemplares parciales, y no existe una longitud total segura y publicada para el animal completo. Su peso: Lo que la ciencia aún no sabe.

6. Anatomía. Como buen placodermo, la cabeza y la parte delantera del cuerpo iban encerradas en una coraza de placas óseas, unidas al tronco por una articulación en el cuello que le permitía abrir mucho la boca. En *A. tuberculata* las placas llevaban pequeños tubérculos, y en el género se ha descrito la fusión de las placas rostral y pineal de la cabeza. La parte trasera del cuerpo, sin coraza, terminaba en la aleta caudal.

7. Armas y defensas naturales. Su defensa era la coraza misma: un chaleco óseo que protegía cabeza y tórax. Sus mandíbulas eran comparativamente débiles frente a las de los artrodiros posteriores, así que no era un pez de dentellada poderosa.

8. Sentidos. Las placas de los placodermios conservan los surcos del sistema de la línea lateral, el sentido que percibe vibraciones en el agua, y *Actinolepis* participaba de ese equipamiento general de su grupo. El detalle específico de sus ojos y su visión en este género: Lo que la ciencia aún no sabe.

9. Cómo se movía. Nadaba sobre el fondo: los actinolepidos tenían el cuerpo ancho y aplanado, la silueta típica de un pez bentónico que se desplaza pegado al sustrato y se posa sobre él.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Con unas mandíbulas poco desarrolladas en comparación con los artrodiros posteriores, se alimentaría de animales pequeños y blandos, como moluscos o gusanos, que recogería del fondo, en lugar de presas grandes y duras.

11. Comportamiento. Se interpreta una vida tranquila de fondo, en aguas marinas y salobres de la región báltica y escocesa, migrando quizá entre cuencas cuando los ríos desbordaban en las épocas húmedas, según el modelo propuesto para la conexión faunística Báltico–Escocia.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe. No existe evidencia fósil de comunicación en este género.

13. Reproducción y crías. Lo que la ciencia aún no sabe para *Actinolepis*: no se conocen huevos, embriones ni crías de este género, aunque otros placodermos lejanos muestran que el grupo experimentó formas avanzadas de reproducción.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe. No hay estimaciones publicadas de su longevidad.

15. Depredadores, rivales y presas. Sus presas serían pequeños invertebrados blandos del fondo. Como rivales y posibles depredadores tenía a los placodermos mayores y demás peces con

mandíbulas de los mares devónicos de su región.

16. Adaptaciones. Su fórmula fue ser un pionero blindado: coraza cefálica articulada, cuerpo plano para la vida de fondo y mandíbulas sencillas para alimento blando. Es el modelo primitivo del que partiría la gran radiación de los artrodiros.

17. Evolución y parientes vivos. Agassiz fundó con *Actinolepis* uno de los cuatro géneros que representaban a los grandes órdenes de placodermos en su síntesis de 1844. Los placodermos desaparecieron a finales del Devónico sin descendientes directos; son parientes lejanos, en la base, de todos los vertebrados con mandíbulas vivos, incluidos tiburones, peces óseos y tetrápodos.

18. Descubridor del primer fósil. Louis Agassiz estableció el género en 1844 en su gran síntesis de los peces fósiles, a partir de material del Devónico báltico que se convirtió en la especie tipo, *A. tuberculata*.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. El ejemplar articulado de Achanarras (Escocia), descrito por Newman y Trewin en 2008, fue el primer registro del género en Gran Bretaña y conserva la vista externa de la coraza dorsal. La foto de esta ficha muestra un fragmento real de coraza dorsal de *Actinolepis magna* del Museo de Historia Natural de Estonia, en Tallin.

20. Causa de su desaparición. El género no pasa del Devónico medio en el registro consultado, y su grupo entero, los placodermos, desapareció con las crisis ambientales del Devónico tardío. La causa concreta para *Actinolepis*: Lo que la ciencia aún no sabe.

21. Debate científico abierto. Sus relaciones siguen en discusión: Newman y Trewin propusieron que el género *Bollandaspis* podría ser un sinónimo subjetivo de *Actinolepis*, mientras que otros análisis, como el de Dupret y colaboradores de 2017, reorganizan la base de los artrodiros con *Szelepis* en una posición más basal que el conjunto de *Actinolepis*.

22. Dato curioso. Durante un tiempo, restos bálticos como los de sus parientes placodermos llegaron a confundirse con caparazones de escarabajos gigantes o incluso con huesos de mamut al emerger de las areniscas blandas: nadie imaginaba al principio que fueran peces con coraza.

ACTINOSTROMA

**Actinostroma clathratum* Nicholson, 1886*



Ilustración: Actinostroma en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL

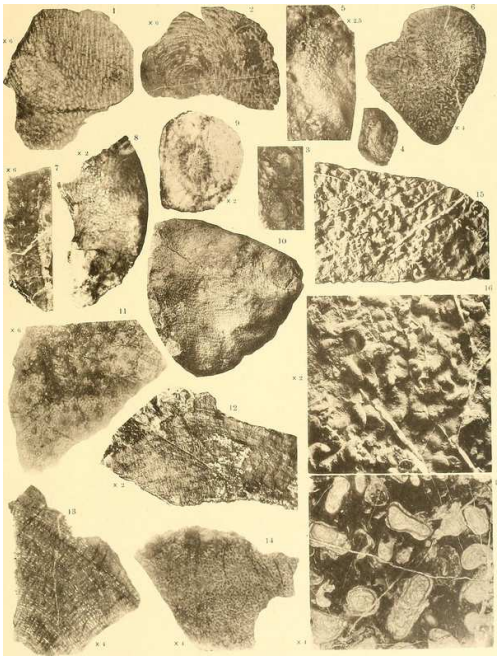


Foto real del fósil: [Canavari, Mario 1855-1928, No restrictions, vía Wikimedia Commons].

1. Nombre y significado. *Actinostroma* une el griego *aktís*, «rayo», y *strôma*, «capa» o «lecho»: un nombre que describe su esqueleto, formado por capas atravesadas por pilares, con un patrón estrellado y radial que se aprecia al cortar sus fósiles en láminas finas.

2. Clasificación. Es un porífero, es decir, un pariente de las esponjas, del grupo fósil de los estromatoporoideos, orden Actinostromatida y familia Actinostromatidae. El género lo creó Nicholson en 1886 y su especie tipo es *Actinostroma clathratum* Nicholson, 1886, procedente del Devónico medio (Givetiense) de Gerolstein, en Alemania.

3. Cuándo vivió. La clasificación revisada de los estromatoporoideos paleozoicos le asigna un rango del Lochkoviense al Frasniense, es decir, a lo largo de casi todo el Devónico, con unas 86 especies reconocidas en esa revisión. Trabajos anteriores citaron además registros silúricos del género en Europa, Asia y América del Norte, así que ese límite inferior más antiguo queda declarado como parte de la literatura previa.

4. Dónde vivió. Fue cosmopolita en los mares devónicos: Rusia (cuenca de Kuznetsk y los Urales), Alemania, Bélgica, el Reino Unido, Canadá (Alberta), Estados Unidos (Iowa), Australia (Queensland) y muchas otras regiones tropicales de la época. Vivía en mares cálidos y someros, donde construía arrecifes junto a corales y otros organismos.

5. Tamaño y peso. No era un animal solitario, sino una colonia que crecía como una masa calcárea en forma de lámina, cúpula o cojín, desde unos centímetros hasta varios metros. El récord es extremo: el estromatoporoideo individual más grande jamás reportado es un *Actinostroma expansum* de 30 metros de ancho, del Frasniense de la Formación Shell Rock de Iowa. Su peso: Lo que la ciencia aún no sabe, y en una colonia calcárea de ese tipo tampoco tendría el sentido habitual.

6. Anatomía. Su esqueleto, llamado cenosteo, era una red de láminas horizontales y pilares verticales gruesos y continuos que atravesaban muchas láminas. En corte tangencial, los elementos formaban un patrón en red de seis radios, y por su interior corrían canales estrellados (astrorrizas) por los que circulaba el agua. En la superficie podía mostrar pequeñas protuberancias llamadas mamelones. El tejido blando vivía sobre y dentro de esa armazón calcárea.

7. Armas y defensas naturales. No tenía armas: su defensa era ser, literalmente, una roca viva. El esqueleto calcáreo masivo lo protegía y le permitía perdurar en el arrecife mientras el tejido blando seguía creciendo por encima.

8. Sentidos. Lo que la ciencia aún no sabe en su caso concreto. Como esponja, carecería de ojos y de sistema nervioso comparable al de otros animales; su «percepción» del medio sería química y mecánica, a través del flujo de agua que lo atravesaba.

9. Cómo se movía. No se movía: era sésil y vivía fijo al fondo. Solo su fase larvaria, inferida por comparación con las esponjas actuales, sería nadadora por un tiempo breve antes de asentarse y empezar a construir el esqueleto. La colonia crecía hacia arriba y hacia los lados, capa a capa.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Era un filtrador: el agua entraba por su sistema de canales, retenía partículas y microorganismos en suspensión, y salía por las astrorrizas. Así se alimentaban también sus vecinos de arrecife, en un trabajo colectivo que mantenía el agua del arrecife en circulación constante.

11. Comportamiento. Era gregario: las colonias se agrupaban en parches muy apretados formando biostromos, extensas «alfombras» arrecifales de un solo nivel sobre fondos blandos, y a veces biohermos, montículos elevados construidos por generaciones sucesivas que se enterraban y recolonizaban.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe, y en un organismo de organización esponja no se espera comunicación entre individuos en el sentido animal habitual.

13. Reproducción y crías. Lo que la ciencia aún no sabe para este género fósil: no se observan sus fases reproductoras en el registro. Por comparación con las esponjas calcáreas actuales, se

infiere reproducción con larvas planctónicas que colonizaban nuevos fondos.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe. Una colonia podía seguir creciendo mientras el ambiente se mantuviera estable, y los ejemplares gigantes sugieren crecimientos muy prolongados, pero no existe una cifra demostrada.

15. Depredadores, rivales y presas. No cazaba: su «comida» era el plancton y las partículas del agua. Sus rivales eran los demás constructores del arrecife —corales tabulados y rugosos, otros estromatoporoideos— en la competencia por el espacio y la luz sobre el fondo marino.

16. Adaptaciones. Era un constructor adaptable: podía vivir a distintas profundidades y niveles de luz, con niveles del mar cambiantes, y, a diferencia de los corales, solía asentarse sobre sustratos blandos. En ambientes estables y tranquilos alcanzaba tamaños enormes, de varios metros y, en el caso extremo de Iowa, decenas de metros.

17. Evolución y parientes vivos. Su identidad tardó un siglo en aclararse: primero se le tomó por un hidrozoo, pariente de los corales, e incluso algunas especies se describieron como algas rojas, hasta que en 1970 Hartman y Goreau formalizaron su lugar entre las esponjas. Sus comparaciones vivas más cercanas son las esponjas calcáreas actuales de esqueletos parecidos, como *Astrosclera*.

18. Descubridor del primer fósil. Henry Alleyne Nicholson erigió el género en 1886 en su monografía sobre los estromatoporoideos británicos. El lectotipo de la especie tipo, *A. clathratum*, es el ejemplar BM(NH) P5774, designado en el siglo XX a partir del material original del Givetiense de Gerolstein.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. El más célebre es el gigantesco *Actinostroma expansum* de 30 metros de la Formación Shell Rock de Iowa, el estromatoporoideo individual más grande reportado. El lectotipo de *A. clathratum* se guarda en el Museo de Historia Natural de Londres, y los arrecifes con *Actinostroma* de la cuenca de Canning (Australia), la región del Eifel (Alemania) y el sur de Bélgica son localidades clásicas de estudio.

20. Causa de su desaparición. El rango revisado del género termina en el Frasniense, coincidiendo con el colapso de los arrecifes de estromatoporoideos en las crisis del Devónico tardío. Estudios recientes han mostrado que el grupo, en conjunto, sobrevivió más de lo creído en refugios aislados del Carbonífero, como el monte submarino de Akiyoshi en Japón, pero como constructor principal de arrecifes su época terminó en el Devónico.

21. Debate científico abierto. El debate clásico sobre los estromatoporoideos sigue vivo: si son esponjas verdaderas o un grupo aparte, y si los estromatoporoideos paleozoicos y los mesozoicos forman una misma línea evolutiva o un caso de convergencia entre esponjas duras distintas.

22. Dato curioso. El fósil individual más grande de su grupo mide 30 metros de ancho: una sola colonia de *Actinostroma expansum* en Iowa era más ancha que una cancha de baloncesto, construida capa a capa por un animal sin ojos, sin cerebro y sin moverse jamás del sitio.

ACUTIRAMUS

**Acutiramus cummingsi* (Grote & Pitt, 1875)*

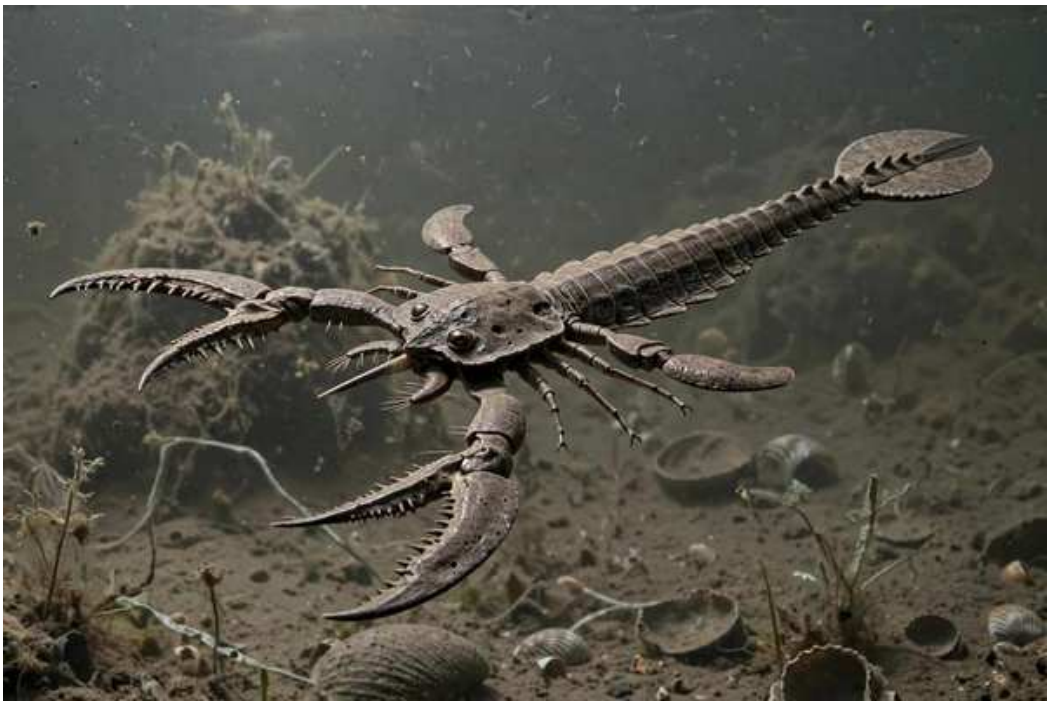


Ilustración: Acutiramus en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL



Foto real del fósil: [Jessica Utrup, CC0].

1. Nombre y significado. *Acutiramus* viene del latín *acutus*, «agudo», y *ramus*, «rama»: «rama aguda». El nombre apunta a su rasgo inconfundible: en sus pinzas, el diente final forma un ángulo agudo con el resto de la garra y el gran diente central se inclina hacia delante.

2. Clasificación. Es un artrópodo quelicerado, un euriptérido —los mal llamados «escorpiones marinos»— del orden Eurypterida, la superfamilia Pterygotioidea y la familia Pterygotidae. El género lo creó Rudolf Ruedemann en 1935 y su especie tipo es *Acutiramus cummingsi*, descrita originalmente como *Pterygotus cummingsi* por Grote y Pitt en 1875.

3. Cuándo vivió. Vivió desde el Silúrico tardío (Ludfordiense, hace unos 425 millones de años) hasta el Devónico temprano (Pragiense, hace unos 410,8 millones de años), cruzando el límite entre ambos períodos.

4. Dónde vivió. Sus fósiles se han encontrado en el este de Estados Unidos y Canadá, en Chequia, España, Argelia, China y Australia. Las especies norteamericanas proceden en gran parte de la Formación Bertie de Nueva York y Ontario, depositada en un mar antiguo y somero, y las checas, de la cuenca de Praga.

5. Tamaño y peso. Fue uno de los euriptéridos más grandes: la especie mayor, *A. bohemicus*, alcanzaba unos 2,1 metros de longitud, solo superada entre sus parientes por el gigantesco *Jaekelopterus*. Pero el género también tuvo enanos: *A. floweri* y *A. perryensis* medían apenas unos 20 centímetros. Su peso exacto: Lo que la ciencia aún no sabe, aunque su exoesqueleto era muy ligero y poco mineralizado, como el de otros pterigótidos gigantes.

6. Anatomía. Su cuerpo era esbelto, casi cinco veces más largo que ancho. El prosoma, su «cabeza», era casi cuadrado, con los ojos compuestos situados en las esquinas delanteras. Sus quelíceros formaban unas pinzas enormes y robustas con dientes bien desarrollados. Las patas marchadoras eran pequeñas y delgadas, sin espinas, y el telson, el último segmento, era aplanado y ancho, con una fila baja de protuberancias en el centro, y funcionaría como un timón al nadar.

7. Armas y defensas naturales. Sus armas eran las pinzas: unos quelíceros agrandados, comparables a las garras de algunos crustáceos actuales, diseñados para apresar presas con firmeza. Su tamaño colosal en las especies grandes sería, por sí solo, su mejor defensa.

8. Sentidos. Sus ojos compuestos se han medido lente a lente, y el resultado sorprende: su agudeza visual era menor que la de sus parientes *Pterygotus* y *Jaekelopterus* y que la de los depredadores artrópodos actuales más activos. Esa vista modesta sugiere un animal de ambientes con poca luz.

9. Cómo se movía. Nadaba: se impulsaba con sus apéndices en forma de remo y gobernaba con el telson aplanado a modo de timón. Sus patas pequeñas y sin espinas indican que probablemente no podía caminar en tierra firme; era un animal del agua.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Los estudios de sus pinzas y sus ojos proponen un depredador distinto a sus primos de vista aguda: un cazador de emboscada, o un carroñero de animales blandos, que actuaba de noche o con poca luz y sujetaba a sus presas —peces y otros animales de cuerpo blando— con las pinzas dentadas.

11. Comportamiento. Se le imagina una vida paciente y sigilosa para su tamaño: esperar, detectar movimiento en la penumbra y cerrar las pinzas. No hay pruebas de vida en grupo; los pterigótidos se conocen sobre todo por restos aislados y por mudas de su exoesqueleto.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe. No existe evidencia de comunicación entre individuos en este género.

13. Reproducción y crías. Lo que la ciencia aún no sabe para *Acutiramus* en concreto. Los euriptéridos crecían mudando el exoesqueleto, y los juveniles conocidos de algunas especies del género, como *A. suwanneensis*, aún no tenían las sierras de las pinzas desarrolladas, un detalle de su crecimiento.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe. Ningún estudio ha establecido cuántos

años podía vivir un *Acutiramus* ni cuántas mudas necesitaba para alcanzar los dos metros.

15. Depredadores, rivales y presas. En sus mares era un depredador de la parte alta de la red alimentaria: sus presas serían peces y animales blandos, y compartía hábitat con otros euriptéridos como *Eurypterus* y *Pterygotus*, rivales más que enemigos. Un adulto de dos metros tendría pocos depredadores naturales.

16. Adaptaciones. Su adaptación estrella fue el gigantismo ligero: un exoesqueleto fino y poco mineralizado que reducía el coste de crecer, mudar y respirar, y le permitió alcanzar tamaños imposibles para la mayoría de los artrópodos. A eso sumó pinzas especializadas y una vista ajustada a la penumbra.

17. Evolución y parientes vivos. Los pterigótidos fueron el grupo más derivado y el de mayor tamaño entre los euriptéridos. Los euriptéridos están emparentados con los quelicerados actuales: arañas, escorpiones y cangrejos cacerola son sus parientes vivos lejanos, los herederos del linaje al que perteneció este gigante acuático.

18. Descubridor del primer fósil. Las primeras especies se describieron en el siglo XIX dentro del género *Pterygotus*: Joachim Barrande nombró la forma de Bohemia en 1872 y Grote y Pitt describieron la especie tipo, de la zona de Buffalo (Nueva York), en 1875. Ruedemann separó el género *Acutiramus* en 1935 al reconocer su pinza tan peculiar.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. Los ejemplares de *A. cummingsi* y *A. macrophthalmus* de la Formación Bertie son clásicos de los euriptéridos norteamericanos; el ejemplar de la foto de esta ficha, YPM IP 018609, se guarda en el Museo Peabody de Yale. En Europa, el material checo de *A. bohemicus*, la especie gigante, procede de la cuenca de Praga.

20. Causa de su desaparición. El género desaparece del registro en el Devónico temprano, en el Pragiense. La causa concreta: Lo que la ciencia aún no sabe. Los euriptéridos en conjunto fueron perdiendo terreno a lo largo del Devónico, en mares cada vez más dominados por los peces con mandíbulas.

21. Debate científico abierto. Hay un debate taxonómico de fondo: algunos especialistas han señalado que *Acutiramus*, *Pterygotus* y *Jaekelopterus* podrían llegar a considerarse sinónimos entre sí, y que solo un análisis filogenético completo con muchas especies podrá resolverlo. También se discute su ecología: depredador activo, emboscado nocturno o carroñero, según cómo se interpreten sus ojos y sus pinzas.

22. Dato curioso. Era un gigante que veía mal: con más de dos metros de longitud y unas pinzas temibles, *Acutiramus* tenía una agudeza visual modesta, peor que la de sus primos más famosos. Probablemente cazaba en la penumbra, donde nadie necesitaba ver demasiado bien para ser el mayor peligro del lugar.

ADELOPHTHALMUS

**Adelophthalmus granosus* Jordan & von Meyer, 1854*



Ilustración: Adelophthalmus en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL



Foto real del fósil: Ghedoghedo, CC BY-SA 3.0.

1. Nombre y significado. Adelophthalmus significa «sin ojo evidente»: une las voces griegas para «no visible» y «ojo». El nombre nació de un error de lectura del fósil: el primer ejemplar, el de la especie tipo *A. granosus*, parecía no tener ojos en el caparazón, y sus descriptores creyeron que el animal era ciego en vida. Hoy se sabe que esa ausencia era un artefacto de la conservación. El epíteto *granosus* alude al aspecto granuloso que la fosilización dio a algunos ejemplares.

2. Clasificación. Artrópodo quelicerado del orden Eurypterida, suborden Eurypterina, superfamilia Adelophthalmoidea y familia Adelophthalmidae, a la que da nombre. Es el género de euriptérido con más especies descritas: 33 se consideraban válidas en 2020, aunque la monografía de Lamsdell de 2025 retuvo 30. Varios géneros antiguos (*Lepidoderma*, *Anthraconectes*, *Polyzosternites*, *Glyptoscorpius*) son hoy sinónimos suyos.

3. Cuándo vivió. Desde el Devónico Inferior hasta el Pérmico Inferior: más de 120 millones de años de registro, el más largo de cualquier género de euriptérido conocido. En el Devónico ya estaba presente con especies como *A. sievertsi* (Emsiense), *A. waterstoni* (Frasniense) y *A. khakassicus* (Givetiense), y fue el único género de euriptéridos nadadores que sobrevivió desde el Devónico Medio hasta su desaparición en el Pérmico.

4. Dónde vivió. En cuatro continentes: América del Norte, Europa, Asia y Australia. Su expansión empezó pronto, con representantes devónicos en Siberia y Australia, y alcanzó una distribución casi mundial tras la unión del supercontinente Pangea en el Carbonífero y el Pérmico. Es uno de los poquísimos euriptéridos casi cosmopolitas.

5. Tamaño y peso. Un género de euriptéridos pequeños: las especies miden entre 4 cm (*A. douvillei*) y 32 cm (*A. khakassicus*). La especie tipo, *A. granosus*, rondaba los 15 cm. El peso no se ha estimado de forma fiable en la literatura consultada.

6. Anatomía. Cuerpo alargado y aerodinámico, con caparazón (prosoma) parabólico de borde estrecho, fijado por un pequeño mecanismo triangular con bisagra en la parte anterior. Los ojos son arriñonados, con los pequeños ocelos entre ellos o algo por detrás. El metastoma es ovalado, el primer segmento del opistosoma es corto y se estrecha hacia los lados, y el cuerpo termina en un telson largo y afilado en forma de aguja. La cutícula lleva una ornamentación de escamas diminutas, marca de la familia, y los segmentos abdominales llevan espolones laterales.

7. Armas y defensas naturales. No era un cazador de grandes presas: sus quelíceros (los apéndices frontales) eran pequeños. Sus defensas eran el propio exoesqueleto con escamas, los espolones de los segmentos abdominales y, sobre todo, su agilidad nadando. No hay evidencia de que el telson funcionara como un aguijón con veneno: era una aguja rígida, no un arma inyectora.

8. Sentidos. Vista: ojos laterales compuestos de forma arriñonada y ocelos centrales, cuya posición fue acercándose al centro del caparazón a lo largo de la evolución del grupo. Del resto de los sentidos no hay registro directo. Lo que la ciencia aún no sabe.

9. Cómo se movía. Nadaba con el sexto par de apéndices, transformado en palas anchas y finas; era un buen nadador, aunque probablemente pasaba buena parte del tiempo caminando sobre el fango con el resto de las patas.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Con quelíceros pequeños, lo más probable es que se alimentara de organismos diminutos: en los ambientes donde se conservó abundan ostrácodos y branquiópodos, candidatos razonables a formar parte de su dieta. También se ha propuesto que aprovechaba insectos caídos al agua, porque en los niveles con muchos euriptéridos los insectos fósiles escasean de forma llamativa.

11. Comportamiento. En la Formación Madera (Nuevo México), los adultos de *A. luceroensis* aparecen junto a grandes fragmentos de plantas en lagunas tranquilas, mientras que los juveniles vivían en zonas más bajas de la llanura deltaica, con agua más dulce y estable. Esa separación por edades, parecida a la de los cangrejos herradura actuales, protegía a las crías de los cambios bruscos de salinidad cuando las tormentas metían agua marina en las charcas.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe.

13. Reproducción y crías. No se han descrito puestas ni crías de forma directa. Se ha propuesto que los euriptéridos transferían el esperma en paquetes especiales que la hembra podía

conservar durante meses, lo que daría tiempo a buscar un lugar seguro para reproducirse, quizá moviéndose entre charcas. Es una hipótesis apoyada en la anatomía y en la separación entre adultos y juveniles en el registro fósil, no una observación cerrada.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe.

15. Depredadores, rivales y presas. En sus ambientes no se conocen depredadores directos confirmados, pero peces depredadores, anfibios y reptiles primitivos de su época son candidatos probables para un animal de pocos centímetros. Sus presas habrían sido invertebrados pequeños de estuarios y aguas dulces.

16. Adaptaciones. Su gran salto fue salir del mar: pasó de ambientes salobres a aguas dulces dominantes durante el Carbonífero. Y podía respirar aire: en *A. pyrrhae* se han observado, con microtomografía de rayos X, branquias en libro con trabéculas, estructuras que impiden que las láminas se peguen entre sí al respirar fuera del agua, muy parecidas a las de los arácnidos.

17. Evolución y parientes vivos. Fue el último género nadador de los euriptéridos y el más derivado de su familia; sus parientes cercanos fósiles son *Parahughmilleria* y *Nanahughmilleria*. No tiene descendientes directos: sus parientes vivos más próximos dentro de los quelicerados son los cangrejos herradura y, en sentido amplio, los arácnidos.

18. Descubridor del primer fósil. El primer ejemplar lo recogió en 1851 el paleontólogo alemán Hermann Jordan en un pozo ferroviario de Jägersfreude, cerca de Saarbrücken (Alemania). Lo describió tres años después, en 1854, junto a Hermann von Meyer, en la obra sobre los crustáceos de la formación hullera de Saarbrücken.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. El ejemplar tipo de *A. granosus* (MB.A. 890) se conserva en el Museo de Historia Natural de Berlín. La foto de esta ficha muestra un fósil de *A. imhofi* expuesto en el Museo Senckenberg de Fráncfort. También son clásicos los ejemplares de *A. mazonensis* de Mazon Creek (Illinois, EE. UU.).

20. Causa de su desaparición. El género sobrevivió a la extinción del Devónico tardío, que dejó a los euriptéridos casi solo en ambientes no marinos, y desapareció en el Pérmico Inferior. No hay una causa única demostrada: en la cuenca del Sarre, su desaparición local coincide con el alejamiento de la cuenca respecto al mar, lo que sugiere que incluso las especies de agua dulce necesitaban alguna conexión con ambientes marginales marinos.

21. Debate científico abierto. Adelophthalmus cumple todos los criterios de «taxón cajón de sastre»: muchas especies, distribución enorme, nombre antiguo y material a menudo fragmentario. Se debate si forma un grupo monofilético real o si debería dividirse en dos o tres géneros, y si *A. imhofi* es en realidad el sinónimo mayor de muchas especies carboníferas atribuidas al género.

22. Dato curioso. El género más longevo de los euriptéridos lleva el nombre de un malentendido: se llamó «sin ojo evidente» por un fósil que parecía ciego, cuando en realidad los ojos simplemente no se habían conservado.

AFRICANASPIS

**Africanaspis doryssa* Long, Anderson, Gess & Hiller, 1997*

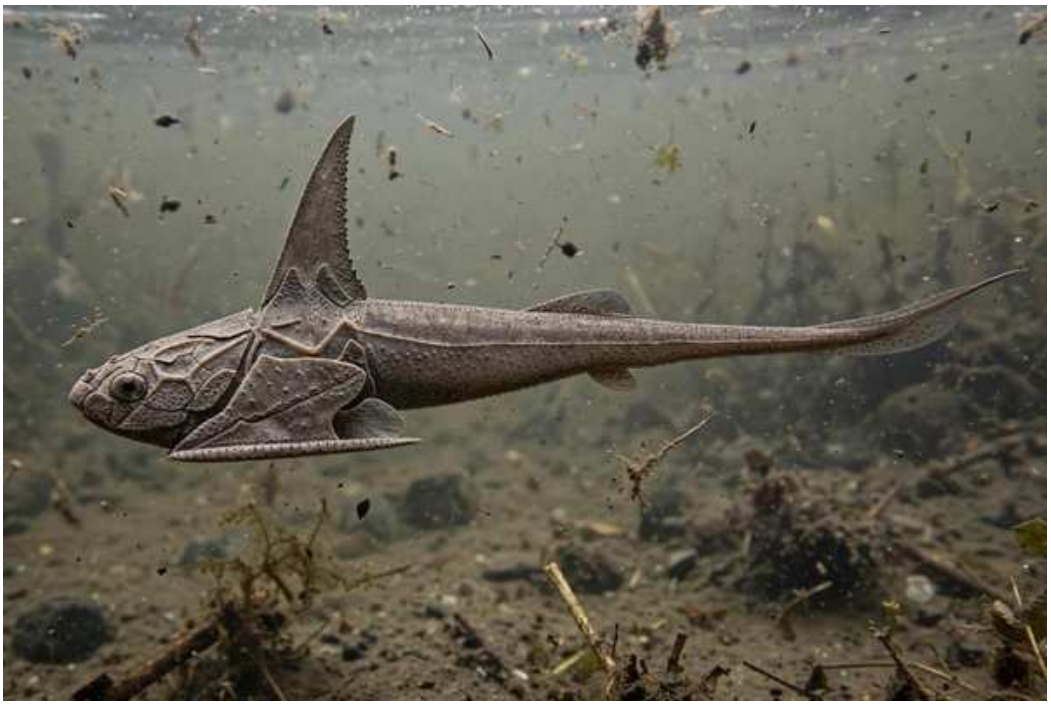


Ilustración: Africanaspis en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL



Foto real del fósil: Robert W. Gess y Kate M. Trinajstic, CC BY 4.0.

1. Nombre y significado. Africanaspis une «África» con la voz griega *aspis*, «escudo»: el escudo africano, por su coraza de placas y por su origen sudafricano. La especie tipo, *A. doryssa*, fue descrita en 1997; el género se conoce solo por dos especies.

2. Clasificación. Pez placodermo del orden Arthrodira, suborden Phlyctaenioidei, familia Groenlandaspididae. Cuenta con dos especies: *A. doryssa* (especie tipo, 1997) y *A. edmountaini* (descrita en 2017). Sus parientes más próximos dentro de la familia son *Groenlandaspis*, *Turrisaspis* y *Tiaraspis*, con los que comparte la placa dorsal media alta y estrecha.

3. Cuándo vivió. En el Devónico tardío, en el Fameniense final (hace unos 360 millones de años), en niveles de la Formación Witpoort (Grupo Witteberg, Supergrupo del Cabo).

4. Dónde vivió. Solo se conoce de un lugar: Waterloo Farm, cerca de Grahamstown (hoy Makhanda), en la provincia del Cabo Oriental, Sudáfrica. Era un estuario de alta paleolatitud, en el borde de Gondwana: aguas frías y salobres, protegidas por una barrera arenosa, con fuerte aporte de agua dulce. Un escenario polar para un pez acorazado.

5. Tamaño y peso. Era un placodermo pequeño. La literatura de referencia (Gess y Trinajstic, 2017) no publica una longitud total única para los adultos: lo que se conoce con precisión son las piezas, fotografiadas con escalas de 1 cm, y la serie de crecimiento completa, desde un recién nacido cuya coraza dorsal medía menos de 4 mm de longitud (con una placa dorsal media de unos 9 mm de altura) hasta los adultos presuntos. El peso no ha sido estimado.

6. Anatomía. Su firma es la placa dorsal media: única, alta y estrecha, más alta que larga, triangular en vista lateral y con una fila de dentículos puntiagudos en el borde trasero. El escudo cefálico era aproximadamente el doble de largo que el escudo del tronco en vista dorsal. La placa espinal es recta y larga, y tras la coraza el cuerpo se estrecha en una cola larga en forma de látigo, con una sola aleta dorsal baja y retrasada y una pequeña aleta anal. No tenía dientes verdaderos: mordía con placas dentales (supragnatales) cubiertas de dentículos.

7. Armas y defensas naturales. La coraza ósea de cabeza y tronco era su armadura principal. La placa dorsal media, alta y con el borde trasero dentado, y la larga placa espinal que sobresale por detrás del tronco, completaban un perfil difícil de tragar para un depredador de su tamaño.

8. Sentidos. Las órbitas son de tamaño intermedio, mayores en los juveniles que en los adultos, como es habitual en los vertebrados. El recorrido de los canales sensoriales de la línea lateral está bien documentado sobre las placas del cráneo, y las cápsulas óticas se han conservado en tres dimensiones. Además presentaba dos placas pineales con cúpulas y fosas, estructura que en los peces se asocia al sistema pineal, sensible a la luz.

9. Cómo se movía. Nadaba ondulando la larga cola tras la coraza rígida; la aleta dorsal única y retrasada y la aleta anal actuaban como estabilizadores. La forma exacta de la aleta caudal no se ha conservado en ningún ejemplar.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Lo que la ciencia aún no sabe con precisión. Por su anatomía de artrodiro con placas dentales dentadas se interpreta como un pez que se alimentaba en el estuario de presas pequeñas, pero no se han publicado contenidos estomacales ni presas asociadas de forma directa.

11. Comportamiento. Waterloo Farm funcionaba como una guardería: los juveniles de *A. doryssa* son más numerosos que los adultos, y la serie completa —recién nacidos, juveniles y adultos— indica que la especie vivía y se reproducía dentro del propio estuario. Es el primer caso documentado de guardería de artrodiros en un ambiente de aguas frías.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe.

13. Reproducción y crías. La estrategia reproductora sigue sin resolverse. Hay ejemplares recién nacidos, uno de ellos con una masa bajo el escudo cefálico que podría ser resto de vitelo. Gess y Trinajstic (2017) consideran concebible la fecundación interna con puesta de huevos, pero no descartan el nacimiento de crías vivas, conocido en otros artrodiros; tampoco se conoce dimorfismo sexual en el género.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe.

15. Depredadores, rivales y presas. Compartía el estuario con otros placodermos (*Groenlandaspis riniensis*, el más común, y *Bothriolepis africana*), con un tiburón primitivo (*Antarctilamna ultima*), un celacanto y un gran tristichoptérido parecido a *Hyneria*, el depredador mayor de aquel ecosistema. Africanaspis era, en cambio, un componente raro: solo el 8 % de los ejemplares de artrodiros del yacimiento.

16. Adaptaciones. Vivir y criar en un estuario frío de alta latitud, con salinidad variable por la mezcla de río y mar, es su adaptación mejor documentada: la mayoría de los placodermos conocidos son de mares tropicales o templados, y este género prosperaba cerca del círculo polar de su época.

17. Evolución y parientes vivos. Pertenece a los groenlandaspídidos, una familia que al final del Devónico había alcanzado distribución casi mundial, desde Gondwana hasta Laurusia. Los placodermos no dejaron descendientes vivos: son una rama temprana de los vertebrados con mandíbulas, y sus parientes actuales son, en sentido amplio, todos los demás vertebrados mandibulados.

18. Descubridor del primer fósil. Los primeros restos de peces de Waterloo Farm salieron a la luz con las obras de la carretera N2 en 1985. El género lo describieron en 1997 John A. Long, M. E. Anderson, Robert W. Gess y N. Hiller, a partir de placas del tronco; Robert Gess fue además el gran colector del yacimiento entre 1993 y 1995.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. El holotipo de *A. doryssa* es AM 5246, una placa dorsal media incompleta con placas asociadas. La foto de esta ficha muestra al ejemplar recién nacido AM 7503, completo. Otros ejemplares clave son el juvenil AM 5905 y los cráneos adultos AM 4907 y AM 5943. Todo el material se conserva en el Albany Museum de Grahamstown (Makhanda), Sudáfrica.

20. Causa de su desaparición. Africanaspis vivía en el último piso del Devónico. Al cierre del periodo, el evento de Hangenberg marcó el final de los placodermos como grupo: ningún placodermo ha sido confirmado en el Carbonífero.

21. Debate científico abierto. Durante veinte años el género se conoció solo por la coraza del tronco: los escudos cefálicos no se describieron hasta 2017. Ese mismo estudio demostró que parte de la variación atribuida al crecimiento era en realidad una segunda especie, *A. edmountaini*, y sigue debatiéndose si la familia debe separarse como tiaraspídidos o mantenerse dentro de los groenlandaspídidos.

22. Dato curioso. Su cabeza fue un misterio durante dos décadas: entre 1997 y 2017 nadie sabía qué cara tenía este pez, porque solo se habían encontrado las placas del tronco, y un escudo cefálico atribuido a un juvenil de *Groenlandaspis* resultó ser, en realidad, el primer cráneo conocido de *A. doryssa*.

AGLAOPHYTON

**Aglaophyton major* (Kidston & Lang, 1920) D.S. Edwards, 1986*



Ilustración: Aglaophyton en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL



Foto real del fósil: Jonathan Chen, CC BY-SA 4.0.

1. Nombre y significado. Aglaophyton es el nombre que Dianne Edwards creó en 1986 al separar esta planta del género *Rhynia*: la especie había sido descrita en 1920 como *Rhynia major*, pero su tejido conductor no era el de una planta vascular verdadera y merecía género propio. Nota de precisión: como *-phyton* es neutro, desde 2018 muchos autores escriben la especie como *Aglaophyton majus*, forma gramaticalmente más correcta que *major*.

2. Clasificación. Planta terrestre primitiva: embriofita del grupo de los polisporangiofitos, en posición intermedia entre los briofitos (musgos y aliados) y las plantas vasculares o traqueofitas.

Es un género de una sola especie, *A. major*, y en los análisis de Crane y colaboradores (2004) aparece como grupo hermano de las plantas vasculares. Su generación gametofita fue descrita con otro nombre, *Lyonophyton rhyniensis*, antes de reconocerse que era la misma planta.

3. Cuándo vivió. En el Devónico Inferior, en el piso Praguiense, hace unos 410 millones de años.

4. Dónde vivió. Solo se conoce de un lugar en el mundo: el sílex de Rhynie, en Aberdeenshire, Escocia. Crecía junto a fuentes termales ricas en sílice, en compañía de plantas vasculares primitivas como *Rhynia gwynne-vaughanii* y *Asteroxylon mackei*, antepasado de los licopodios actuales.

5. Tamaño y peso. Sus tallos medían hasta unos 6 mm de diámetro. La altura está en disputa declarada: Kidston y Lang la interpretaron como una planta erguida de hasta unos 50 cm, mientras que Edwards la reinterpretó como de porte rastrero, con ejes aéreos cortos de unos 15 cm. El peso no aplica a una planta de este tamaño y no ha sido estimado.

6. Anatomía. Tallos lisos, sin ornamento, de sección redonda, que se bifurcan en dos (dicotomía) con ángulos de hasta 90°. No tenía hojas ni raíces verdaderas: se anclaba con un rizoma rastrero del que salían penachos de rizoides, y sus ejes terminaban en esporangios elípticos de pared gruesa que al madurar se abrían por hendiduras en espiral. Dentro llevaba muchas esporas idénticas con marca trilete. Su cordón conductor central no era xilema verdadero: carecía de los engrosamientos secundarios de las traqueidas y se parecía más al sistema conductor (hidroma) de los esporofitos de los musgos.

7. Armas y defensas naturales. No se conoce ninguna estructura defensiva en esta planta: ni espinas, ni toxinas demostradas. Lo que la ciencia aún no sabe.

8. Sentidos. No aplica: una planta sin sistema nervioso. Lo que la ciencia aún no sabe en este apartado es cómo respondía a la luz y a la humedad a nivel celular, algo que el fósil no conserva.

9. Cómo se movía. No se movía: era un organismo fijo al suelo por su rizoma. Su «viaje» lo hacían las esporas, liberadas al abrirse los esporangios terminales y dispersadas por el viento y el agua de las charcas termales.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Fabricaba su alimento por fotosíntesis, como las plantas actuales. Pero, sin raíces, dependía de un socio: es una de las primeras plantas conocidas con micorrizas, hongos que formaban arbúsculos dentro de la corteza de sus tallos y le ayudaban a obtener agua y nutrientes del suelo, según demostraron Remy y colaboradores en 1994.

11. Comportamiento. Formaba rodales junto a las fuentes termales de Rhynie, mezclada con las demás plantas primitivas del yacimiento, en una de las primeras comunidades terrestres bien conservadas del planeta. Su ciclo vital alternaba dos generaciones de aspecto parecido: el esporofito descrito aquí y un gametofito también con rizoides, cutícula y estomas.

12. Comunicación. No aplica en el sentido animal. Las interacciones químicas con sus hongos micorrícicos existieron, pero su detalle es algo que la ciencia aún no sabe.

13. Reproducción y crías. Reproducción por esporas libres: el esporofito (diploide) producía meiosporas en los esporangios terminales, y de ellas nacía la generación gametofita, descrita formalmente como *Lyonophyton rhyniensis*. Es un ciclo diplohaplóntico, con alternancia de generaciones, intermedio entre el de los musgos y el de las plantas vasculares.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe: el sílex de Rhynie conserva la anatomía al detalle, pero no la edad de cada planta.

15. Depredadores, rivales y presas. No hay evidencia directa de herbivoría sobre esta especie concreta. En el mismo ecosistema vivían artrópodos terrestres primitivos y hongos parásitos y descomponedores, documentados en el sílex entrando en tejidos vegetales, pero atribuirles un papel concreto sobre Aglaophyton sería ir más allá del registro.

16. Adaptaciones. Su gran innovación fue la alianza con los hongos: sin raíces verdaderas, la micorriza le daba acceso al agua y a los nutrientes del suelo volcánico. Sumaba cutícula y estomas para no desecarse en tierra firme y un tejido conductor intermedio, más desarrollado que el de los horneofitos pero sin llegar a vaso verdadero.

17. Evolución y parientes vivos. Ocupa un peldaño clave: es grupo hermano de las plantas vasculares, un experimento de la evolución entre los musgos y las traqueofitas. No dejó descendientes directos conocidos; sus parientes vivos más cercanos en sentido amplio son los briofitos por un lado y todas las plantas vasculares por el otro.

18. Descubridor del primer fósil. La describieron en 1920 Robert Kidston y William H. Lang como *Rhynia major*, dentro de su serie clásica sobre las plantas del sílex de Rhynie. En 1986, Dianne S. Edwards reexaminó los ejemplares, demostró que no había tejido vascular verdadero y creó el género Aglaophyton para ella.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. Todo el material procede del sílex de Rhynie, conservado con detalle celular excepcional gracias a la silicificación termal. La foto de esta ficha muestra el ejemplar USNM 617426, expuesto en el Museo Nacional de Historia Natural del Smithsonian, en Washington D. C.

20. Causa de su desaparición. Solo se conoce de Rhynie y su linaje no dejó registro posterior al Praguiense. La causa concreta de su desaparición es algo que la ciencia aún no sabe: simplemente deja de aparecer, como otros linajes experimentales de las primeras floras terrestres.

21. Debate científico abierto. El debate histórico fue su identidad: durante más de sesenta años pasó por planta vascular (*Rhynia*), hasta que Edwards mostró que su tejido conductor era de tipo briofítico. Persisten la discusión sobre su altura y porte reales (erguida de unos 50 cm frente a rastrera de unos 15 cm) y la corrección del nombre específico, *major* frente a *majus*. Además, la planta de compresión española *Teruelia diezii* se ha propuesto como posible representante del mismo género fuera de Rhynie.

22. Dato curioso. Su socio hongo lleva con las plantas casi desde el principio: la micorriza de Aglaophyton, con unos 410 millones de años, está entre las asociaciones planta-hongo más antiguas demostradas, y su otra mitad, el gametofito, pasó décadas catalogada como una planta distinta con nombre propio.

AGONIATITES

**Agoniatites expansus* (Vanuxem, 1842)*



Ilustración: Agoniatites en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL



Foto real del fósil: Jonathan Chen, CC BY-SA 4.0.

1. Nombre y significado. Agoniatites es el género que Fielding Bradford Meek erigió en 1877 para unos de los ammonoideos más primitivos, los de sutura sencilla de tipo goniatítico. Su especie tipo es *A. expansus*, descrita originalmente como *Goniatites expansus* por Lardner Vanuxem en 1842 (designación de especie tipo fijada por Foord y Crick en 1897); el epíteto latino *expansus* significa «extendido, ancho», por su concha ancha y expandida.

2. Clasificación. Molusco cefalópodo de la subclase Ammonoidea, orden Agoniatitida y familia Agoniatitidae, a la que da nombre. La lista clásica del género incluye especies como *A. annulatus*,

A. bicanaliculatus, *A. costulatus*, *A. kayseri*, *A. nodiferus*, *A. obliquus*, *A. occultus* y *A. vanuxemi*, aunque las revisiones modernas (Korn y Klug, 2002) han reasignado parte del material histórico a otros géneros agoniatítidos.

3. Cuándo vivió. En el Devónico Medio, en los pisos Eifeliense y Givetiense, hace aproximadamente entre 397,5 y 385,3 millones de años.

4. Dónde vivió. Mares devónicos de Argelia, Canadá (Territorios del Noroeste), la República Checa, Marruecos, Rusia y Estados Unidos (Alaska, Nevada, Nueva York y Pensilvania). Una distribución amplia por los mares tropicales y templados de su época.

5. Tamaño y peso. Era grande para su tiempo: figura entre los ammonoideos de mayor tamaño del Devónico. Para el género se ha estimado una concha adulta de unos 300 mm de diámetro en los estudios de biología reproductiva de ammonoideos, muy por encima de los pocos centímetros habituales en los goniatites primitivos; otras especies del género eran menores. El peso en vida no ha sido estimado.

6. Anatomía. Concha externa enrollada en espiral plana (planispiral), de forma discoidal a globosa, lisa o con costillas suaves, dividida por dentro en cámaras separadas por tabiques (septos). La línea donde cada septo toca la pared externa, la sutura, es de tipo goniatítico: sencilla, con lóbulos y sillas sin dividir. Como en otros agoniatítidos, el sifúnculo (el cordón que recorre las cámaras) era ventral y de tipo retrocoanítico, herencia de sus antepasados nautiloideos. En los adultos, la abertura de la cámara de habitación se estrechaba al final del crecimiento. Del cuerpo blando no se conserva nada: la cabeza con ojos y tentáculos se reconstruye por comparación con otros cefalópodos.

7. Armas y defensas naturales. Su defensa era la propia concha: una armadura enrollada en la que el animal podía protegerse, con las cámaras internas como compartimentos estancos. No se conocen estructuras ofensivas conservadas; sus tentáculos se infieren, no se han fosilizado en este género.

8. Sentidos. No se han conservado ojos de Agoniatites. Por la anatomía general de los ammonoideos se reconstruye una cabeza con dos ojos bien desarrollados, pero para este género concreto es una inferencia. Lo que la ciencia aún no sabe en detalle.

9. Cómo se movía. Era un nadador activo del necton: la literatura lo clasifica como carnívoro nectónico de movimiento rápido. Se desplazaba por propulsión a chorro, expulsando agua por el embudo (hiponomo), y regulaba su flotación con el gas de las cámaras de la concha, a través del sifúnculo.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Carnívoro: cazaba o capturaba presas pequeñas en la columna de agua con los tentáculos, en la línea de otros cefalópodos con concha. Las presas concretas no están documentadas por contenidos estomacales en este género.

11. Comportamiento. Los ejemplares de *A. vanuxemi* de la caliza de Cherry Valley (Nueva York) aparecen en capas discretas a lo largo de su área, y se han interpretado como inmigrantes periódicos que llegaban a la zona en tiempos de subida del nivel del mar. Un solo bloque de esa caliza, conservado en el Museo del Estado de Nueva York, reunía 43 ejemplares medibles de esta especie, una instantánea de población poco común en ammonoideos devónicos.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe.

13. Reproducción y crías. Como todos los ammonoideos, crecía añadiendo cámaras a la concha y su concha embrionaria (ammonitela) era diminuta, de menos de 1 mm. Para el género se ha estimado una fecundidad del orden de 4.500 huevos por adulto, con huevos de unos 2,3 mm, cifras de los estudios comparados de biología reproductiva de ammonoideos: son estimaciones, no observaciones directas.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe: los septos permiten contar cámaras, pero no convertir ese número en años con seguridad para este género.

15. Depredadores, rivales y presas. Nadaba en mares con placodermos, tiburones primitivos y otros cefalópodos, candidatos razonables a depredar sobre un ammonoideo de concha fina, aunque no hay evidencia directa de depredación sobre este género. Sus presas habrían sido pequeños animales marinos, incluidos los juveniles planctónicos de otros ammonoideos.

16. Adaptaciones. La concha dividida en cámaras con gas era su sistema de flotación controlada, y la sutura goniatítica sencilla pero con más lóbulos que la de sus antepasados nautiloideos reforzaba la concha con poco material. Su tamaño, grande para un ammonoideo devónico, también lo situaba fuera del alcance de muchos bocados pequeños de su ecosistema.

17. Evolución y parientes vivos. Los agoniatítidos están en la base de la radiación de los ammonoideos: de formas como Agoniatites derivaron los goniatites posteriores, que prosperaron en el Carbonífero y el Pérmico. No quedan ammonoideos vivos; los estudios filogenéticos sitúan a los ammonoideos más cerca de los coleoideos actuales (calamares, sepias y pulpos) que del nautilo, el único cefalópodo vivo con concha externa.

18. Descubridor del primer fósil. El género lo creó el paleontólogo estadounidense Fielding Bradford Meek en 1877. La especie tipo había sido descrita décadas antes, en 1842, por Lardner Vanuxem como *Goniatites expansus*, a partir de material del Devónico del estado de Nueva York.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. La foto de esta ficha muestra un *A. expansus* (USNM 34060) expuesto en el Museo Nacional de Historia Natural del Smithsonian, en Washington D. C. En el Museo Nacional de Praga se exponen *A. obliquus* y *A. nodiferus* de Srbsko (República Checa), y el Museo del Estado de Nueva York conserva el bloque poblacional de *A. vanuxemi* de Cherry Valley.

20. Causa de su desaparición. El género no pasó del Devónico Medio: los agoniatítidos se registran hasta finales del Givetiense. Desapareció, por tanto, antes de las grandes crisis del Devónico tardío, y la causa concreta de su final es algo que la ciencia aún no sabe.

21. Debate científico abierto. La lista de especies del género ha cambiado con cada revisión: Korn y Klug (2002) reordenaron los agoniatítidos y movieron formas antes atribuidas a Agoniatites a géneros nuevos, así que las fronteras exactas del género siguen ajustándose. También se debate para qué servía la creciente complejidad de las suturas en los ammonoideos primitivos: ¿resistencia a la presión en aguas más profundas o mejor defensa frente a depredadores que intentaban aplastar la concha?

22. Dato curioso. Una de sus especies presume de exclusividad total: *A. vanuxemi* es el único ammonoideo encontrado en todo el Grupo Hamilton (Formación Mahantango) de Pensilvania y Nueva York. En esos mares devónicos, si salía un ammonoideo, era él.

AMPHIPORA

**Amphipora ramosa* (Phillips, 1841)*



Ilustración: Amphipora en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL



Foto real del fósil: Tomasz91, CC BY-SA 4.0.

1. Nombre y significado. Amphipora es el género que Schulz estableció en 1883 para unos fósiles de ramitas calcáreas perforadas por un canal central. Su especie tipo es *A. ramosa*: el epíteto latino *ramosa* significa «ramosa, llena de ramas», el resumen perfecto de su aspecto. Phillips la había descrito antes, en 1841, como *Caunopora ramosa*.

2. Clasificación. Esponja calcárea extinguida de la clase Stromatoporoidea, orden Amphiporida y familia Amphiporaidae, de la que es el género tipo. Los estromatoporoideos fueron durante mucho tiempo un enigma —se les relacionó con los corales— y hoy se interpretan como esponjas

con esqueleto calcáreo. La indefinición histórica del género es notable: sin holotipo conservado, se llegaron a nombrar unos 12 géneros parecidos a Amphipora y unas 175 especies entre todos ellos.

3. Cuándo vivió. Del Silúrico medio (¿Wenlock?) al Devónico Superior (Fameniense). Su momento de gloria fue el Frasniense, ya en el Devónico tardío, cuando se convirtió en constructor de arrecifes abundante y extendido justo cuando otros estromatoporoideos empezaban a declinar.

4. Dónde vivió. Por gran parte del hemisferio norte. Aunque la mayoría de los anfipóridos se concentraba en las aguas de la actual Asia, Amphipora logró una distribución amplia: Europa (Inglaterra, Alemania, Bélgica, Polonia, República Checa), Rusia y América del Norte, entre otras regiones, siempre en mares someros tropicales y templados.

5. Tamaño y peso. Cada «ramita» es diminuta: en *A. ramosa* las ramas miden de 1,5 a 2,5 mm de diámetro, con tramos de 5 a 15 mm entre bifurcaciones. Pero la colonia era otra escala: formaba praderas y biostromos —capas enteras hechas de sus ramas enredadas— que se siguen durante kilómetros en formaciones como la de Leduc (Alberta) o en Nevada y Utah. El peso de una colonia no ha sido estimado.

6. Anatomía. Cada rama es un cilindro calcáreo con un canal axial central (interpretado como canal astrorrizal) rodeado por una estructura interna de pilares que se abren hacia arriba y hacia fuera, envuelta en una funda externa a modo de armazón. El tejido es fibroso en sentido transversal, con una línea media oscura característica, y en algunas especies se añaden láminas o placas vesiculares perpendiculares al eje de crecimiento. No hay cáliz ni aberturas de coral: esa ausencia es una de las claves para distinguirlo de corales y briozoos ramificados.

7. Armas y defensas naturales. No tenía armas: su única defensa era el esqueleto calcáreo que la propia colonia segregaba, rama a rama, como las esponjas calcáreas actuales protegen su tejido blando con mineral.

8. Sentidos. No aplica como en los animales con sistema nervioso: era una esponja, sin ojos ni órganos sensoriales conocidos. Lo que la ciencia aún no sabe es el detalle de cómo el tejido vivo coordinaba el flujo de agua por la colonia.

9. Cómo se movía. No se movía: vivía fija al fondo, creciendo hacia arriba y bifurcándose. Una hipótesis histórica singular, la de Bogoyavlenskaya, propuso que los tallos rodaban lentamente sobre el sustrato como troncos, girando para recibir luz por todos lados; la mayoría de los estudios actuales interpretan las acumulaciones como colonias apenas removidas por las corrientes, no como rodadoras.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Como esponja, filtraba el agua: la hacía circular por sus canales internos y retenía las partículas alimenticias. Esa es la interpretación estándar para los estromatoporoideos; el detalle de su tejido blando no se ha conservado.

11. Comportamiento. Su comportamiento era construir en masa: praderas densas de ramas finas sobre los fondos carbonatados someros, a menudo como masas casi monoespecíficas. En esas «praderas de espagueti» la densidad y el grosor de los tallos variaban de capa en capa, reflejo de la estructura original de la comunidad y no solo del transporte por corrientes, según los estudios de los biostromos frasnienses de Nevada y Utah.

12. Comunicación. No aplica: sin sistema nervioso, no hay comunicación conocida entre los

individuos de la colonia. Lo que la ciencia aún no sabe.

13. Reproducción y crías. Lo que la ciencia aún no sabe para el género fósil: por su condición de esponja se infiere un ciclo con larvas nadadoras que se fijarían al fondo para fundar nuevas colonias, y crecimiento vegetativo por bifurcación de las ramas, pero nada de ello está observado directamente en Amphipora.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe: no hay forma de datar la edad de una colonia concreta a partir de sus ramas.

15. Depredadores, rivales y presas. No se conocen depredadores específicos documentados. Compartía los fondos y arrecifes con corales tabulados y rugosos, braquiópodos, briozoos y otros estromatoporoideos, con los que competía por el espacio en el fondo somero; las asociaciones fósiles de sus biostromos incluyen esa fauna acompañante habitual.

16. Adaptaciones. Su forma lo es todo: ramificarse en cientos de tallos finos multiplica la superficie de filtración sin gastar mucho material calcáreo, y le permitió dominar fondos donde los grandes constructores masivos ya declinaban. En el Frasniense, mientras otros grupos arrecifales perdían diversidad antes de la crisis de Kellwasser, los anfipóridos alcanzaron su máximo.

17. Evolución y parientes vivos. Los estromatoporoideos fueron los grandes constructores de arrecifes del Ordovícico al Devónico, y Amphipora representa su rama dendroide, en forma de matorral. El grupo desapareció por completo al final del Devónico; sus parientes vivos son las esponjas actuales, aunque ninguna esponja moderna construye esqueletos como los suyos.

18. Descubridor del primer fósil. John Phillips describió la especie en 1841 como *Caunopora ramosa*, a partir de calizas devónicas de Chudleigh y Babbacombe, en Devon (Inglaterra). En 1883, Schulz, trabajando con material similar de la región del Eifel (Alemania), erigió el género Amphipora tomando la especie de Phillips como tipo.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. Su historia tiene un hueco famoso: el holotipo de Phillips se perdió; Stearn lo buscó sin éxito en el Museo de Historia Natural de Londres y en Oxford en 1964 y, finalmente, seleccionó en 1997 un neotipo procedente de la cantera de Broadridge Wood, en Newton Abbot (Devon). Como fósil popular, sus capas de ramas —la «roca espagueti»— se ven en cortes y colecciones de medio mundo, desde la caliza de Jeffersonville (EE. UU.), donde *A. ramosa* define una zona fósil, hasta la caliza de Bolechowice (Polonia) de la foto de esta ficha.

20. Causa de su desaparición. Los estromatoporoideos en conjunto parecen haberse extinguido por completo en el evento de Hangenberg, al final del Fameniense, que cerró el Devónico y derrumbó los arrecifes de la época. Amphipora, que llega hasta el Fameniense, desapareció con ellos.

21. Debate científico abierto. El género se definió durante más de un siglo sin ejemplar tipo, por lo que sus fronteras han sido vagas: Stearn (1997) demostró que caracteres usados para separar géneros —presencia de pilares, grosor de la red esquelética, expresión del canal axial— varían incluso a lo largo de una misma rama, y pasó a sinonimia ocho géneros de anfipóridos. A ello se suma el viejo debate sobre la naturaleza del grupo (¿esponjas o celentéreos?) y la hipótesis de los tallos rodantes.

22. Dato curioso. En Alemania a sus fósiles los llaman *Nudelsalat*, «ensalada de fideos», y en

inglés *spaghetti rock*, «roca espagueti»: capas enteras de roca hechas de millones de ramitas de 2 mm enredadas, el arrecife construido con la pieza más pequeña imaginable.

ANARCESTES

**Anarcestes* Mojsisovics, 1882*



Ilustración: Anarcestes en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL



Foto real del fósil: [Ghedoghedo, CC BY-SA 4.0, vía Wikimedia Commons (ejemplar de Anarcestes lateseptatus fotografiado en el Museo de Historia Natural de Wiesbaden)].

1. Nombre y significado. Lo que la ciencia aún no sabe: el significado exacto que Mojsisovics quiso dar al nombre *Anarcestes* no quedó documentado en las fuentes consultadas. Lo que sí sabemos es que en 1882 este paleontólogo austriaco le puso nombre a uno de los primeros ammonoideos de la historia de la Tierra: un cefalópodo con concha enrollada que nadaba en los mares del Devónico cuando los peces apenas estrenaban mandíbulas.

2. Clasificación. Reino Animalia, filo Mollusca, clase Cephalopoda, subclase Ammonoidea, familia Anarcestidae (dentro de la superfamilia Anarcestaceae). El género lo erigió Mojsisovics en

1882, y el género *Clarkeoceras* Wedekind, 1918 se considera equivalente. Como la especie tipo no es segura en las fuentes consultadas, esta ficha cita solo el género con su autor y año.

3. Cuándo vivió. En el Devónico temprano y medio: las fuentes lo sitúan en los pisos Emsiense y Eifeliense, hace aproximadamente entre 407 y 387 millones de años. Es uno de los ammonoideos primitivos que aparecen justo después de que este grupo diera sus primeros pasos en el Devónico inferior.

4. Dónde vivió. Sus fósiles se han encontrado en Argelia, Canadá (Territorios del Noroeste), China, la República Checa, Kazajistán, Marruecos y España: una distribución amplísima que habla de un animal marino capaz de dispersarse por los océanos de su época.

5. Tamaño y peso. Lo que la ciencia aún no sabe con precisión: las fuentes consultadas no publican un rango de tamaño verificado para el género. Los ejemplares de museo, como el de la foto de esta ficha, son conchas discoidales de escala centimétrica, pero no se localizó una medida máxima confirmada, y el peso del animal vivo es inestimable.

6. Anatomía. Su concha era gruesamente discoidal, con un ombligo ancho y perforado (se podía ver a través del centro de la espiral) y un lóbulo lateral de tamaño y posición variables. El enrollamiento, según la especie, era girocónico o evoluto: las vueltas apenas se tocaban o ni siquiera llegaban a tocarse. Las suturas —las líneas donde los tabiques internos se unían a la concha— eran onduladas pero bastante rectas, y la sección de cada vuelta era ovalada. Dentro de la concha, el animal ocupaba la última cámara y las demás servían para regular la flotación.

7. Armas y defensas naturales. No tenía armas conocidas. Su defensa era la propia concha enrollada, dentro de la cual podía recogerse, y la capacidad de ajustar su flotabilidad llenando o vaciando las cámaras internas para subir o bajar en la columna de agua.

8. Sentidos. Lo que la ciencia aún no sabe en detalle: por parentesco con los cefalópodos actuales y con el nautilo, se infiere que tenía ojos capaces de percibir luz y movimiento, y tentáculos sensibles al tacto y a las sustancias disueltas en el agua, pero ningún órgano de los sentidos de *Anarcestes* se ha conservado.

9. Cómo se movía. Nadaba como los demás cefalópodos: expulsando agua a chorro por un embudo (el hipónomo) para impulsarse, y ajustando el gas y el líquido de las cámaras de la concha para mantenerse a la profundidad deseada sin gastar energía.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Lo que la ciencia aún no sabe de forma directa: por su parentesco con otros ammonoideos y con los cefalópodos actuales, se le supone un cazador oportunista de pequeños animales marinos que atrapaba con los tentáculos cerca del fondo o en aguas abiertas. No se conservan restos de su aparato bucal ni contenidos que lo confirmen para este género.

11. Comportamiento. Lo que la ciencia aún no sabe: no hay evidencia directa de si vivía solo o en grupos. Su amplia distribución geográfica sugiere que al menos alguna fase de su vida se dispersaba muy bien con las corrientes, como ocurre con las crías planctónicas de muchos cefalópodos.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe: no hay ninguna evidencia de comunicación en este género, y su cuerpo blando no se fosilizó.

13. Reproducción y crías. Lo que la ciencia aún no sabe para este género en concreto. Por

parentesco con los cefalópodos actuales, lo esperable es que pusiera huevos de los que salían crías diminutas ya provistas de una conchita inicial, pero no se ha descrito material que lo demuestre en *Anarcestes*.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe: ningún estudio consultado mide cuánto vivía un *Anarcestes*.

15. Depredadores, rivales y presas. Compartía los mares devónicos con grandes nautiloideos, placodermos acorazados y otros cefalópodos, que son sus depredadores más plausibles. Sus presas probables eran pequeños invertebrados marinos, aunque esto es una inferencia por parentesco, no un dato directo del fósil.

16. Adaptaciones. La combinación de concha evoluta con ombligo ancho y perforado y suturas todavía sencillas, onduladas y casi rectas, lo convierte en una foto fija de la evolución temprana de los ammonoideos: el diseño que después daría formas con suturas cada vez más complejas ya estaba en marcha.

17. Evolución y parientes vivos. Es un ammonoideo primitivo, uno de los primeros capítulos de un grupo que dominaría los mares durante más de 300 millones de años. Los ammonoideos desaparecieron por completo; sus parientes vivos más cercanos son los calamares, las sepias y los pulpos, y de forma más lejana el nautilo, el último cefalópodo actual con concha externa enrollada.

18. Descubridor del primer fósil. El género lo nombró Edmund von Mojsisovics en 1882. Las fuentes consultadas no detallan quién recogió el primer ejemplar concreto, así que ese dato queda como lo que la ciencia aún no sabe en esta pasada.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. La foto de esta ficha es un ejemplar de *Anarcestes lateseptatus* expuesto en el Museo de Historia Natural de Wiesbaden (Alemania), con la concha conservada con un brillo metálico dorado por su mineralización. Hay material del género repartido por colecciones de Europa, el norte de África y Asia, procedente de yacimientos clásicos del Devónico de Marruecos, la República Checa y España.

20. Causa de su desaparición. Lo que la ciencia aún no sabe: su registro llega hasta el Eifeliense (Devónico medio) y después el género deja de aparecer, sin que las fuentes consultadas documenten una causa concreta para su desaparición concreta, anterior a las grandes crisis de finales del Devónico.

21. Debate científico abierto. La delimitación del género sigue en revisión: *Clarkeoceras* Wedekind, 1918 se trata como equivalente, y géneros próximos como *Paranarcestes*, *Sellanarcestes*, *Subanarcestes* y *Werneroceras* se separan o se agrupan según el criterio de cada especialista, porque el lóbulo lateral varía mucho en tamaño y posición incluso dentro del propio género.

22. Dato curioso. Su ombligo era tan ancho y abierto que la concha parecía un disco con un agujero en el centro: en los ejemplares bien conservados se puede mirar a través de la espiral, algo imposible en los ammonites posteriores de enrollamiento apretado.

ARCHAEOPTERIS

**Archaeopteris* Dawson, 1871*



Ilustración: Archaeopteris en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL



Foto real del fósil: [Daderot, dominio público, vía Wikimedia Commons (ejemplar de Archaeopteris hibernica del National Museum of Natural History, Smithsonian Institution, Washington D. C.)].

1. Nombre y significado. Del griego antiguo *archaīos* (antiguo) y *ptéris* (helecho): «el helecho antiguo». John William Dawson lo describió en 1871 creyendo que era un helecho, y el error duró más de un siglo: en realidad era la copa de un árbol con madera verdadera.

2. Clasificación. Reino Plantae, traqueófita, clase Progymnospermopsida, orden Archaeopteridales, familia Archaeopteridaceae. Las progimnospermas son un grupo extinguido de plantas leñosas con esporas, más cercano a las plantas con semilla que a los helechos, aunque se reproducía con esporas y no con semillas. Como la especie tipo no es segura en las fuentes

consultadas, esta ficha cita solo el género con su autor y año.

3. Cuándo vivió. Del Devónico superior al Carbonífero inferior: se encuentra en estratos de hace unos 382 a 323 millones de años, y sus fósiles más antiguos rondan los 385 millones de años. Fue el árbol dominante de los primeros bosques de la Tierra.

4. Dónde vivió. Tuvo distribución mundial: aparece en todos los continentes, incluso en lo que entonces era el círculo polar antártico (la especie *Archaeopteris notosaria* se identificó en el yacimiento de Waterloo Farm, en la actual Sudáfrica). Prefería los suelos húmedos, cerca de los ríos y en los bosques de llanura de inundación.

5. Tamaño y peso. Los árboles de este género alcanzaban habitualmente unos 24 m de altura según la reconstrucción clásica de Beck, con estimaciones de hasta unos 30 m para los mayores, y troncos que en algunas especies superaban 1,5 m de diámetro. El peso de un ejemplar adulto no se puede medir, pero un tronco de ese grosor con madera densa habría pesado varias toneladas.

6. Anatomía. Combinaba piezas que hoy no conviven en ninguna planta: un tronco de madera verdadera parecida a la de las coníferas (el fósil de esa madera se llamó durante décadas *Callixylon*), con cambium vascular capaz de crecer en grosor sin límite, y una copa de grandes frondas como las de los helechos, densamente cubiertas de folíolos en forma de abanico. Las ramas nacían en espiral, con una estipula bifurcada en la base, y dentro de cada rama los brotes foliados se disponían opuestos en un solo plano. En las ramas fértiles, parte de las hojas se sustituía por esporangios, las cápsulas productoras de esporas. También desarrolló raíces profundas, mucho más allá de los rizomas superficiales de las plantas anteriores.

7. Armas y defensas naturales. Una planta no tiene armas, pero *Archaeopteris* tenía defensas de árbol moderno: corteza y madera dura, gran altura para poner su copa fuera del alcance de los herbívoros del suelo y, según la evidencia, la capacidad de desprender frondas enteras de una vez, quizá de forma estacional.

8. Sentidos. Una planta no tiene sentidos como los de un animal; lo que sí tenía era una copa extraordinariamente optimizada para captar la luz: en algunas especies los folíolos se orientaban y daban forma para no hacerse sombra unos a otros, como un panel solar viviente del Devónico.

9. Cómo se movía. No se movía: echaba raíces profundas y pasaba toda su vida en el mismo sitio. Lo que viajaba eran sus esporas, arrastradas por el viento y el agua, capaces de fundar bosques nuevos a gran distancia.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Fabricaba su propio alimento con la fotosíntesis: captaba la luz con su gran paraguas de frondas y tomaba agua y sales del suelo húmedo con su sistema de raíces profundas, uno de los primeros capaces de sostener un crecimiento tan alto.

11. Comportamiento. Formaba bosques enteros y se convirtió muy rápido en el árbol dominante de todas las tierras habitables de su época. Su hojarasca caía a los ríos y alimentaba las corrientes, y su sombra y sus raíces transformaban el suelo y el paisaje allá donde crecía.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe: no hay forma de estudiar señales entre plantas fósiles. Sí se sabe que sus ramas incluían yemas latentes adventicias, como las de los árboles actuales, capaces de brotar y convertirse en raíces o en ramas nuevas según lo que la planta necesitara.

13. Reproducción y crías. Se reproducía liberando esporas, no semillas. Algunas especies, como

Archaeopteris halliana, eran heterospóreas: producían dos tipos de esporas, grandes y pequeñas, un paso temprano en el camino evolutivo hacia la reproducción por semilla. Cada espora podía germinar y dar una planta nueva junto a los ríos.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe con cifras: su madera con crecimiento secundario continuo indica un árbol perenne y longevo para su época, capaz de vivir muchos años sumando anillos de madera, pero ningún estudio consultado fija una edad máxima.

15. Depredadores, rivales y presas. No cazaba nada: sus «rivales» eran las demás plantas que competían por la luz, y sus posibles consumidores, los primeros animales terrestres que mordisqueaban la vegetación devónica. Su mayor presión no era un depredador, sino la competencia por el espacio junto al agua.

16. Adaptaciones. Reunió el paquete completo del árbol moderno antes que nadie: madera verdadera con cambium, yemas reforzadas en las uniones de las ramas, raíces profundas, copa optimizada para la luz y posible caída estacional de frondas enteras. Con ese equipo pasó de ser una planta más a dominar los bosques del planeta.

17. Evolución y parientes vivos. Pertenece a las progimnospermas, interpretadas como parientes lejanos de las gimnospermas. No tiene descendientes directos vivos, pero su linaje está en la base de las plantas con semilla: las coníferas actuales heredaron ese mundo de bosques que *Archaeopteris* estrenó. Hasta el descubrimiento de *Wattieza* en 2007, muchos científicos lo consideraban el árbol más antiguo conocido.

18. Descubridor del primer fósil. John William Dawson describió el género en 1871 a partir de las frondas fósiles. En 1911 el paleontólogo ruso Mikhail D. Zalessky describió la madera petrificada *Callixylon* sin saber que era el tronco de la misma planta; fue Charles B. Beck quien en los años sesenta demostró que las hojas *Archaeopteris* y la madera *Callixylon* eran un solo organismo.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. La foto de esta ficha es un ejemplar de *Archaeopteris hibernica* del National Museum of Natural History (Smithsonian, Washington D. C.). También son célebres las rondas pulidas de madera permineralizada de *Callixylon whiteanum* del Devónico superior de Ada (Oklahoma) y las frondas de *Archaeopteris macilenta* de la Formación Walton de Hancock (Nueva York), que sirvieron para reconstruir el árbol completo.

20. Causa de su desaparición. Desapareció poco después del límite entre el Devónico y el Carbonífero, en el contexto de las crisis ambientales del Devónico tardío que también golpearon a los arrecifes y a muchos grupos marinos. Los especialistas debaten cuánto contribuyó el propio éxito de los bosques —que alteraron los suelos, los ríos y el clima— a aquella crisis.

21. Debate científico abierto. El debate histórico ya se cerró (hojas y madera son la misma planta), pero sigue abierta la discusión sobre su papel en la extinción del Devónico tardío: su hojarasca nutrió los ríos e hizo explotar la diversidad de peces de agua dulce, y sus raíces profundas cambiaron la química de los suelos para siempre; cuánto de la crisis posterior fue consecuencia de esa revolución verde sigue discutiéndose.

22. Dato curioso. Su nombre se parece al de *Archaeopteryx*, el primer ave emplumada famosa, pero aquí «pteris» no habla de alas ni de plumas: habla de helechos. Es el árbol que fue helecho durante cien años en los libros, hasta que Beck unió las piezas.

ASTEROLEPIS

**Asterolepis ornata* Eichwald, 1840*



Ilustración: Asterolepis en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL



Foto real del fósil: [Ghedoghedo, CC BY-SA 3.0, vía Wikimedia Commons (fósil de Asterolepis maxima fotografiado en el Museo de Paleontología de Tubinga)].

1. Nombre y significado. Del griego *aster* (estrella) y *lepis* (escama): «escama de estrella». Karl Eduard Eichwald lo nombró en 1840 al fijarse en las marcas en forma de estrella que cubrían las placas de los primeros fósiles. El nombre le sienta bien: su coraza estaba salpicada de tubérculos estrellados.

2. Clasificación. Reino Animalia, filo Chordata, clase Placodermi, orden Antiarchi, familia Asterolepididae. Los antiarcos son uno de los grupos más basales de peces con mandíbulas, y *Asterolepis* es uno de sus géneros clásicos. Tuvo un sinónimo temprano, *Chelonichthys* Agassiz,

1844, abandonado cuando se comprobó que era el mismo género.

3. Cuándo vivió. En el Devónico, sobre todo en el Devónico medio, con registros que llegan al Devónico superior: hay material eifeliense en Canadá (Formación Blue Fiord, Nunavut) y frasniense inferior en Rusia, y especies como *A. chadwiki* ampliaron su rango hasta el Frasniense de Nueva York.

4. Dónde vivió. En Europa, Norteamérica y Sudamérica: Escocia y el resto del Reino Unido, Rusia, Letonia, Bélgica, Canadá, Estados Unidos y Colombia (Formación Cuche, Boyacá), entre otros lugares. Vivía en el fondo de aguas dulces y costeras, en ambientes que incluyen lagunas y areniscas de antiguos ríos y lagos.

5. Tamaño y peso. Era un placodermo mediano de cuerpo en forma de caja: se han documentado ejemplares de *Asterolepis ornata* de unos 50 cm de longitud, y la especie *Asterolepis maxima* hace honor a su nombre con placas de gran tamaño. El peso no se puede calcular con fiabilidad a partir de las placas conservadas.

6. Anatomía. Su cabeza plana y su tórax estaban encerrados en una coraza de placas dérmicas entrelazadas que le daba un aspecto de caja blindada: placa media dorsal anterior y posterior, placas laterales y ventrolaterales, y un escudo cefálico completo con placa nucal y anillo esclerótico para los ojos. Las aletas pectorales eran únicas: estaban articuladas como pequeños brazos y también iban acorazadas con series de placos (centrales, marginales medias y laterales). No tenía aletas pélvicas ni anal; la cola, cubierta de escamas ganoides, llevaba la aleta caudal y una aleta dorsal. Por dentro, el endocráneo y la cintura eran cartilaginosos, y conservaba rasgos primitivos como el cartílago de Meckel.

7. Armas y defensas naturales. Su arma era pasiva: una coraza ósea gruesa y tuberculada sobre cabeza y tórax, difícil de atravesar para cualquier boca del Devónico. Las aletas pectorales acorazadas y articuladas le servían además para apoyarse y empujarse sobre el fondo.

8. Sentidos. Los ojos y las fosas nasales se abrían en la parte superior del escudo cefálico, dentro de una cavidad orbito-nasal en forma de gafas; el agua entraba por las narinas hasta los sacos nasales, así que el olfato trabajaba aunque el pez estuviera posado en el fango. Las fuentes lo describen como un pez de vista muy limitada, casi ciego, que se guiaba sobre todo por el olfato y por las líneas de fosas sensoriales marcadas en sus placas, conectadas con el conducto endolinfático.

9. Cómo se movía. Era un nadador de fondo torpe y pesado: avanzaba con la cola escamada y se ayudaba de las aletas pectorales articuladas para «caminar» y arrastrarse sobre el sustrato, y probablemente también para semienterrarse en el sedimento.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Era un detritívoro bentónico: pasaba el día sobre el fondo removiendo y aprovechando la materia orgánica depositada, con la boca en la parte baja de su cabeza plana, hecha para comer sin levantarse del suelo.

11. Comportamiento. Vida de fondo, tranquila y blindada: posado sobre la arena o el fango de ríos, lagos y lagunas, filtrando su jornada entre detritos. Los juveniles estudiados en la cantera de Lode (Letonia) muestran que los pequeños ya nacían con la cola cubierta de escamas diminutas y redondeadas, y que algunas piezas de sus aletas pectorales aún estaban fusionadas y se separaban al crecer.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe: no hay evidencia de sonidos, señales visuales

ni ninguna otra forma de comunicación en este género.

13. Reproducción y crías. Lo que la ciencia aún no sabe en detalle para *Asterolepis*: no se han descrito huevos ni embriones de este género. En antiarcos emparentados como *Bothriolepis* y *Microbrachius* hay evidencia de fecundación interna, pero trasladarla a *Asterolepis* sería una suposición, no un dato.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe: nadie ha medido cuánto vivía un *Asterolepis*.

15. Depredadores, rivales y presas. Sus presas eran los detritos y los pequeños organismos del fondo. Como rival y como amenaza tenía a los demás placodermos y a los grandes peces depredadores del Devónico, frente a los que su única respuesta era la coraza y quedarse pegado al fondo.

16. Adaptaciones. El diseño antiarco llevado a su extremo: coraza en caja, aletas pectorales convertidas en «brazos» acorazados con articulación, ojos y narinas en el techo del cráneo para vigilar y oler sin exponer el vientre, y una ornamentación de tubérculos estrellados que da nombre a toda su familia, Asterolepididae.

17. Evolución y parientes vivos. Los placodermos desaparecieron por completo y no dejaron descendientes directos. *Asterolepis* pertenece a la rama más basal de los vertebrados con mandíbulas, así que su anatomía —con rasgos que comparte con otros gnatostomados primitivos— es una ventana a cómo se armaron las primeras mandíbulas. Sus géneros hermanos son *Microbrachius* y *Pterichthyodes*.

18. Descubridor del primer fósil. Karl Eduard Eichwald (citado como M. Eichwald) nombró el género en 1840 a partir de las marcas estrelladas de los fósiles. En 1844 Agassiz lo describió con otro nombre, *Chelonichthys*, hasta que unos ejemplares excelentes de la Arenisca Roja Antigua de Rusia, enviados por el profesor Asmus de Dorpat al British Museum, permitieron reconocer que era el mismo pez y que mandaba el nombre de Eichwald.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. La foto de esta ficha es un fósil de *Asterolepis maxima* del Museo de Paleontología de Tubinga (Alemania). Los ejemplares de *Asterolepis ornata* de la cantera de Lode (Letonia) son los más estudiados del mundo: de ellos salió la descripción detallada de su cavidad orbito-nasal. El *Asterolepis* de Stromness (Escocia) fue presentado en su día como el organismo más antiguo de su sistema geológico, y *A. chadwiki* fue el primer registro del género en Norteamérica.

20. Causa de su desaparición. El género desaparece del registro antes del final del Devónico, y el grupo entero de los placodermos dejó de existir en la crisis del final del periodo (evento Hangenberg, hace unos 359 millones de años), que cerró la era de los peces acorazados. La causa concreta de la desaparición de este género no está documentada.

21. Debate científico abierto. La función exacta de sus «brazos» acorazados sigue debatiéndose: ¿servían para caminar sobre el fondo, para enterrarse, para sujetarse en la corriente o para todo a la vez? También se discute su dieta al detalle, porque aunque se le clasifica como detritívoro bentónico, géneros hermanos han sido descritos como carnívoros, y la frontera entre ambas estrategias en los antiarcos no está cerrada.

22. Dato curioso. Los primeros naturalistas no sabían ni a qué grupo pertenecía: sus placas rotas se confundieron con restos de tortuga, y por eso Agassiz lo llamó *Chelonichthys*, «pez tortuga»,

antes de que las estrellitas de su coraza impusieran el nombre definitivo.

ATRYPA

**Atrypa reticularis* (Linnaeus, 1758) Dalman, 1828*



Ilustración: Atrypa en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL

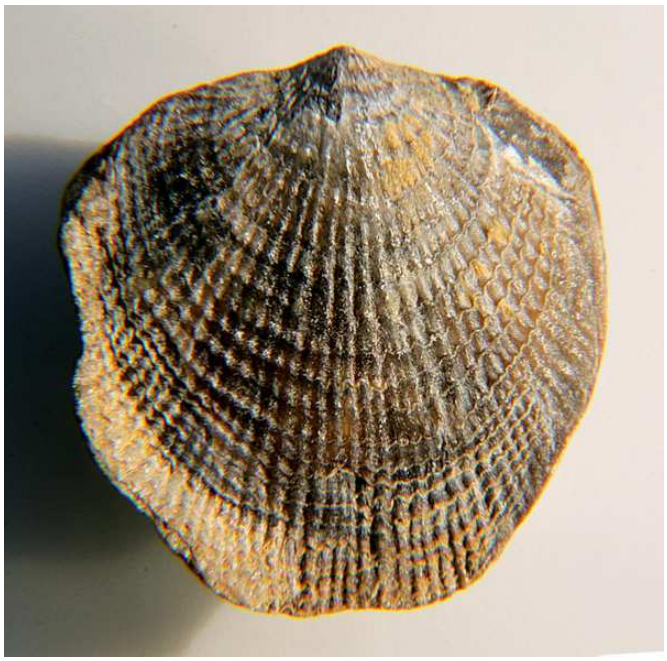


Foto real del fósil: [Dwergenpaartje, CC BY-SA 3.0, vía Wikimedia Commons (Atrypa cf. reticularis de 26 mm, Formación Junkerberg, cerca de Gondelsheim, Eifel, Alemania, Devónico medio, Eifeliense)].

1. Nombre y significado. Del griego *a-* (sin) y *trypa* (agujero, perforación): «sin perforación», porque su concha carece de la interárea y del foramen peduncular típicos de otros braquiópodos. Dalman erigió el género en 1828, y su especie tipo es *Anomia reticularis* Linnaeus, 1758, descrita originalmente por Linneo entre las «conchas» de su sistema.

2. Clasificación. Reino Animalia, filo Brachiopoda, clase Rhynchonellata, orden Atrypida, familia Atrypidae. Es el atrípido clásico: el género que da nombre a todo un orden de braquiópodos que dominó los mares del Silúrico y aguantó hasta bien entrado el Devónico.

3. Cuándo vivió. Desde el Silúrico inferior tardío (Telychiense) hasta el Devónico superior temprano (Frasniense): más de 50 millones de años de registro. En este Libro 5 interesa su capítulo devónico, cuando aún tapizaba los fondos marinos antes de la crisis del final del Frasniense.

4. Dónde vivió. Era cosmopolita: se encuentra en ambientes marinos diversos de Europa, Norteamérica, Asia y más regiones, desde plataformas carbonatadas hasta fondos fangosos. La foto de esta ficha procede del Eifel alemán, una de las regiones clásicas del Devónico europeo.

5. Tamaño y peso. Una concha pequeña que cabe en la uña del pulgar: el ejemplar de la foto mide 26 mm a lo largo del eje, y las especies del género se mueven en ese orden de pocos centímetros (hay formas suecas que rondan los 35 mm de media). El peso del animal vivo, con su cuerpo blando dentro de la concha, sería de apenas unos gramos.

6. Anatomía. Concha redonda a cortamente ovalada, cubierta de muchas costillas radiales finas (costae) que se bifurcan hacia el borde, cruzadas por líneas de crecimiento perpendiculares y dos o tres veces más espaciadas. La valva peduncular es poco convexa y tiende a aplanarse o incluso a hacerse ligeramente cóncava hacia el margen anterior; la valva braquial, en cambio, es muy convexa. No hay interárea en ninguna de las dos valvas. Dentro, un braquidio en espiral sostenía el lofóforo, su órgano filtrador.

7. Armas y defensas naturales. Sin armas: su defensa era la concha dura de calcita, cerrarse por completo y vivir fijo al fondo, bien sujeto con su pedúnculo, en bancos densos donde un individuo más era difícil de arrancar.

8. Sentidos. Sin ojos ni órganos sensoriales complejos conocidos: como braquiópodo, percibiría su entorno por el borde del manto y por la sensibilidad química y táctil de los cilios de su lofóforo, atento a las corrientes que le traían comida.

9. Cómo se movía. El adulto no se movía: era sésil y pasaba la vida anclado al sustrato por el pedúnculo. Solo la larva nadaba libremente durante un breve periodo antes de fijarse al fondo y empezar a fabricar su concha.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Era un filtrador: abría ligeramente las valvas y hacía circular el agua sobre el lofóforo, una estructura de tentáculos ciliados sostenida por el braquidio espiral, que atrapaba el fitoplancton y las partículas orgánicas en suspensión.

11. Comportamiento. Formaba agregaciones densas sobre el fondo marino, a veces tan abundantes que sus conchas caracterizan niveles enteros de roca. En el Devónico compartía esos bancos con corales, briozoos y otros braquiópodos, en los mismos mares donde nadaban placodermos como *Asterolepis*.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe: no hay ninguna evidencia de comunicación entre individuos de este género.

13. Reproducción y crías. Lo que la ciencia aún no sabe en detalle para este género. Por el patrón general de los braquiópodos, lo esperable es que liberara los gametos al agua y que de la fecundación saliera una larva nadadora que, tras dispersarse, se fijaba al fondo para fundar un adulto nuevo.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe: las líneas de crecimiento de la concha registran su historia, pero ningún estudio consultado convierte ese registro en una edad máxima

para el género.

15. Depredadores, rivales y presas. No cazaba: sus «presas» eran partículas microscópicas en suspensión. Sus rivales eran los demás filtradores fijos que competían por el mismo espacio en el fondo, y sus enemigos, los animales bentónicos capaces de romper o arrancar conchas, además de las propias crisis ambientales que periódicamente arrasaban los bancos.

16. Adaptaciones. El paquete atrípido al completo: concha sin interárea con costillas finas que se multiplican al crecer, valva braquial muy convexa que da espacio al cuerpo, y un braquidio en espiral que sostiene un lofóforo enorme en relación con su tamaño. Un diseño filtrador tan eficaz que funcionó durante más de 50 millones de años.

17. Evolución y parientes vivos. *Atrypa* pertenece a los rinconeliformes, la gran rama de braquiópodos articulados. El orden Atrypida desapareció en el Devónico, pero los braquiópodos como grupo sobreviven hoy en mares fríos y profundos, con el mismo plan corporal de dos valvas y lofóforo que ya usaba *Atrypa*.

18. Descubridor del primer fósil. El género lo estableció Johan Wilhelm Dalman en 1828. La especie tipo la había descrito Linneo en 1758 como *Anomia reticularis*, y en 1948 Frances E. S. Alexander eligió su lectotipo entre los sintipos conservados en la colección linneana, fijando para siempre qué es exactamente *Atrypa reticularis*.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. La foto de esta ficha es un ejemplar de *Atrypa* cf. *reticularis* de la Formación Junkerberg (Eifeliense) de Gondelsheim, en el Eifel alemán, fotografiado por Dwergenpaartje. El material clásico de Gotland (Suecia) es la referencia mundial de la especie tipo, y las colecciones de museos de toda Europa y Norteamérica guardan miles de conchas devónicas de este género, uno de los fósiles más comunes del periodo.

20. Causa de su desaparición. El género llega hasta el Frasniense temprano, y el orden Atrypida al completo dejó de existir al final del Frasniense, en la crisis de Kellwasser (hace unos 372 millones de años), uno de los grandes eventos de extinción del Devónico tardío que también derrumbó los arrecifes de la época.

21. Debate científico abierto. Durante más de un siglo, «*Atrypa reticularis*» se usó como nombre comodín para decenas de formas parecidas de todo el mundo. Las revisiones modernas (como la de Copper) demostraron que la verdadera *A. reticularis* en sentido estricto es mucho más restringida —clásica de un horizonte de Gotland— y que buena parte del material atribuido al género en colecciones antiguas pertenece en realidad a otros géneros y especies de atrípidos. La limpieza de ese cajón de sastre sigue en curso.

22. Dato curioso. Hay un ejemplar devónico alemán esperándote en la foto de esta ficha que mide exactamente 26 mm: tras más de 380 millones de años enterrado en el Eifel, su concha conserva las costillas finas como si hubiera dejado de filtrar ayer mismo.

BARAGWANATHIA

**Baragwanathia longifolia* Lang & Cookson, 1935*



Ilustración: Baragwanathia en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL

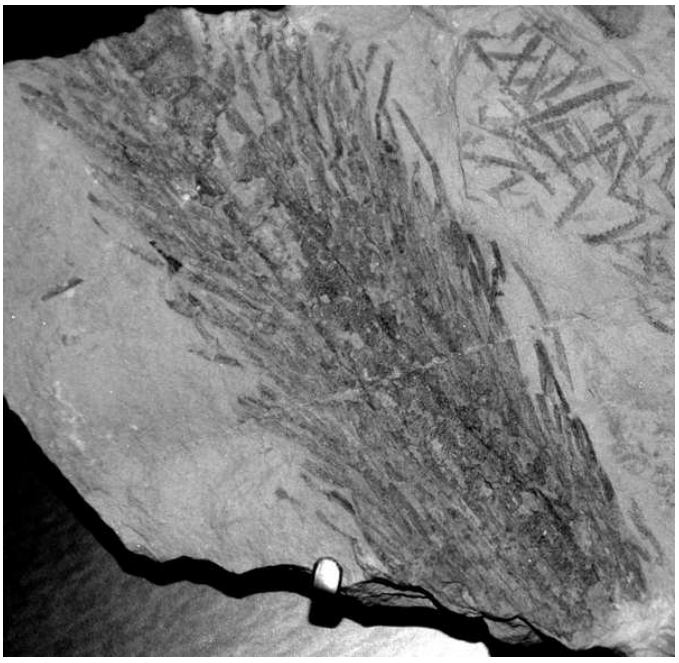


Foto real del fósil: [James St. John, CC BY 2.0, vía Wikimedia Commons (ejemplar del Devónico inferior de Victoria, Australia, en exhibición en el Field Museum of Natural History, Chicago, FMNH PP48927)].

1. Nombre y significado. El género honra a William Baragwanath, el geólogo que descubrió los primeros ejemplares de la especie tipo, *Baragwanathia longifolia*, en el río Thomson (Victoria, Australia). El apellido de un buscador de fósiles quedó así unido para siempre a una de las plantas terrestres más antiguas y avanzadas de su tiempo.

2. Clasificación. Reino Plantae, traqueófita, licófita (clado Lycophytes), orden Drepanophycales, familia Drepanophycaceae. Es una licopsida extinguida: pariente lejana de los actuales licopodios o «musgos de club», y una de las primeras plantas con hojas verdaderas con tejido vascular.

3. Cuándo vivió. Del Silúrico superior al Devónico inferior: el género se data entre hace unos 427 y 393 millones de años, y persistió al menos hasta el Emsiense (final del Devónico inferior). Su capítulo devónico, que es el de este libro, es el de la consolidación de las primeras floras terrestres complejas.

4. Dónde vivió. Sus fósiles se han encontrado en Australia, Canadá, China y Chequia, una distribución que sugiere que llegó a ser una planta extendida por el mundo. El material tipo procede de Victoria (Australia), de las localidades del río Thomson y de Yea, en tierra firme húmeda cercana al agua.

5. Tamaño y peso. Era una planta herbácea, no un árbol: tallos de hasta unos pocos centímetros de diámetro y longitudes de hasta varios metros cuando se extendían, con un porte erguido que probablemente no superaba el metro de altura. Sus hojas (micrófilos) medían hasta 4 cm en *B. longifolia*. El peso de una mata completa sería modesto, propio de una herbácea grande.

6. Anatomía. Tallos erguidos o arqueados, que se bifurcaban de vez en cuando, con raíces adventicias que salían directamente de los tallos postrados. Por dentro, su haz vascular era una actinostela exarca en forma de estrella, con traqueidas primitivas de tipo anular o helicoidal. Las hojas eran micrófilos simples en forma de cinta, con un único hilo vascular bien visible, dispuestas en espiral sobre el tallo —y esa es su gran novedad: a diferencia de parientes como *Asteroxylon*, sus hojas sí tenían tejido vascular—. Los esporangios nacían en las axilas de las hojas, eran más anchos que largos y se abrían por una hendidura transversal; sus esporas eran isosporas triletes.

7. Armas y defensas naturales. Una planta sin armas: su estrategia era crecer en matas densas en los márgenes húmedos y reproducirse con miles de esporas. Lo que la ciencia aún no sabe es si tenía alguna defensa química, imposible de detectar en el fósil.

8. Sentidos. Una planta no tiene sentidos animales; respondía a la luz creciendo hacia ella y a la humedad manteniendo sus tallos postrados enraizando en el suelo mojado, pero no hay forma de medir esas respuestas en el material fósil.

9. Cómo se movía. No se movía de adulta: quedaba anclada por sus raíces adventicias. Su forma de «viajar» era doble: los tallos rastreros avanzaban sobre el suelo enraizando a cada tramo, y las esporas se dispersaban a distancia para fundar plantas nuevas.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Fabricaba su comida con la fotosíntesis, usando sus micrófilos vascularizados como paneles solares en miniatura, y absorbía agua y sales del suelo húmedo con sus raíces adventicias.

11. Comportamiento. Formaba la famosa «flora de *Baragwanathia*» de Victoria, una de las comunidades de plantas terrestres primitivas más ricas y mejor conservadas del mundo, junto a riniófitas y zosterófilas. Un detalle sorprendente: un ejemplar de la especie *B. brevifolia* apareció con organismos marinos (briozoos y braquiópodos) creciendo pegados a él, lo que indica que al menos la parte baja de aquella planta vivía dentro del agua marina.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe: no existe ninguna vía para estudiar señales entre plantas de hace más de 400 millones de años.

13. Reproducción y crías. Se reproducía por esporas (isosporas triletes) producidas en los esporangios axilares. Su gametófito —la generación intermedia que en los licopodios actuales vive en el suelo— es actualmente desconocido en *Baragwanathia*: esa parte de su ciclo vital es,

literalmente, lo que la ciencia aún no sabe.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe: una mata podía mantenerse creciendo y enraizando por sus tallos postrados durante temporadas sucesivas, pero no hay forma de asignarle años concretos.

15. Depredadores, rivales y presas. No cazaba nada. Sus rivales eran las demás plantas pioneras que competían por la luz y por los márgenes húmedos, y sus consumidores potenciales, los primeros animales terrestres que empezaban a mordisquear la vegetación del Silúrico-Devónico.

16. Adaptaciones. Su gran salto evolutivo fue la hoja verdadera con nervio vascular: mientras *Asteroxylon* se conformaba con salientes sin vascularizar, *Baragwanathia* ya llevaba agua y alimento hasta cada microfilo. Sumado a su estela en estrella y a los esporangios protegidos en las axilas, el resultado era una planta sorprendentemente «moderna» para su antigüedad.

17. Evolución y parientes vivos. Es uno de los licófitos más antiguos conocidos, y sugiere que los licopodios fueron el primer linaje de plantas terrestres en evolucionar traqueidas, hojas verdaderas y un porte grande. Sus parientes vivos son los licopodios actuales (como *Lycopodium*), plantas pequeñas que conservan el mismo plan de microfilos y esporangios axilares. El hallazgo de *B. brevifolia* con fauna marina pegada sugiere, además, que los licófitos terrestres pudieron evolucionar desde precursores acuáticos.

18. Descubridor del primer fósil. William Baragwanath descubrió los primeros ejemplares de la especie tipo en el río Thomson (Victoria). La descripción formal la publicaron William H. Lang e Isabel C. Cookson en 1935, en un trabajo clásico sobre una flora con plantas vasculares terrestres asociada a graptolitos en rocas de edad silúrica de Victoria.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. La foto de esta ficha es un ejemplar del Devónico inferior de Victoria expuesto en el Field Museum of Natural History de Chicago (FMNH PP48927), fotografiado por James St. John. El Museo Nacional de Historia Natural (Smithsonian) expone también un fósil de *B. longifolia*, y el yacimiento de la flora de Yea (Victoria) es un sitio fósil de referencia mundial para las primeras plantas terrestres.

20. Causa de su desaparición. Lo que la ciencia aún no sabe: el género persistió al menos hasta el Emsiense y después deja de aparecer en el registro, sin una causa concreta documentada; su mundo de márgenes húmedos siguió existiendo, ocupado por licófitos más derivados.

21. Debate científico abierto. Su edad fue durante décadas el gran debate: los ejemplares tipo parecían silúricos por los graptolitos *Monograptus* que los acompañaban, algo casi imposible para una planta tan avanzada. Después se demostró que aquel *Monograptus* sobrevivía hasta el Devónico inferior, pero otros ejemplares victorianos sí aparecen con graptolitos auténticamente silúricos superiores, y la especie checa *B. brevifolia* se dató en el Pridoliense inferior (hace unos 422 millones de años). La antigüedad exacta de las poblaciones sigue afinándose yacimiento a yacimiento.

22. Dato curioso. Era tan avanzada para su supuesta edad que muchos especialistas no se creyeron la datación silúrica original: una planta con hojas vascularizadas, tallos de metros y esporangios axilares parecía llegar «demasiado pronto». El tiempo le dio en parte la razón a los escépticos sobre la fecha, pero confirmó a *Baragwanathia* como una pionera excepcional.

BEELARONGIA

**Beelarongia patrichae* Long, 1987*



Ilustración: Beelarongia en vida (reconstrucción).

1. Nombre y significado. Lo que la ciencia aún no sabe: el significado o la dedicatoria exacta del nombre *Beelarongia* no se localizó en las fuentes consultadas en esta pasada. El género y su única especie, *Beelarongia patrichae*, los describió el paleontólogo australiano John A. Long en 1987, a partir de fósiles de un lago devónico de Victoria.

2. Clasificación. Reino Animalia, filo Chordata, clado Tetrapodomorpha, familia Canowindridae. Es un pez de aletas lobuladas (sarcopterigio) de tipo osteolepiforme, pariente del género *Canowindra*, con el que comparte la forma del escudo parietal, un hueso postorbital accesorio tras la órbita pequeña y una serie extrascapular ancha.

3. Cuándo vivió. En el Devónico medio, en el piso Givetiense, hace aproximadamente entre 387 y 382 millones de años. El artículo original de Long (1987) lo presentó como del Devónico superior (Frasniense), pero la datación actual del yacimiento de Mount Howitt lo sitúa en el Givetiense: una contradicción entre la fuente original y las referencias actuales que esta ficha declara abiertamente.

4. Dónde vivió. Solo se conoce del yacimiento de Mount Howitt, en el este de Victoria (Australia): un antiguo lago de agua dulce que conservó una fauna completa de peces del Devónico medio, incluidos peces pulmonados estudiados después por Long y Clement (2009).

5. Tamaño y peso. Lo que la ciencia aún no sabe: las fuentes consultadas no publican una longitud total verificada para *Beelarongia patrichae*. Era un osteolepiforme de escudo cefálico ancho y cuerpo cubierto de escamas rómbicas, pero asignarle centímetros concretos sería inventar el dato, y esta enciclopedia no lo hace.

6. Anatomía. Un pez cubierto de cosmina, con un escudo parietal ancho y ensanchado, huesos extratemporales grandes y una placa de la mejilla con un pequeño hueso postorbital adicional. Sus órbitas eran muy pequeñas. Las escamas eran rómbicas, con procesos dorsales altos. Estaba

estrechamente relacionado con *Canowindra grossi* por la forma del escudo parietal, la presencia de ese postorbital accesorio detrás de la órbita pequeña y la serie extrascapular ancha y lateral.

7. Armas y defensas naturales. No tenía armas especiales conocidas: su protección era el manto de escamas rómbicas gruesas cubiertas de cosmina que blindaba su cuerpo, el patrón habitual de los peces óseos primitivos de su lago.

8. Sentidos. Sus ojos eran muy pequeños, así que la vista difícilmente era su sentido principal; como otros peces de aletas lobuladas, dispondría de línea lateral para percibir vibraciones en el agua y de un olfato desarrollado, aunque en este género concreto esos órganos no se han descrito en detalle.

9. Cómo se movía. Nadaba en el lago de Mount Howitt impulsándose con la cola y con sus aletas lobuladas y carnosas, el tipo de aleta —con un esqueleto interno robusto— que define a los sarcopterigios y que, en otros linajes del grupo, acabaría emparentando con las extremidades de los tetrápodos.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Lo que la ciencia aún no sabe de forma directa: no se han publicado contenidos ni análisis de dieta para este género. Por su condición de osteolepiforme depredador típico de los lagos devónicos, lo plausible es que se alimentara de peces más pequeños y de invertebrados acuáticos, pero esta ficha lo deja como inferencia por parentesco, no como dato.

11. Comportamiento. Lo que la ciencia aún no sabe: solo se le conoce de un yacimiento, y no hay estudios de comportamiento posibles más allá de situarlo en la comunidad de peces del lago de Mount Howitt, donde convivía con peces pulmonados y otros sarcopterigios.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe: no hay ninguna evidencia de comunicación en este género.

13. Reproducción y crías. Lo que la ciencia aún no sabe: no se conocen huevos, crías ni juveniles atribuidos a *Beelarongia*.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe: ningún estudio consultado estima cuánto vivía.

15. Depredadores, rivales y presas. Compartía el lago de Mount Howitt con otros peces de aletas lobuladas y con peces pulmonados, que serían a la vez sus rivales por el alimento y, según el tamaño de cada uno, posibles depredadores o presas. El detalle concreto de esas relaciones no está documentado para este género.

16. Adaptaciones. Su rasgo distintivo es el escudo cefálico: parietal ancho y acampanado con extratemporales grandes, órbitas diminutas y un huesecillo postorbital accesorio que no tienen la mayoría de los osteolepiformes. Esa combinación tan peculiar es precisamente la que permitió a Long reconocerlo como un género nuevo y «inusual».

17. Evolución y parientes vivos. Pertenece a los tetrapodomorfos, la rama de peces de aletas lobuladas de la que, en otro linaje, surgieron los vertebrados de cuatro patas. La familia Canowindridae reúne géneros devónicos de Australia, la Antártida y Europa (*Canowindra*, *Koharalepis*, *Marsdenichthys*, entre otros). Los parientes vivos lejanos de todo el grupo son los celacantos y los peces pulmonados actuales.

18. Descubridor del primer fósil. John A. Long describió el género y la especie en 1987, en la revista *Palaeontology* (volumen 30, páginas 839–852), con el título de «un pez osteolepiforme inusual del Devónico de Victoria, Australia», a partir del material del yacimiento lacustre de Mount Howitt.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. Lo que la ciencia aún no sabe en esta pasada: no se localizó un ejemplar concreto «famoso» ni su ubicación museística exacta en las fuentes consultadas; el material tipo procede de Mount Howitt y la anatomía postcraneal de los peces de ese yacimiento fue objeto de trabajos posteriores de Long y Clement (2009) sobre los peces pulmonados del mismo sitio. Queda pendiente confirmar en qué colección se expone el holotipo.

20. Causa de su desaparición. Lo que la ciencia aún no sabe: *Beelarongia* solo aparece en el Givetiense de Mount Howitt, y no hay registro posterior que permita saber cuándo ni por qué desapareció; su familia, los canowíndridos, continuó presente en el Devónico superior de varios continentes.

21. Debate científico abierto. La propia edad del género fue objeto de corrección: descrito en 1987 como del Devónico superior (Frasniense), hoy se le asigna al Devónico medio (Givetiense), según la datación revisada de Mount Howitt. También sigue ajustándose la posición exacta de los canowíndridos dentro de los tetrapodomorfos, donde los análisis los sitúan como grupo hermano de los megalíctidos.

22. Dato curioso. Es un pez de un solo lago y de un solo artículo fundacional: casi todo lo que sabe la ciencia de *Beelarongia* cabe en las 14 páginas que Long le dedicó en 1987, y su nombre sigue siendo uno de los más buscados —y menos fotografiados— de la fauna de Mount Howitt.

BELOCERAS

**Beloceras* Hyatt, 1884*



Ilustración: Beloceras en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL



Foto real del fósil: Hectonichus, CC BY-SA 3.0.

1. Nombre y significado. El género lo estableció Alpheus Hyatt en 1884. El significado exacto que Hyatt quiso darle al nombre no quedó documentado de forma clara en las fuentes consultadas en esta pasada, así que esta ficha no lo inventa: *Beloceras* es, ante todo, el nombre de uno de los ammonoideos más llamativos del Devónico tardío.

2. Clasificación. Reino Animalia; filo Mollusca; clase Cephalopoda; subclase †Ammonoidea; orden †Agoniatitida; familia †Beloceratidae, de la que es el género tipo. Entre sus especies están *B. sagittarium* (Sandberger y Sandberger, 1851), *B. tenuistriatum* (d'Archiac y de Verneuil, 1842),

B. petterae, *B. jorfense* y *B. webbelense*.

3. Cuándo vivió. En el Devónico tardío, hace entre 379,5 y 376,1 millones de años (Frasniense), un intervalo breve que lo convierte en un buen fósil guía de su época.

4. Dónde vivió. En los mares que cubrían lo que hoy es Australia, Francia, Alemania, Marruecos y España, según los yacimientos donde se han encontrado sus fósiles.

5. Tamaño y peso. Su concha alcanzaba un diámetro de 9 a 13 centímetros: cabía en la palma de una mano. Su peso en vida no está publicado en las fuentes consultadas.

6. Anatomía. Tenía la concha enrollada en espiral plana, dividida por dentro en cámaras separadas por tabiques. Lo extraordinario está en la línea donde esos tabiques se unen a la concha, la sutura: en *Beloceras* es multilobulada, con hasta 50 lóbulos, una de las más complejas de todo el Devónico. Como cefalópodo, su cuerpo blando asomaba por la abertura con tentáculos y ojos, aunque esas partes no se conservan en los fósiles.

7. Armas y defensas naturales. Su defensa era la concha calcárea que protegía su cuerpo y le servía de flotador; como otros cefalópodos, podía desplazarse de forma brusca expulsando agua para alejarse de un peligro.

8. Sentidos. Lo que la ciencia aún no sabe con detalle: ningún fósil conserva sus ojos ni sus órganos sensoriales, aunque por su parentesco con los cefalópodos actuales se supone que tenía una vista desarrollada.

9. Cómo se movía. Era un nadador activo de la columna de agua (nectónico): las fuentes lo describen como un cefalópodo de movimiento rápido, que regulaba su flotación con el gas y el líquido de las cámaras de su concha y se impulsaba expulsando agua.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Era carnívoro: atrapaba con los tentáculos pequeños animales marinos que encontraba nadando en los mares frasnienses.

11. Comportamiento. Lo que la ciencia aún no sabe en detalle: se infiere una vida de nadador activo en mar abierto, pero ningún fósil conserva escenas de su conducta diaria ni de si formaba grupos.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe.

13. Reproducción y crías. Lo que la ciencia aún no sabe: se supone que, como los cefalópodos actuales, ponía huevos, pero no hay evidencia fósil directa de *Beloceras*.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe.

15. Depredadores, rivales y presas. Sus presas eran pequeños animales marinos. Sus rivales y posibles depredadores eran los grandes peces acorazados y otros cefalópodos de los mares del Devónico tardío, aunque no hay un fósil que documente un encuentro concreto con este género.

16. Adaptaciones. Su gran adaptación es la sutura multilobulada: esos pliegues multiplicaban la superficie de unión entre los tabiques y la concha, reforzando una concha fina sometida a la presión del agua y a los cambios de flotación.

17. Evolución y parientes vivos. Pertenece a los ammonoideos, el gran grupo de cefalópodos con concha que siguió evolucionando mucho después del Devónico, hasta el final del Cretácico.

Sus parientes vivos más cercanos, aunque lejanos, son los pulpos, los calamares y las sepias; el nautilo es un pariente más distante.

18. Descubridor del primer fósil. Alpheus Hyatt estableció el género en 1884; algunas de sus especies ya habían sido descritas antes, como *B. tenuistriatum* en 1842 por d'Archiac y de Verneuil y *B. sagittarium* en 1851 por los hermanos Sandberger.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. El ejemplar de la foto de esta ficha, de *B. sagittarium*, procede de Erfoud (Marruecos), una zona clásica de fósiles devónicos; también se exhiben ejemplares en museos europeos, como el MUSE de Trento (Italia).

20. Causa de su desaparición. El género dejó de existir al final de su breve intervalo, hace unos 376 millones de años, en el contexto de las crisis ambientales del Devónico tardío que transformaron los mares de arrecife; la causa exacta para este género concreto no está demostrada.

21. Debate científico abierto. Su sutura récord sigue en estudio: un trabajo de Korn y colaboradores lo presentó como el ammonoideo del Devónico tardío con más lóbulos, y los especialistas debaten qué ventaja real daba esa complejidad y cómo se clasifica dentro de los agoniatítidos.

22. Dato curioso. Imagina una concha de apenas 10 centímetros cuya «costura» interna tiene hasta 50 pliegues: *Beloceras* es el ammonoideo más multilobulado del Devónico tardío, un récord escrito en una línea que casi nadie ve, porque queda dentro de la concha.

BOTHRIOLEPIS

**Bothriolepis ornata* Eichwald, 1840*



Ilustración: Bothriolepis en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL



Foto real del fósil: JensKunstfreund, CC BY-SA 4.0.

1. Nombre y significado. Su nombre viene del griego *bóthros*, «zanja» o «fosa», y *lepís*, «escama»: la «escama con fosas», por el relieve de hoyuelos de sus placas. Lo describió Eduard Eichwald en 1840, y su especie señalada como referencia en las listas actuales es *B. ornata* Eichwald, 1840.

2. Clasificación. Reino Animalia; filo Chordata; clase †Placodermi; orden †Antiarchi; familia †Bothriolepididae. Es el antiarco por excelencia: los especialistas cuentan más de 60 especies descritas, y a menudo se citan más de 100 si se suman las asignaciones históricas; esta ficha

declara ese rango en lugar de una cifra única.

3. Cuándo vivió. Del Devónico medio al Devónico tardío, en rocas de hace unos 387 a 360 millones de años; sus últimos representantes desaparecieron con el resto de los placodermos al final del periodo.

4. Dónde vivió. En todos los paleocontinentes, incluida la Antártida: es uno de los vertebrados fósiles de distribución más amplia de su época. Vivió en ambientes costeros marinos y, sobre todo, en ríos y lagos de agua dulce.

5. Tamaño y peso. La mayoría de las especies rondaba los 30 centímetros de largo: un pez de fondo de tamaño modesto. La mayor, *B. rex*, se ha estimado en unos 170 centímetros. Su peso exacto no está publicado para el género en conjunto.

6. Anatomía. Una caja de placas óseas encerraba su cabeza y la parte delantera del tronco. En lo alto de la cabeza se abría una única abertura en forma de ojo de cerradura para los ojos y las narinas, con una zona especial (el receso preorbitario) que alojaba las cápsulas nasales; la boca quedaba en la parte inferior, pegada al suelo. Detrás de la coraza salía un tronco esbelto, probablemente cubierto de piel blanda sin escamas, una aleta dorsal redondeada y una cola alargada que rara vez se conserva. Por dentro, algunos ejemplares conservaron hasta el intestino, con una válvula espiral parecida a la de los tiburones actuales.

7. Armas y defensas naturales. No era un cazador armado: su defensa era la coraza misma, una caja ósea que protegía cabeza y vísceras. Sus aletas pectorales también podían lanzar sedimento sobre su cuerpo para quedar cubierto en el fondo.

8. Sentidos. Sus ojos, reunidos en la abertura superior de la cabeza, miraban hacia arriba y hacia adelante desde el fondo; las cápsulas nasales, confirmadas en ejemplares bien conservados, le permitían percibir el agua que lo rodeaba en busca de alimento.

9. Cómo se movía. Su seña de identidad son las aletas pectorales: un par de apéndices largos, acorazados y articulados en la base y de nuevo hacia la mitad, como dos brazos o remos con codo. Con ellos se apoyaba y se impulsaba sobre el fondo; su coraza pesada hacía que, al perder impulso, volviera a posarse enseguida. Carecía de aletas pélvicas.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Era detritívoro: tragaba bocados de fango y sedimento blando y aprovechaba la materia orgánica en descomposición, las algas y los microorganismos que venían mezclados. Su boca ventral y su intestino en espiral encajan con esa forma de alimentarse del fondo.

11. Comportamiento. Era un pez bentónico, de vida pegada al fondo de ríos, lagos y costas. Una hipótesis clásica proponía que podía salir brevemente a tierra o respirar aire con unas estructuras interpretadas como pulmones; esa idea está en debate (ver sección 21).

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe.

13. Reproducción y crías. Lo que la ciencia aún no sabe en detalle para este género: otros placodermos emparentados muestran fecundación interna y crías vivas, pero en *Bothriolepis* no hay una evidencia directa equivalente publicada.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe.

15. Depredadores, rivales y presas. No cazaba presas: su «alimento» era el detrito del fondo.

Sus depredadores probables eran los grandes placodermos artrodiros y otros peces carnívoros del Devónico, frente a los que su coraza era la principal protección.

16. Adaptaciones. Todo en él está pensado para el fondo: boca inferior, ojos en alto, coraza en forma de caja con el vientre plano para reposar estable, y unas aletas-brazo articuladas únicas entre los peces de su tiempo.

17. Evolución y parientes vivos. Los placodermos no tienen descendientes directos: son una rama temprana de los vertebrados con mandíbula, emparentada de lejos con todos los peces óseos, los tiburones y, en último término, con nosotros. *Bothriolepis* fue su género más extendido.

18. Descubridor del primer fósil. Eduard Eichwald describió el género en 1840 a partir de material del Devónico europeo; su especie más famosa, *B. canadensis*, la describió Joseph Whiteaves en 1880 desde Canadá.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. El yacimiento de Miguasha, en la península de Gaspé (Quebec, Canadá), con la Formación Escuminac, es su localidad clásica: de allí salen ejemplares completos que hoy se ven en museos como el del propio parque de Miguasha y el Field Museum de Chicago. La foto de esta ficha muestra un ejemplar de *B. canadensis* del Devónico superior de Gaspésie.

20. Causa de su desaparición. Las últimas especies desaparecieron al final del Devónico, hace unos 359 millones de años, junto con todos los placodermos, en la crisis del evento Hangenberg que cerró el periodo.

21. Debate científico abierto. El debate clásico es si tenía pulmones: Denison interpretó en 1941 unos sacos ventrales emparejados como pulmones, lo que permitiría a *Bothriolepis* respirar aire e incluso moverse fuera del agua; Goujet y otros lo han puesto en duda, señalando que la distribución del género es de ambientes acuáticos y que la evidencia no es concluyente. También se discute si vivía sobre todo en agua dulce y visitaba el mar, o al revés, como un pez que volvía a los ríos para reproducirse.

22. Dato curioso. Es probablemente el placodermo más exitoso que existió: decenas de especies en todos los continentes, incluida la Antártida. Y todo con una caja ósea de 30 centímetros, una boca en la tripa y dos «brazos» con codo: la prueba de que en evolución no siempre gana el más grande, sino el que mejor se adapta a su fondo.

BRACHYOSTEUS

**Brachyosteus* Jaekel, 1927*



Ilustración: Brachyosteus en vida (reconstrucción).

1. Nombre y significado. El género lo estableció Otto Jaekel en 1927. Su especie citada en los análisis modernos es *Brachyosteus dietrichi*. Es uno de los géneros más escasos en datos de este frente: esta ficha dice solo lo verificable y señala lo que falta.

2. Clasificación. Reino Animalia; filo Chordata; clase †Placodermi; orden †Arthrodira; suborden †Brachythoraci, dentro de los eubraquitorácidos. Su familia está en disputa declarada: la base GBIF lo sitúa en †Trematosteidae, mientras que cladogramas recientes lo agrupan junto a los †Selenosteidae. Ambas opciones son de artrodiros depredadores del Devónico tardío.

3. Cuándo vivió. En el Devónico tardío, en torno al Frasniense, hace unos 383 a 372 millones de años según la posición de sus parientes cercanos en las fuentes consultadas; el rango exacto publicado para el género es escaso y se declara como aproximado.

4. Dónde vivió. En los mares del Devónico tardío de lo que hoy es Alemania, el área clásica de los artrodiros de su grupo (la región de Bad Wildungen ha dado muchos de sus parientes cercanos); el registro de este género es muy limitado.

5. Tamaño y peso. Lo que la ciencia aún no sabe con una cifra segura: no se localizó en esta pasada una longitud total publicada y fiable para *Brachyosteus*. Por su grupo, sería un artrodiro de tamaño modesto comparado con gigantes como *Dunkleosteus*, pero esta ficha no convierte esa comparación en una medida inventada.

6. Anatomía. Como buen artrodiro, tenía la cabeza y la parte delantera del tronco cubiertas de placas óseas, con la articulación móvil entre el cráneo y la coraza del tronco que permitía levantar la cabeza al abrir la boca. El resto del cuerpo, sin coraza, apenas se conserva, por lo que su silueta completa es en parte una reconstrucción a partir de sus parientes.

7. Armas y defensas naturales. Su arma era la boca: las placas óseas de sus mandíbulas,

afiladas, funcionaban como herramienta de corte, como en otros artrodiros depredadores. Su defensa era la coraza de la mitad delantera del cuerpo.

8. Sentidos. Lo que la ciencia aún no sabe para este género: no hay estudios específicos publicados sobre sus órganos sensoriales; por su condición de depredador artrodiro se supone una vista útil para localizar presas, pero es una inferencia de grupo, no un dato del fósil.

9. Cómo se movía. Nadaba con el cuerpo y la cola, como los demás artrodiros nadadores: la coraza rígida delantera no le impedía ser un pez activo de la columna de agua.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Por su anatomía de artrodiro eubraquitorácido, se interpreta como un pez carnívoro que capturaba otros animales marinos con sus mandíbulas de placas cortantes; no se conocen contenidos estomacales de este género.

11. Comportamiento. Lo que la ciencia aún no sabe: el material es demasiado escaso para reconstruir su conducta más allá de la de un depredador marino activo.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe.

13. Reproducción y crías. Lo que la ciencia aún no sabe para este género: otros placodermos muestran fecundación interna e incluso crías vivas, pero no hay evidencia publicada de *Brachyosteus*.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe.

15. Depredadores, rivales y presas. Sus presas probables eran peces y otros animales marinos de su tamaño o menores; sus rivales, los demás artrodiros depredadores del Devónico tardío, algunos mucho mayores que él.

16. Adaptaciones. Comparte la gran innovación de los artrodiros: el «cuello» articulado entre cabeza y coraza, que ampliaba la apertura de la boca y hacía más eficaz la captura de presas.

17. Evolución y parientes vivos. Los placodermos se extinguieron sin descendientes directos; son parientes lejanos de todos los vertebrados con mandíbula actuales. Dentro de su grupo, *Brachyosteus* queda cerca de los selenosteidos y trematosteidos, ramas tardías y especializadas de los artrodiros.

18. Descubridor del primer fósil. Otto Jaekel estableció el género en 1927; los datos de quién recogió el primer ejemplar no se localizaron en esta pasada.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. No tiene un fósil «famoso» de vitrina comparable al de otros géneros de este libro: su material es escaso y vive sobre todo en colecciones de estudio alemanas y en la literatura especializada. Esa escasez es parte de su historia y esta ficha la declara.

20. Causa de su desaparición. Desapareció con el resto de los placodermos al final del Devónico, en las crisis ambientales que cerraron el periodo; no hay una causa específica demostrada para este género.

21. Debate científico abierto. Su propia clasificación es el debate: Trematosteidae frente a Selenosteidae según la fuente, un desacuerdo que solo se resolverá con más material y nuevos análisis de sus placas.

22. Dato curioso. A veces un género entero de depredadores marinos sobrevive en la ciencia como un puñado de placas y un nombre en los cladogramas: *Brachyosteus* es el recordatorio de cuánto del Devónico conocemos solo de forma fragmentaria.

BUCHANOSTEUS

**Buchanosteus confertituberculatus* (Chapman, 1916)*



Ilustración: Buchanosteus en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL



Foto real del fósil: [Apokryltaros, CC BY-SA 3.0, vía Wikimedia Commons].

1. Nombre y significado. El género lo erigió Erik Stensiö en 1945; toma el nombre de la región de Buchan, en Victoria (Australia), una de las zonas clásicas de peces devónicos. Su especie tipo es *B. confertituberculatus*, descrita primero por Frederick Chapman en 1916 dentro de otro género y trasladada después aquí. Nota honesta de esta ficha: aunque a veces se le presenta como del Devónico medio, las fuentes verificadas lo sitúan en el Devónico temprano.

2. Clasificación. Reino Animalia; filo Chordata; clase †Placodermi; orden †Arthrodira; suborden †Brachythoraci; familia †Buchanosteidae, de la que es el género tipo. Cuenta con tres especies

citadas: *B. confertituberculatus* (Chapman, 1916), *B. guangxiensis* Wang, 2005 y *B. nuricus* Mark-Kurik, 2004.

3. Cuándo vivió. En el Devónico temprano: la especie tipo procede de capas del Emsiense (hace unos 407 a 393 millones de años) y la especie china, de capas del Praguiense, algo anteriores.

4. Dónde vivió. En mares tropicales someros de Asia y Australia: la especie tipo vivía en el arrecife de Taemas-Wee Jasper, en lo que hoy es Nueva Gales del Sur (Australia); las otras especies se conocen de Guangxi (China) y de la región del río Nura, en Kazajistán.

5. Tamaño y peso. No se localizó en esta pasada una longitud total publicada y segura para el género: se conoce sobre todo por cráneos y corazas, no por un ejemplar completo medido de hocico a cola. Su pariente cercano *Exutaspis* sí se describe como un bucanosteido «gigante», pero esa talla no es la de *Buchanosteus* y esta ficha no se la atribuye.

6. Anatomía. Cabeza aplanada y ancha cubierta de placas óseas cuya superficie luce un patrón de tubérculos finos y apretados —de ahí el apellido *confertituberculatus*, «de tubérculos muy juntos»—. Los bucanosteidos tienden a cabezas aplanadas y órbitas grandes. Sus cráneos fósiles, extraídos de la caliza con ácido, conservan incluso el neurocráneo, lo que ha permitido estudiarlo con escáneres en tres dimensiones.

7. Armas y defensas naturales. Su defensa era la coraza ósea de cabeza y tronco. En la boca presentaba dentículos parecidos a dientes, cuyo papel exacto —si eran dientes verdaderos en formación o simples dentículos— es uno de los debates vivos del género (ver sección 21).

8. Sentidos. Sus órbitas grandes, un rasgo repetido en su familia, sugieren unos ojos bien desarrollados para un pez de arrecife; el resto de sus sentidos no se conserva en el fósil.

9. Cómo se movía. Nadaba como los demás artrodiros: coraza rígida en la parte delantera y propulsión con el tronco posterior y la cola, moviéndose sobre el arrecife y sus alrededores.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Por su anatomía de artrodiro de arrecife, se interpreta como un pez que se alimentaba de pequeños animales marinos que capturaba con las mandíbulas; no se conocen contenidos estomacales directos de este género, así que la dieta fina sigue sin detalle publicado.

11. Comportamiento. Compartía el arrecife de Taemas-Wee Jasper con otros bucanosteidos emparentados, en un ecosistema marino rico y somero del Devónico temprano australiano.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe.

13. Reproducción y crías. Lo que la ciencia aún no sabe para este género: no se han publicado embriones ni estructuras reproductoras de *Buchanosteus*.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe.

15. Depredadores, rivales y presas. Sus presas probables eran pequeños invertebrados y peces del arrecife; sus rivales y posibles depredadores, los demás peces acorazados y depredadores que compartían aquellos mares del Devónico temprano.

16. Adaptaciones. Su cabeza aplanada y ancha, con grandes órbitas y coraza de tubérculos finos, encaja con una vida sobre y junto al fondo de un arrecife somero, vigilando el entorno desde arriba.

17. Evolución y parientes vivos. Es un artrodiro temprano, de los que muestran cómo se estaba montando el plan corporal de los vertebrados con mandíbula: sus escáneres modernos han revelado parecidos inesperados entre la mandíbula de los artrodiros y la de los peces óseos. No tiene descendientes directos; su parentesco con los vertebrados actuales es lejano y compartido con todos los gnatóstomos.

18. Descubridor del primer fósil. Frederick Chapman describió el material tipo en 1916 (como una variedad de *Phlyctaenaspis australis*); Erik Stensiö reconoció en 1945 que merecía género propio y creó *Buchanosteus*.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. Sus cráneos del arrecife de Taemas-Wee Jasper, cerca del lago Burrinjuck y a unos 50 km al noroeste de Canberra, son piezas de estudio mundial: un ejemplar articulado de unos 400 millones de años fue diseccionado digitalmente con tomografía de alta resolución en la Universidad Nacional de Australia, con impresiones 3D ampliadas que recorrieron la prensa científica en 2016.

20. Causa de su desaparición. El género desapareció del registro en el Devónico temprano-medio; no hay una causa específica demostrada, y su final es anterior a las grandes crisis que cerraron el periodo para otros placodermos.

21. Debate científico abierto. *Buchanosteus* está en el centro de una pregunta enorme: ¿cuándo y cómo aparecieron los dientes? Los estudios con tomografía de sus mandíbulas analizan si sus dentículos bucales son una fase de transición hacia los dientes verdaderos, y sus resultados alimentan además el debate sobre si los placodermos forman un grupo natural único o una sucesión de ramas.

22. Dato curioso. Para estudiar a este pez de hace 400 millones de años, los investigadores imprimieron su cráneo en 3D a un tamaño seis veces mayor que el fósil real: el pasado más remoto, examinado con la tecnología más nueva.

BYSSACANTHUS

**Byssacanthus* Agassiz, 1845*



Ilustración: Byssacanthus en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL

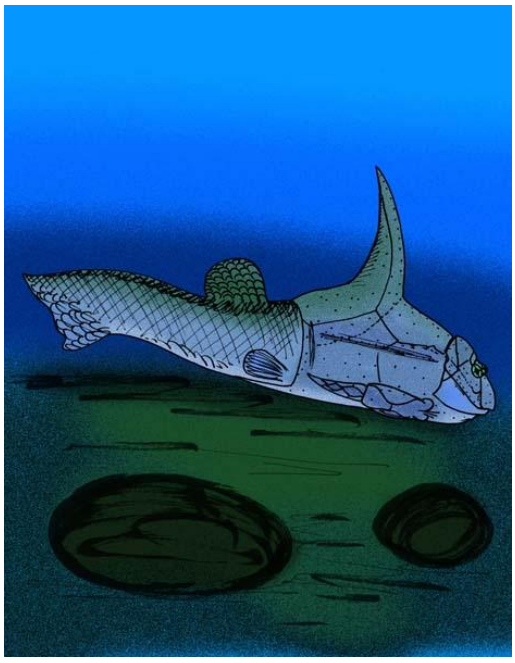


Foto real del fósil: [Apokryltaros, CC BY-SA 3.0, vía Wikimedia Commons].

1. Nombre y significado. El género lo describió Louis Agassiz en 1845. Su especie más citada es *Byssacanthus dilatatus* (Eichwald). Es un género conocido sobre todo por placas y restos desarticulados, y esta ficha mantiene esa honestidad en cada sección.

2. Clasificación. Reino Animalia; filo Chordata; clase †Placodermi; orden †Antiarchi; familia en disputa declarada: la base GBIF lo registra en †Asterolepididae, mientras que la Paleobiology Database lo sitúa en †Pterichthyodidae; en ambos casos dentro del grupo de los asterolepidoideos, los antiarcos emparentados con *Asterolepis* y *Pterichthyodes*.

3. Cuándo vivió. En el Devónico medio, del Eifeliense al Givetiense (hace unos 393 a 383 millones de años, según el rango de la Paleobiology Database): así lo datan tanto los ejemplares europeos clásicos como los registros de colecciones de museos.

4. Dónde vivió. En los mares someros y ambientes costeros de la antigua Europa del Este y central: sus restos aparecen en Estonia (capas de Aruküla), Rusia, Bielorrusia y Alemania (un ejemplar de colección procede de Gerolstein, en la región del Eifel).

5. Tamaño y peso. Lo que la ciencia aún no sabe con una cifra segura para el género: no se localizó en esta pasada una longitud publicada fiable de un ejemplar completo. Los antiarcos de su grupo suelen ser peces de fondo de pocas decenas de centímetros, pero esta ficha no presenta esa referencia general como si fuera su medida.

6. Anatomía. Como antiarco asterolepidoide, tenía la cabeza y el tronco encerrados en una coraza de placas óseas, con los ojos en la parte alta de la cabeza y la boca en la inferior; sus aletas pectorales estaban también acorazadas y articuladas, como brazos cortos. Gran parte de lo que se conoce del género son placas sueltas y elementos de esas aletas, no esqueletos completos.

7. Armas y defensas naturales. Su defensa era la coraza: una caja ósea que protegía la mitad delantera del cuerpo mientras el animal se apoyaba en el fondo. Las gruesas espinas y placas de sus aletas forman parte de ese blindaje.

8. Sentidos. Lo que la ciencia aún no sabe para este género: sus ojos, situados en alto como en otros antiarcos, le servirían para vigilar desde el fondo, pero no hay estudios sensoriales específicos publicados sobre *Byssacanthus*.

9. Cómo se movía. Se desplazaba sobre el fondo con ayuda de sus aletas pectorales acorazadas y articuladas, que los especialistas interpretan en los antiarcos como apoyo para impulsarse y reacomodarse sobre el sedimento; la cola completaba el avance en tramos cortos de nado.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Por su parentesco con los demás antiarcos, se interpreta como un pez de fondo que aprovechaba la materia orgánica y los pequeños organismos del sedimento; no hay contenidos estomacales publicados de este género que lo confirmen directamente.

11. Comportamiento. Vivía en el fondo de mares someros y zonas costeras del Devónico medio europeo, acompañado por otros antiarcos como *Asterolepis*, con los que aparece una y otra vez en los mismos yacimientos.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe.

13. Reproducción y crías. Lo que la ciencia aún no sabe para este género: en antiarcos emparentados como *Microbrachius* se ha documentado fecundación interna, pero en *Byssacanthus* no hay evidencia equivalente publicada.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe.

15. Depredadores, rivales y presas. No era un cazador de grandes presas: su mundo era el sedimento del fondo. Sus depredadores probables eran los peces carnívoros de mayor tamaño de aquellos mares, frente a los que su protección era la coraza.

16. Adaptaciones. Comparte las adaptaciones clásicas de los antiarcos de fondo: cuerpo acorazado y aplanado para reposar estable, boca inferior para alimentarse del sedimento y

aletas-brazo articuladas para moverse sin necesidad de nadar lejos.

17. Evolución y parientes vivos. Los antiarcos son una de las ramas más antiguas de vertebrados con mandíbula; no dejaron descendientes directos, pero su plan corporal acorazado dominó los fondos del Devónico en todo el mundo. *Byssacanthus* es uno de sus representantes europeos del Devónico medio.

18. Descubridor del primer fósil. Louis Agassiz estableció el género en 1845, en su gran obra sobre los peces fósiles de las areniscas rojas antiguas; la especie *dilatatus* había sido nombrada antes por Eichwald, de ahí que su nombre lleve el autor entre paréntesis.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. No tiene una pieza de fama mundial: sus fósiles son placas y restos de colecciones europeas, como el ejemplar de Gerolstein (Eifel, Alemania) registrado en plataformas de museos. Su valor es científico y estratigráfico más que de vitrina.

20. Causa de su desaparición. Desapareció del registro en el Devónico, junto con el declive general de los antiarcos asterolepidoideos; no hay una causa específica demostrada para este género.

21. Debate científico abierto. Al conocerse por restos desarticulados, su anatomía completa y su posición exacta entre los asterolepidoideos siguen revisándose cada vez que aparece material nuevo en el Campo Devónico Principal de Europa del Este.

22. Dato curioso. *Byssacanthus* y *Asterolepis* aparecen juntos en yacimiento tras yacimiento, de Estonia a Bielorrusia: dos «primos acorazados» que compartieron los mismos fondos hace casi 390 millones de años y que hoy ayudan, placa a placa, a datar esas rocas.

CABONNICHTHYS

**Cabonnichthys burnsi* Ahlberg & Johanson, 1997*



Ilustración: Cabonnichthys en vida (reconstrucción).

1. Nombre y significado. *Cabonnichthys* une «Cabonne», por el Cabonne Shire (el condado australiano donde está Canowindra, Nueva Gales del Sur), con el griego *ichthys*, «pez»: es «el pez de Cabonne». El nombre de la especie, *burnsi*, honra a una persona vinculada a la localidad según la descripción original de 1997. Es un nombre que huele a mapa: antes de ser un animal, fue un lugar.

2. Clasificación. Vertebrado sarcopterigio (pez de aletas lobuladas), tetrapodomorfo del grupo de los osteolepiformes y de la familia Tristichopteridae, la misma familia de gigantes como *Eusthenodon* y de su vecino *Mandageria*. Dentro de los tristichoptéridos, los análisis de Ahlberg y Johanson lo colocan muy cerca de *Mandageria* y *Eusthenodon*, en la parte alta del árbol familiar.

3. Cuándo vivió. Devónico tardío, en la Arenisca Mandagery (Mandagery Sandstone) de Canowindra, en un intervalo que las fuentes sitúan entre el Frasniense y el Famenniense, hace aproximadamente entre 374 y 360 millones de años. Es contemporáneo del resto de la famosa fauna de peces de Canowindra.

4. Dónde vivió. Solo se conoce de Canowindra, Nueva Gales del Sur, Australia, que en el Devónico formaba parte de Gondwana oriental. Su ambiente era de agua dulce: un sistema de ríos, lagos y charcas de llanura de inundación, el mismo escenario donde quedaron atrapados miles de peces de varias especies.

5. Tamaño y peso. Era un tristichoptérido grande: las reconstrucciones a partir de su cráneo y su cintura escapular lo sitúan en el orden de 1 metro de longitud, algo menor que su pariente local *Mandageria fairfaxi* (1,6 m). No existe una medida cerrada y universalmente aceptada a partir de un esqueleto completo, y su peso no se ha estimado de forma fiable: esa parte queda como estimación razonable, no como dato duro.

6. Anatomía. Cuerpo alargado, con forma de torpedo, cabeza grande y aplanada y una cintura

escapular robusta. Compartía con *Mandageria* y *Eusthenodon* rasgos muy concretos del cráneo: un hueso supraorbital posterior que baja por detrás del ojo, una abertura pineal rodeada de huesos con forma de cometa o de lágrima y un colmillo agrandado al frente de la fila de dientes del premaxilar. Se distinguía de ellos por detalles como el contacto entre los huesos intertemporal y supraorbital posterior y por unos procesos en forma de cuerno en el escudo postparietal.

7. Armas y defensas naturales. Su arma era la boca: filas de dientes puntiagudos y, sobre todo, colmillos grandes en la parte delantera, pensados para sujetar presas escurridizas. Como defensa, contaba con su tamaño, su velocidad de arranque y una cubierta de escamas gruesas típica de los tristichoptéridos.

8. Sentidos. Como otros peces depredadores de su época, se guiaría sobre todo por la vista y por la línea lateral, el sistema que detecta vibraciones y movimientos en el agua. Lo que la ciencia aún no sabe es el peso relativo de cada sentido en esta especie concreta, porque los órganos blandos no se conservaron.

9. Cómo se movía. Nadaba con ondulaciones del cuerpo y de su gran aleta caudal, apoyándose en unas aletas pectorales carnosas y fuertes, montadas sobre un esqueleto interno de huesos comparables en su plan básico a los de un brazo. Esas aletas lobuladas le darían maniobra entre troncos sumergidos y vegetación de las orillas.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Era un depredador de peces: todo en su cráneo —mandíbulas con dientes y colmillos frontales— apunta a una emboscada rápida y a una captura de un solo golpe, al estilo de un lucio moderno. En la charca de Canowindra compartía el agua con peces acorazados (antiárqueos como *Bothriolepis* y *Remigolepis*) y con otros sarcopterigios, que formaban la despensa de su mundo.

11. Comportamiento. Lo que la ciencia aún no sabe es casi todo su comportamiento social: no hay pruebas de que viviera en grupos ni de cómo ocupaba su territorio. Por analogía con depredadores de emboscada actuales, es plausible que pasara largos ratos quieto, esperando el momento de atacar, pero esa imagen es una inferencia, no un hecho observado en el fósil.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe: no se conserva ninguna estructura que permita afirmar cómo se comunicaba, si es que lo hacía más allá de las señales visuales y de movimiento propias de los peces.

13. Reproducción y crías. Lo que la ciencia aún no sabe: no se han descrito huevos, embriones ni juveniles asignados con seguridad a *Cabonnichthys*. Por su parentesco, lo más probable es que se reprodujera como otros peces óseos primitivos, con puesta de huevos en el agua, pero no hay evidencia directa de esta especie.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe: nadie ha publicado un estudio de anillos de crecimiento o de edad para este género, así que cualquier cifra sería inventada.

15. Depredadores, rivales y presas. En su charca, su gran rival era otro tristichoptérido, *Mandageria fairfaxi*, algo mayor que él, además del sarcopterigio gigante aún en estudio en el yacimiento. Sus presas probables eran los peces acorazados pequeños y medianos que dominan el registro de Canowindra y cualquier pez menor que pasara a su alcance. De adulto, por tamaño, tendría pocos enemigos naturales.

16. Adaptaciones. La combinación ganadora de *Cabonnichthys* era la de los tristichoptéridos

avanzados: cráneo reforzado, colmillos frontales agrandados para asegurar la presa y aletas lobuladas potentes. Los tristichoptéridos, además, pertenecen al linaje de peces con capacidad de respirar aire en mayor o menor grado, una ventaja en charcas cálidas y con poco oxígeno como las de Canowindra, aunque ese rasgo no se ha demostrado de forma directa en este género.

17. Evolución y parientes vivos. Es un tetrapodomorfo: está en la rama de los peces de aletas lobuladas de la que, millones de años después, saldrían los primeros vertebrados de cuatro extremidades. Sus parientes vivos más cercanos en sentido amplio son los celacantos y los peces pulmonados, los únicos sarcopterigios con aletas que sobrevivieron hasta hoy.

18. Descubridor del primer fósil. El género fue descrito en 1997 por Per E. Ahlberg y Zerina Johanson a partir de material de la Arenisca Mandagery de Canowindra, en su trabajo sobre el segundo tristichoptérido del yacimiento publicado en el *Journal of Vertebrate Paleontology*. El yacimiento mismo se descubrió en 1955–1956, cuando una obra vial sacó a la luz una gran laja con más de un centenar de peces.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. El material tipo procede de las lajas de Canowindra, el yacimiento de peces devónicos más importante de Australia, con miles de ejemplares recuperados desde la reexcavación de 1993. Los mejores ejemplares de la fauna de Canowindra se exponen en el Age of Fishes Museum de la propia localidad, y material de referencia se conserva en el Australian Museum de Sídney.

20. Causa de su desaparición. *Cabonnichthys* dejó de existir al final del Devónico, dentro de la crisis que golpeó a los ecosistemas de agua dulce y marinos en el límite Frasniense–Famenniense y en el cierre del periodo (el evento Hangenberg). No se conoce una causa única y específica para este género: desapareció junto con casi todos los grandes tristichoptéridos.

21. Debate científico abierto. El debate principal es biogeográfico: el análisis filogenético original sugería un origen norteño (Laurusia) de los tristichoptéridos con dispersión posterior hacia Gondwana, pero trabajos posteriores con formas australianas y antárticas han propuesto que Gondwana oriental pudo ser, en realidad, una zona clave —o incluso el origen— del grupo. La posición exacta de *Cabonnichthys* dentro de la familia también se sigue ajustando con cada nuevo taxón descrito.

22. Dato curioso. *Cabonnichthys* fue «el segundo de la familia» en Canowindra: cuando Ahlberg y Johanson lo describieron en 1997, era el segundo tristichoptérido del yacimiento, el mismo año en que su vecino *Mandageria* recibía nombre. Dos superdepredadores de aletas lobuladas, bautizados a la vez, en una sola charca australiana.

CALAMOPHYTON

**Calamophyton primaevum* Kräusel & Weyland, 1925*



Ilustración: Calamophyton en vida (reconstrucción).

1. Nombre y significado. *Calamophyton* combina una raíz que evoca la caña o el tallo hueco (*calamos*) con *phyton*, «planta» en griego: «la planta de tallo hueco», un nombre muy bien puesto para un tronco que, por dentro, estaba vacío. La especie tipo es *Calamophyton primaevum*, «la primigenia».

2. Clasificación. Planta vascular extinta de la clase Cladoxylopsida, orden Pseudosporochnales y familia Hyeniaceae. Los cladoxilópsidos son un grupo temprano de plantas emparentadas en sentido amplio con los helechos, que inventaron por su cuenta la forma de árbol millones de años antes de que existieran los árboles «de verdad» con semillas.

3. Cuándo vivió. Devónico medio, hace unos 395 a 385 millones de años. El bosque fósil de Somerset (Inglaterra), datado en unos 390 millones de años (Eifeliense), está formado por *Calamophyton* y es, a fecha de 2024, el bosque fósil más antiguo conocido del planeta.

4. Dónde vivió. Europa occidental y América del Norte: Alemania (Renania, las localidades originales de Hardberg y Kirberg), Bélgica, Inglaterra (Somerset y Devon) y Estados Unidos (Arenisca Mapleton, Maine). Crecía en ambientes terrestres húmedos, en llanuras fluviales y junto a cursos de agua, donde ayudaba a fijar los sedimentos que arrastraban los ríos.

5. Tamaño y peso. Una planta de porte arbóreo modesto: entre 0,8 y 4 metros de altura según los ejemplares y las especies, con troncos esbeltos. No era un gigante, pero en un mundo donde casi toda la vegetación era baja, elevarse 4 metros era dominar el paisaje. Su peso total no se ha estimado de forma fiable.

6. Anatomía. Su tronco era hueco y estaba formado por numerosos cordones longitudinales de xilema (el tejido conductor) interconectados, dispuestos en anillo: al crecer, esos cordones se separaban cerca de la cima, y eso limitaba su altura. La cima del tronco era abombada, más ancha que la parte media. No tenía hojas verdaderas: hacía la fotosíntesis con ramitas pequeñas,

como dedos, que solo crecían en la cima o cerca de ella. Al crecer, las ramas bajas se desprendían dejando pequeños muñones en el tronco; un árbol maduro podía desprenderse de 700 a 800 ramas a lo largo de su vida, formando una alfombra de ramitas en el suelo. Sus raíces eran cientos o más de mil cintas finas (de 2 a 6 mm) y rectas, de hasta más de 30 cm en los troncos grandes, sorprendentemente rígidas.

7. Armas y defensas naturales. Una planta no tiene armas, pero sí estrategias: su «defensa» era crecer deprisa, elevar su copa por encima de la competencia y reponer sin parar las ramitas que perdía. Frente a los primeros animales herbívoros terrestres, su mejor escudo era la abundancia y la renovación constante.

8. Sentidos. Lo que la ciencia aún no sabe —y en rigor no aplica como en un animal—: las plantas no tienen sentidos comparables a los nuestros. *Calamophyton* respondería a la luz orientando su crecimiento hacia ella, como hacen las plantas vasculares en general, pero no se conserva evidencia directa de sus respuestas en el registro fósil.

9. Cómo se movía. No se movía: era un organismo fijo al suelo. Su «movimiento» era el crecimiento —hacia arriba en busca de luz— y la caída programada de sus ramas bajas, que iban dejando el tronco limpio con muñones a medida que la copa subía.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Se alimentaba de luz: fabricaba su alimento mediante fotosíntesis en sus ramitas verdes, mientras las raíces captaban agua y sales del suelo húmedo de las llanuras fluviales. A cambio, su alfombra de ramas caídas alimentaba a su vez a los invertebrados del suelo del primer bosque.

11. Comportamiento. Su «comportamiento» era el de una pionera: colonizaba orillas y llanuras de inundación, estabilizaba los sedimentos con sus raíces y creaba, con la sombra y los restos vegetales, el primer suelo forestal digno de ese nombre. El bosque de Somerset conserva los árboles en la posición en que crecieron, lo que permite estudiar directamente cómo se organizaba aquella comunidad.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe: no existe ninguna evidencia de comunicación entre individuos en plantas de esta época, y cualquier afirmación en ese sentido sería especulación pura.

13. Reproducción y crías. Se reproducía por esporas, no por semillas: producía esporangios en racimos sobre ramas laterales especiales. Esa es una de las pistas que lo acercan al mundo de los helechos. Las esporas, llevadas por el viento y el agua, daban lugar a nuevas plantas en los suelos húmedos cercanos.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe con exactitud: no se ha fijado cuántos años vivía un *Calamophyton*. El estudio de su crecimiento (Giesen y Berry, 2013) muestra que crecía desprendiendo ramas de forma continua, lo que sugiere una vida de años, no de décadas largas, pero la cifra concreta no está demostrada.

15. Depredadores, rivales y presas. Sus rivales eran otras plantas pioneras que competían por la luz y por las orillas húmedas, como otros cladoxilópsidos y las aneurofitas (por ejemplo *Rellimia*, presente en la flora de Lindlar). Sus «depredadores» serían los primeros artrópodos terrestres que empezaban a aprovechar la vegetación, aunque el registro directo de ese consumo en *Calamophyton* es escaso.

16. Adaptaciones. Su gran invento fue una ingeniería única para ser árbol: en vez de un tronco

macizo, un haz de cordones de xilema que se separaban y volvían a unirse, con crecimiento secundario propio. Es una solución distinta a la de cualquier árbol moderno, y funcionó: los cladoxilópsidos sostuvieron los bosques del Devónico medio y de comienzos del tardío.

17. Evolución y parientes vivos. No tiene descendientes directos vivos: los cladoxilópsidos desaparecieron sin dejar línea hasta hoy. Sus parientes vivos más próximos en sentido amplio son los helechos, dentro del gran grupo de las plantas vasculares sin semillas. Como linaje, es una rama hermana temprana que exploró la vida arbórea por un camino evolutivo propio.

18. Descubridor del primer fósil. El género fue establecido por R. Kräusel y H. Weyland a partir de ejemplares recogidos en Hardberg y Kirberg (Renania, Alemania); Wikipedia fecha el género en 1925 y señala que su establecimiento se formalizó en 1926, una pequeña discrepancia de fechas que se declara aquí tal cual aparece en las fuentes. Después llegaron las especies de Bélgica descritas por Suzanne Leclercq (1940) y Leclercq y Andrews (1960), y la de Maine, de James M. Schopf (1964).

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. Su fósil más famoso no es un ejemplar suelto sino un bosque entero: el bosque fósil de la Formación Hangman Sandstone en Minehead, Somerset, anunciado en 2024 por equipos de Cambridge y Cardiff, con los árboles aún en posición de crecimiento. El material clásico alemán de Lindlar, excepcionalmente completo, permitió reconstruir la planta entera uniendo las ramas de *Calamophyton* con los troncos llamados *Duisbergia*.

20. Causa de su desaparición. *Calamophyton* desapareció en el Devónico, cuando los bosques de cladoxilópsidos fueron sustituidos por los de *Archaeopteris* y, más tarde, por las plantas con semillas, más eficientes y con raíces más profundas. No consta un evento único que acabara con el género: fue un relevo ecológico dentro de la gran transformación de la vegetación devónica.

21. Debate científico abierto. Hay varios frentes abiertos: se ha sugerido que *C. primaevum* y *C. bicephalum* son en realidad la misma especie; se debate cómo crecía exactamente su sistema vascular y si su crecimiento secundario es comparable al de los árboles modernos; y la datación de su bosque de Somerset como «el más antiguo del mundo» seguirá a prueba a medida que se estudien otros bosques fósiles.

22. Dato curioso. Un solo *Calamophyton* maduro podía dejar caer entre 700 y 800 ramas a lo largo de su vida: el primer bosque de la Tierra se construía, literalmente, dejando caer pedazos de sí mismo, y esa alfombra de ramitas fue uno de los primeros suelos ricos en materia orgánica donde pudieron vivir invertebrados terrestres.

CAMPBELLODUS

**Campbellodus decipiens* Miles & Young, 1977*



Ilustración: Campbellodus en vida (reconstrucción).

1. Nombre y significado. *Campbellodus* significa «diente de Campbell», en referencia al apellido Campbell unido al griego *odous*, «diente»: un nombre que señala directamente su rasgo más llamativo, sus enormes placas dentales. El nombre de la especie, *decipiens*, significa «engañoso», porque al principio su material se confundió con el de otro género.

2. Clasificación. Pez placodermo (pez acorazado con mandíbulas) del orden Ptyctodontida y la familia Ptyctodontidae. Los ptictodóntidos eran los placodermos especializados en triturar presas duras, y *Campbellodus* fue descrito originalmente dentro del género europeo *Ctenurella* antes de recibir género propio.

3. Cuándo vivió. Devónico tardío, Frasniense tardío, hace unos 380 millones de años, en la época del gran arrecife de Gogo.

4. Dónde vivió. Formación Gogo, en la región de Kimberley, Australia Occidental: un antiguo arrecife barrera en un mar tropical cálido y poco profundo. Sus fósiles aparecen conservados en tres dimensiones dentro de nódulos de caliza, una de las conservaciones más perfectas del mundo para peces de esta edad.

5. Tamaño y peso. Era un placodermo pequeño, del orden de unas decenas de centímetros como mucho, en la línea de los demás ptictodóntidos de Gogo. Lo que la ciencia aún no sabe es una longitud total cerrada y aceptada para la especie a partir de un ejemplar completo medido: la reconstrucción completa de Long (1995) se basó en material nuevo, pero las fuentes divulgativas no fijan una cifra única, y su peso nunca se ha estimado.

6. Anatomía. Tenía las placas espinales muy cortas y un rasgo inusual: una alta espina dorsal formada por tres placas dorsales medianas. Sus placas dentales eran muy robustas, y la placa superior llevaba una alta espina anterior. El estudio del ejemplar casi completo publicado por Long (1997) permitió describir el techo del cráneo, el escudo del tronco, el esqueleto visceral, la

cintura pélvica, la cubierta de escamas y parte de la columna vertebral.

7. Armas y defensas naturales. Su defensa era la coraza: el escudo óseo que cubría la parte delantera del cuerpo, coronado por esa espina dorsal alta que lo haría difícil de tragar. Sus «armas» eran las placas dentales trituradoras, herramientas de alimentación más que de combate.

8. Sentidos. Como otros peces de arrecife, dependería de la vista y de la línea lateral para orientarse entre las estructuras del arrecife. No se conservan datos específicos de esta especie sobre sus órganos sensoriales blandos: esa parte es inferencia a partir de sus parientes.

9. Cómo se movía. Nadaba con el impulso de la cola y de la parte trasera del cuerpo, que no estaba acorazada y llevaba escamas, mientras el escudo rígido delantero le daba estabilidad. Sería un nadador de distancias cortas entre refugios del arrecife, no un viajero de mar abierto.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Sus placas dentales robustas son la firma de un triturador: se alimentaba de presas con concha o caparazón duro —moluscos, braquiópodos, pequeños artrópodos del fondo— que despegaba del arrecife y procesaba entre sus placas, como hacen hoy algunos peces de arrecife con dentición parecida.

11. Comportamiento. Los ptictodóntidos son famosos por su reproducción: en géneros emparentados de Gogo se han encontrado embriones fosilizados dentro de la madre, la evidencia más antigua de fecundación interna en vertebrados. Para *Campbellodus* en concreto no se ha publicado un embrión propio, así que su comportamiento reproductor se infiere del grupo, no de un fósil suyo. El resto de su vida social es desconocido.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe: no hay ninguna evidencia conservada sobre cómo se comunicaba este pez con sus congéneres.

13. Reproducción y crías. Por su grupo, lo probable es que practicara fecundación interna y que las crías nacieran vivas, como demuestran los embriones fosilizados de otros ptictodóntidos de Gogo como *Materpiscis*. Lo que la ciencia aún no sabe es el detalle en esta especie: ni el número de crías ni su tamaño al nacer están documentados en *Campbellodus*.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe: no hay estudios de edad ni de crecimiento publicados para este género.

15. Depredadores, rivales y presas. En el arrecife de Gogo convivía con unos 40 tipos de peces: artrodiros depredadores, otros placodermos, peces de aletas lobuladas y pulmonados primitivos. Un pez pequeño y acorazado como *Campbellodus* sería presa potencial de los artrodiros mayores, y sus presas eran los pequeños invertebrados duros del fondo del arrecife.

16. Adaptaciones. Su adaptación estrella era la dentición trituradora combinada con un cuerpo corto y acorazado: un especialista en abrir el «marisco» del arrecife devónico, un nicho que pocos peces de su época explotaban con tanta eficacia. La espina dorsal alta, formada por tres placas, es un rasgo casi único dentro de su grupo.

17. Evolución y parientes vivos. Los placodermos desaparecieron por completo a finales del Devónico y no dejaron descendientes directos. En el árbol de los vertebrados con mandíbulas, los ptictodóntidos ocupan una rama temprana: sus parientes vivos más cercanos en sentido amplio son todos los vertebrados mandibulados actuales, desde los tiburones hasta nosotros.

18. Descubridor del primer fósil. El género fue descrito por R. S. Miles y G. C. Young en 1977, a partir de grandes placas dentales y huesos aislados del techo del cráneo de Gogo. La restauración del pez completo llegó con John A. Long, que trabajó con material nuevo recogido en Gogo a mediados de los años ochenta y publicó la descripción completa en 1997.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. Sus fósiles forman parte de la legendaria fauna de Gogo, conservada en tres dimensiones en nódulos calcáreos y estudiada mundialmente. El material de referencia se conserva en colecciones australianas, con el Western Australian Museum (Perth) como gran centro de la fauna de Gogo, cuyo pez emblemático es otro placodermo del mismo arrecife, *Mcnamaraspis*.

20. Causa de su desaparición. *Campbellodus* desapareció con la crisis del Devónico tardío que desmanteló los grandes arrecifes: el evento Kellwasser (límite Frasniense–Famenniense) golpeó duramente los ecosistemas arrecifales tropicales como el de Gogo, y los placodermos no sobrevivieron al cierre del periodo.

21. Debate científico abierto. La historia taxonómica del género es en sí un debate resuelto a medias durante años: su material se asignó primero a *Ctenurella*, luego Long (1997) separó las formas de Gogo de las europeas creando también *Austroptyctodus* para otra especie. Las relaciones exactas entre los ptictodóntidos de Gogo y los europeos siguen revisándose con cada nuevo estudio de su anatomía interna.

22. Dato curioso. Su propio nombre de especie confiesa la confusión: *decipiens*, «el engañoso», porque durante años sus placas dentales y sus huesos hicieron creer a los especialistas que era una especie del género europeo *Ctenurella* que vivía al otro lado del mundo.

CANOWINDRA

**Canowindra grossi* Thomson, 1973*

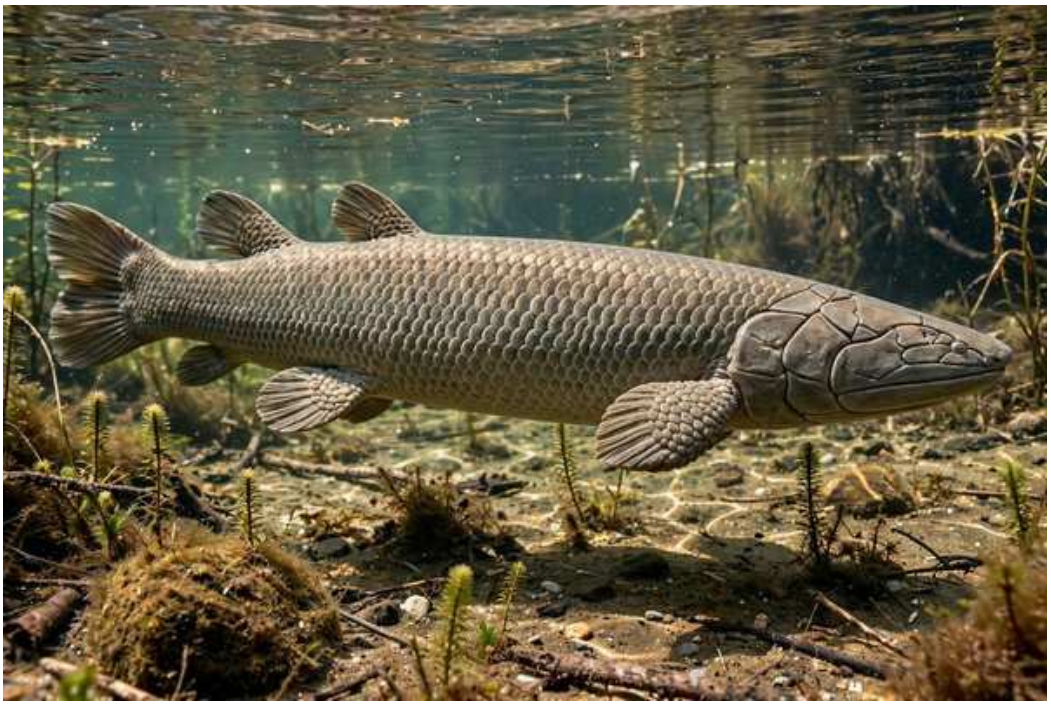


Ilustración: Canowindra en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL



Foto real del fósil: [Blaky4, CC BY-SA 4.0, vía Wikimedia Commons].

1. Nombre y significado. *Canowindra* toma su nombre de la localidad australiana de Canowindra (Nueva Gales del Sur), junto a la que aparecieron sus fósiles. La especie, *grossi*, honra al profesor Walter Gross, que dedicó su carrera al estudio de los peces de aletas lobuladas.

2. Clasificación. Pez sarcopterigio (de aletas lobuladas), tetrapodomorfo de la familia Canowindridae, un grupo propio de Gondwana emparentado con los osteolepiformes. Es un pariente lejano de la línea que, mucho después, daría origen a los vertebrados terrestres.

3. Cuándo vivió. Devónico tardío, hace aproximadamente entre 374 y 359 millones de años, en la

Arenisca Mandagery. Es uno de los protagonistas de la gran acumulación de peces de Canowindra, datada en torno a 360 millones de años.

4. Dónde vivió. Solo se conoce de Canowindra, Australia, en un ambiente de agua dulce: una charca efímera de una llanura de inundación fluvial que se fue secando, el mismo escenario donde quedaron atrapados miles de peces acorazados.

5. Tamaño y peso. Era comparativamente pequeño dentro de su fauna: unos 50 cm de longitud, frente a los más de 1,5 m de los grandes tristichoptéridos del mismo yacimiento. Su peso no se ha estimado en las fuentes disponibles.

6. Anatomía. Se conoce por un único ejemplar bien conservado, lo bastante completo para definir un género y una familia enteros. Tenía el cuerpo y las aletas carnosas típicas de los sarcopterigios, con escamas redondeadas y un cráneo de patrón osteolepiforme, con los huesos dérmicos dispuestos como en otros peces de su grupo cercanos a la línea de los tetrápodos.

7. Armas y defensas naturales. No tenía coraza ni armas especiales: su defensa era la agilidad, las escamas gruesas y, probablemente, la vida en aguas someras donde los depredadores más grandes maniobraban peor.

8. Sentidos. Se guiaría por la vista y la línea lateral, como los demás peces de su comunidad. Lo que la ciencia aún no sabe es cualquier detalle específico de sus órganos sensoriales, porque el único ejemplar conocido conserva sobre todo el esqueleto y las escamas.

9. Cómo se movía. Nadaba ondulando el cuerpo y la cola, con el apoyo de sus aletas pares lobuladas, capaces de movimientos precisos entre la vegetación y los fondos de la charca. Esas aletas con huesos internos son el rasgo que hace tan interesante a su grupo para entender el origen de las extremidades.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Lo que la ciencia aún no sabe con certeza es su menú exacto: no se han publicado contenidos digestivos ni un estudio dental detallado de esta especie. Por su tamaño y su parentesco con depredadores de peces e invertebrados acuáticos, lo razonable es imaginarlo alimentándose de presas pequeñas, pero eso es una inferencia, no un dato.

11. Comportamiento. Su fósil cuenta una historia colectiva: apareció en la laja junto a más de un centenar de peces, en su mayoría antiárqueos acorazados (*Remigolepis walkeri* y *Bothriolepis yeungae*), que quedaron atrapados cuando la charca se secó. La comunidad entera de Canowindra —miles de individuos en las excavaciones posteriores— comparte ese mismo final en una charca que desaparecía.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe: no existe evidencia alguna sobre comunicación en esta especie.

13. Reproducción y crías. Lo que la ciencia aún no sabe: no se conocen huevos ni juveniles asignados a *Canowindra grossi*. Un dato llamativo de la fauna del yacimiento es que el episodio fosilizado ocurrió fuera de la época reproductora, según el estudio de la población de *Bothriolepis* del lugar, lo que explica la escasez de juveniles en la acumulación.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe: con un solo ejemplar bien conservado, no hay base para estimar su longevidad.

15. Depredadores, rivales y presas. Compartía la charca con dos grandes depredadores de aletas lobuladas, *Mandageria fairfaxi* y *Cabonnichthys burnsi*, que serían sus enemigos naturales más probables. Sus presas serían pequeños invertebrados y peces menores, aunque ese punto no está documentado directamente.

16. Adaptaciones. Su adaptación era la versatilidad de los canowíndridos: un sarcopterigio de tamaño medio capaz de vivir en aguas dulces interiores de Gondwana, lejos del mar, en ríos y charcas que cambiaban con las estaciones.

17. Evolución y parientes vivos. Da nombre a toda una familia, los Canowindridae, dentro de los tetrapodomorfos. Sus parientes vivos más cercanos en sentido amplio son los celacantos y los peces pulmonados actuales, los últimos sarcopterigios de aletas lobuladas.

18. Descubridor del primer fósil. El género fue descrito por K. S. Thomson en 1973 a partir del ejemplar de la gran laja de Canowindra descubierta en 1955–1956 durante unas obras viales, cuando una máquina levantó una roca con más de 100 peces completos. El yacimiento se redescubrió en enero de 1993 con una excavación dirigida por el paleontólogo Alex Ritchie.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. Su ejemplar tipo forma parte de la histórica «laja de Canowindra» con 114 peces. Hoy, los fósiles del yacimiento se exponen en el Age of Fishes Museum de Canowindra, creado para esa fauna, y en el Australian Museum de Sídney; el sitio está incluido en la Lista del Patrimonio Nacional de Australia por su importancia científica internacional.

20. Causa de su desaparición. El género dejó de existir en el Devónico tardío, en el marco de las crisis que afectaron a las faunas de agua dulce de Gondwana y que culminaron con el evento Hangenberg, al final del periodo, que acabó con gran parte de los peces de aletas lobuladas de su grupo.

21. Debate científico abierto. El debate principal es de parentesco fino: la posición exacta de los canowíndridos dentro de los tetrapodomorfos se ha movido entre análisis, y con un único ejemplar bien conservado cada nuevo estudio del cráneo puede cambiar el árbol. También sigue en estudio el gran sarcopterigio aún sin describir del mismo yacimiento, que podría reordenar la historia de la familia.

22. Dato curioso. En Canowindra, este pez tiene hasta un dulce con su nombre: la localidad creó una golosina helada llamada «*Canowindra grossi*» en honor a su fósil más elegante. Pocas especies extintas pueden presumir de estar en el menú de una heladería.

CEPHALASPIS

**Cephalaspis lyelli* Agassiz, 1835*



Ilustración: Cephalaspis en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL



Foto real del fósil: [Ghedoghedo, CC BY-SA 3.0].

1. Nombre y significado. *Cephalaspis* viene del griego *kephalé*, «cabeza», y *aspís*, «escudo»: «escudo de cabeza», el nombre perfecto para un pez cuya mitad delantera era un solo casco óseo. La especie tipo, *lyelli*, honra al geólogo Charles Lyell.

2. Clasificación. Pez sin mandíbulas (agnato) de la clase Osteostraci, el grupo más famoso de los «ostracodermos», los peces acorazados sin mandíbulas del Paleozoico. Atención a este punto: *Cephalaspis* funcionó durante mucho tiempo como un «cajón de sastre» taxonómico, donde se metían muchas especies de osteostráceos parecidas; los trabajos recientes lo han ido vaciando y

reasignando especies a otros géneros, y la especie tipo, *C. lyelli*, está mal conservada, así que el contenido exacto del género sigue en revisión.

3. Cuándo vivió. Devónico temprano, del Lochkoviense al Emsiense, hace unos 415 a 398 millones de años.

4. Dónde vivió. Arenisca Roja Antigua (Old Red Sandstone) de Escocia y de las Islas Británicas, en ríos de agua dulce y estuarios. A lo largo de la historia se le han atribuido restos de Europa y América del Norte, pero muchas de esas asignaciones pertenecen al uso antiguo y amplio del género.

5. Tamaño y peso. Un pez de tamaño de trucha: en torno a 30 cm de longitud en las reconstrucciones habituales. Su peso no se ha fijado en las fuentes; con un escudo cefálico óseo macizo, sería un pez sorprendentemente pesado para su talla en la parte delantera.

6. Anatomía. Su rasgo inconfundible es el escudo cefálico en forma de herradura o de pala, que cubría la cabeza y las branquias y llegaba a ocupar cerca de un tercio del cuerpo. Los ojos estaban muy juntos, en la parte superior del escudo, con una abertura pineal entre ellos, sensible a la luz. La boca se abría en la cara inferior, contra el fondo. Sobre el escudo llevaba tres campos sensoriales especiales (uno mediano y dos laterales), y detrás del escudo seguía un cuerpo escamoso con una cola bien desarrollada y un par de aletas pectorales. Su cerebro, conocido por moldes internos, tenía ya el plan tripartito típico de los vertebrados.

7. Armas y defensas naturales. Su defensa era la coraza misma: un casco óseo continuo que protegía cabeza y branquias frente a los depredadores de su época, como los grandes euriptéridos y los primeros peces con mandíbulas. En aguas dulces pobres en calcio, ese hueso servía además como reserva mineral del cuerpo.

8. Sentidos. Era un especialista sensorial del fondo: carecía de línea lateral típica, pero sus tres campos sensoriales del escudo detectarían cambios de presión y posiblemente campos eléctricos generados por animales enterrados, de forma parecida a como algunos peces actuales localizan presas bajo el lodo. La abertura pineal entre los ojos funcionaría como un sensor de luz.

9. Cómo se movía. Nadaba con la cola, con el escudo rígido actuando como un ala que generaba sustentación al avanzar, y se apoyaba en las aletas pectorales para maniobrar. No era un pez de velocidad: era un pez de fondo, hecho para hozar y avanzar pegado al lecho del río.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Sin mandíbulas, no podía morder: era un comedor de fondo que removía el sedimento moviendo su cabeza en forma de pala de un lado a otro, desenterrando gusanos y pequeños crustáceos escondidos y filtrando detritos y materia orgánica del lodo, al estilo de un esturión o un siluro acorazado en miniatura.

11. Comportamiento. Todo apunta a una vida bentónica y tranquila, recorriendo los fondos de ríos y estuarios en busca de alimento enterrado. Algunas recreaciones populares lo muestran en grupos durante migraciones reproductoras, pero ese detalle concreto es divulgación imaginada, no un dato del registro fósil.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe: no hay evidencia de cómo se comunicaba con otros individuos de su especie.

13. Reproducción y crías. Lo que la ciencia aún no sabe: no se conocen huevos ni larvas de *Cephalaspis*. Por analogía con peces primitivos actuales, se supone una puesta de huevos en el

agua, pero no hay prueba fósil directa en este género.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe: nadie ha determinado la edad de estos peces a partir de sus restos.

15. Depredadores, rivales y presas. Sus enemigos eran los grandes depredadores de los ríos del Devónico temprano: euriptéridos (los «escorpiones de agua») y peces acorazados con mandíbulas que empezaban a diversificarse. Sus presas eran pequeños invertebrados del fondo: gusanos, crustáceos diminutos y la materia orgánica acumulada en el sedimento.

16. Adaptaciones. Su paquete de adaptaciones era el fondo mismo: boca ventral, sensores para «ver» bajo el lodo sin usar los ojos, escudo que servía de pala, de coraza y de reserva de calcio, y ojos desplazados arriba, vigilando el peligro que viniera de la superficie mientras comía abajo.

17. Evolución y parientes vivos. Los osteostráceos son el grupo hermano de todos los vertebrados con mandíbulas: *Cephalaspis* no es nuestro antepasado directo, pero está en la rama inmediatamente vecina a la nuestra. Sus parientes vivos más cercanos, en sentido amplio, somos todos los vertebrados mandibulados; entre los peces sin mandíbulas actuales, las lampreas son parientes mucho más lejanos.

18. Descubridor del primer fósil. Fue el primer osteostráceo descrito científicamente: Louis Agassiz lo nombró en 1835 a partir de restos de Escocia, tras ver la colección del naturalista Hugh Miller, que luego contó aquellas recolecciones en su popular obra sobre la Arenisca Roja Antigua. Agassiz lo comparó al principio con esturiones y siluros.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. Es el osteostráceo más famoso del mundo y un clásico de los museos: ejemplares y moldes de *Cephalaspis* se exponen en el Natural History Museum de Londres y en museos de historia natural de toda Europa —la foto real de esta ficha procede de un ejemplar del Museo di Storia Naturale di Bergamo (Italia)—.

20. Causa de su desaparición. El género desapareció al final del Devónico temprano o en el tránsito al Devónico medio según las asignaciones que se acepten, cuando los peces con mandíbulas y con mejor capacidad natatoria fueron desplazando a los ostracodermos acorazados de los ríos.

21. Debate científico abierto. El debate es taxonómico y sigue vivo: *Cephalaspis* fue un género «cajón de sastre» y decenas de especies históricas han ido saliendo hacia géneros nuevos; como la especie tipo *C. lyelli* está mal conservada, delimitar qué es *Cephalaspis* de verdad sigue siendo un trabajo en curso. También se debate la función exacta de sus campos sensoriales (presión, electrorecepción o ambas).

22. Dato curioso. Su cerebro fosilizó tan bien en algunos parientes cercanos que los científicos pudieron estudiar sus nervios y regiones hace más de un siglo: *Cephalaspis* y los suyos fueron de los primeros animales extintos en los que se pudo «ver» un cerebro de vertebrado con el plan completo —delantero, medio y trasero— que todavía llevamos nosotros.

CERATARGES

**Ceratarges* Gürich, 1901*



Ilustración: Ceratarges en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL

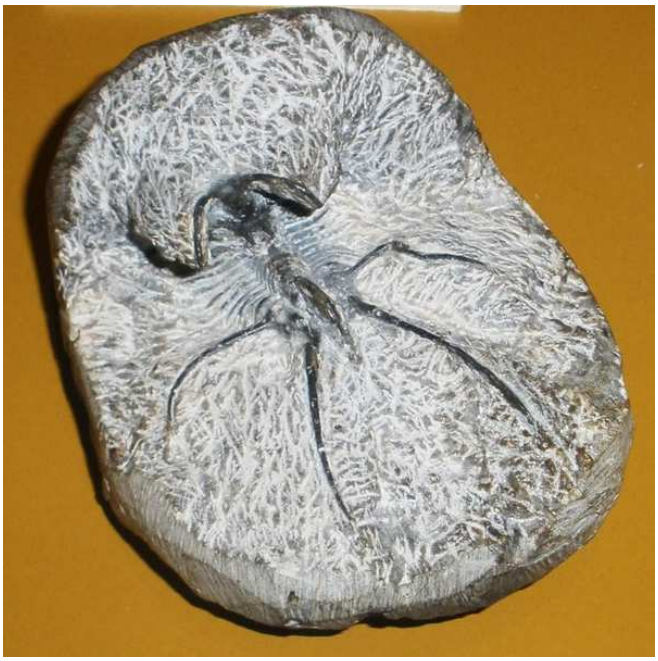


Foto real del fósil: [Ghedoghedo, CC BY-SA 3.0].

1. Nombre y significado. *Ceratarges* alude a sus cuernos: la raíz griega *ceras* significa «cuerno», y pocas veces un nombre científico ha sido tan literal. Basta mirar su cabeza, erizada de espinas curvas, para entenderlo. La especie tipo del género es *Ceratarges armatus*, descrita originalmente en el siglo XIX a partir de material alemán.

2. Clasificación. Trilobite del orden Lichida y la familia Lichidae. Los líguidos eran trilobites de cuerpo muy ornamentado, y *Ceratarges* es uno de los miembros más espectaculares y espinosos de todo el grupo.

3. Cuándo vivió. Devónico medio a tardío, con gran parte de sus especies en el Eifeliense (Devónico medio), hace unos 393 a 387 millones de años.

4. Dónde vivió. Fondos marinos de lo que hoy es Europa occidental (Alemania, Bélgica y la región ardeno-renana) y el norte de África (Marruecos, con localidades famosas como Jebel Zireg y la zona de Alnif). Vivía en mares tropicales poco profundos, sobre fondos donde se alimentaba entre los sedimentos.

5. Tamaño y peso. Las fuentes clásicas citan promedios en torno a 10 cm de largo y 9 cm de ancho contando las espinas, pero hay que leer esa cifra con cuidado: muchos ejemplares completos descritos en la literatura moderna son más pequeños, de 3 a 6,5 cm, y las especies marroquíes medidas suelen rondar los 4–6,5 cm. Se declara aquí el rango completo (unos 4–10 cm según especie y según se midan las espinas) porque las fuentes no coinciden en una sola cifra. Su peso, de gramos, nunca se ha estimado.

6. Anatomía. Cuerpo de trilobite clásico en tres partes —cefalón (cabeza), tórax segmentado y pigidio (cola)—, pero cubierto de una armadura de espinas extraordinaria: espinas genales larguísimas que en algunas especies llegan hasta el borde trasero del pigidio, espinas sobre los segmentos del tórax, espinas en el pigidio y, en algunas formas, espinas que llevan a su vez espinitas encima. El hipostoma (la placa bucal) se conserva en algunos ejemplares marroquíes preparados con las espinas libres en el aire.

7. Armas y defensas naturales. Era un puercoespín marino: su bosque de espinas hacía que tragarlo fuera una pésima idea para cualquier depredador. Esa es la interpretación más aceptada de su ornamentación extrema, aunque las espinas también pudieron ayudar a repartir su peso sobre fondos blandos, como unas raquetas de nieve en miniatura.

8. Sentidos. Tenía ojos compuestos en el cefalón, propios de los trilobites, con los que detectaría movimiento y cambios de luz sobre el fondo. Lo que la ciencia aún no sabe es el detalle de su visión en este género, porque los ojos no siempre se conservan en los ejemplares espinosos preparados.

9. Cómo se movía. Caminaba sobre el fondo marino con sus patas articuladas, ocultas bajo el exoesqueleto, y probablemente podía nadar torpemente en caso de urgencia, como otros trilobites. La mayor parte de su vida transcurriría a ras de fondo.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Como la mayoría de los trilobites bentónicos, se alimentaría de materia orgánica del sedimento, de pequeños invertebrados y de restos que procesaba con sus patas y su placa bucal. No era un cazador activo: era un recolector del fondo.

11. Comportamiento. Lo que la ciencia aún no sabe es casi todo su comportamiento: no hay pistas fósiles de grupo ni de cuidados. Sí hay una ventana íntima a su vida individual: se conoce un ejemplar con una espina occipital deformada por una lesión sufrida en vida y luego curada, la huella de que sobrevivió a un mal encuentro y siguió creciendo.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe: no existe ninguna evidencia de comunicación entre trilobites de este género.

13. Reproducción y crías. Como todos los trilobites, crecería por mudas sucesivas del exoesqueleto, desde larvas diminutas hasta el adulto espinoso. No se conoce una serie completa de crecimiento asignada con seguridad a *Ceratarges*, y sobre su reproducción —puesta de huevos, como en los artrópodos marinos actuales— no hay evidencia directa.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe: no se puede fechar la vida de un trilobite concreto, aunque el número de mudas sugiere una vida de varios años, en la línea de otros trilobites estudiados. Esa cifra es una inferencia general, no un dato de este género.

15. Depredadores, rivales y presas. En los mares devónicos lo acechaban cefalópodos, peces acorazados y otros artrópodos grandes; su lesión curada demuestra que los ataques ocurrían de verdad. Sus «presas» eran el detrito y la microfauna del fondo. Sus rivales, los demás trilobites y animales bentónicos que explotaban el mismo sedimento.

16. Adaptaciones. Su adaptación definitoria es la hiperspinosidad: llevar la defensa pasiva al extremo, con espinas sobre espinas. Es la misma época en la que muchos grupos marinos se acorazan o se erizan, en plena carrera de armamentos del Devónico.

17. Evolución y parientes vivos. Los trilobites desaparecieron por completo a finales del Pérmico, mucho después de *Ceratarges*, y no tienen descendientes directos. Sus parientes vivos más cercanos entre los artrópodos son los quelicerados —arañas, escorpiones y cangrejos herradura— según la interpretación más aceptada del árbol de los artrópodos.

18. Descubridor del primer fósil. El género lo erigió G. Gürich en 1901, en un trabajo sobre una nueva especie de «Lichas» del Devónico y sobre ese grupo en general. La especie tipo, *C. armatus*, venía de material alemán descrito en el siglo XIX, y las especies marroquíes modernas las describieron sobre todo Van Viersen y Prescher en 2011.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. Los ejemplares marroquíes de *Ceratarges*, preparados con las espinas libres, son piezas de museo en todo el mundo: la foto real de esta ficha es un ejemplar del Natural History Museum de Maastricht, y hay material destacado en el Muséum national d'Histoire naturelle de París y en el Field Museum de Chicago, entre otros.

20. Causa de su desaparición. El género desapareció en el Devónico tardío, en el contexto de las crisis que redujeron drásticamente la diversidad de trilobites (eventos Kellwasser y Hangenberg). Los líguidos espinosos no cruzaron al Carbonífero.

21. Debate científico abierto. La función de su espinosidad extrema sigue debatiéndose (defensa, soporte sobre fondos blandos o ambas), y su taxonomía está en revisión activa: en 2011 se describieron varias especies marroquíes nuevas (*C. aries*, *C. ziregensis*, *C. koumalii*, *C. cognatus*) y se sigue discutiendo qué formas son especies reales y cuáles variación dentro de una misma especie.

22. Dato curioso. Una de sus especies se llama *Ceratarges aries*, «carnero», porque sus espinas de la cabeza recuerdan los cuernos enroscados de un carnero; y es tan rara que en su localidad tipo representaba apenas el 5 % de los ejemplares de su género.

CHEIRACANTHUS

**Cheiracanthus murchisoni* Agassiz, 1835*



Ilustración: Cheiracanthus en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL



Foto real del fósil: [Ghedoghedo, CC BY-SA 3.0].

1. Nombre y significado. *Cheiracanthus* viene del griego *kheír*, «mano», y *akantha*, «espina»: «espina de mano», un guiño a las espinas que protegían sus aletas. La especie tipo, *murchisoni*, honra al geólogo Roderick Murchison, figura central de la geología del Devónico escocés.

2. Clasificación. Pez acantodio —el grupo de los llamados «tiburones espinosos»— del orden Acanthodiformes y la familia Cheiracanthidae, que lleva su nombre. Los acantodios son hoy considerados, en su mayoría, peces del tronco de los cartilaginosos, parientes lejanos de la línea de los tiburones.

3. Cuándo vivió. Devónico medio, en las rocas de la cuenca orcadiana de Escocia (el Eifeliense–Givetiense, hace unos 393 a 383 millones de años).

4. Dónde vivió. Lagos y ríos de agua dulce del norte de Escocia: sus fósiles completos solo aparecen en las rocas del Devónico medio escocés (como la cantera de pizarra de Achanarras, en Caithness), pero sus escamas pequeñas y ornamentadas, inconfundibles, aparecen por todo el mundo, hasta la Antártida, lo que indica una distribución mucho mayor de la que cuentan los cuerpos completos.

5. Tamaño y peso. Un pez de cuerpo profundo de unos 30 cm de longitud (12 pulgadas en las fuentes clásicas). Su peso no se ha estimado de forma fiable.

6. Anatomía. Cuerpo alto y profundo, cabeza roma y cola levantada (heterocerca, con el lóbulo superior mayor). A diferencia de muchos acantodios, tenía una sola aleta dorsal. Todas sus aletas, salvo la caudal, iban protegidas al frente por una espina robusta. El cuerpo estaba cubierto de escamitas con un relieve ornamentado muy característico, que es lo que permite identificarlo en medio mundo a partir de piezas microscópicas.

7. Armas y defensas naturales. Sus espinas de las aletas eran su escudo: un depredador que intentara tragarlo se encontraba un pez erizado por los bordes. Sumadas a su cuerpo profundo, difícil de abarcar con la boca, formaban una defensa pasiva muy completa.

8. Sentidos. Nadaba en aguas medias de lagos y ríos capturando presas pequeñas con sus mandíbulas abiertas, lo que sugiere un uso activo de la vista y de la línea lateral. No hay datos específicos de sus órganos sensoriales más allá de la anatomía general de la cabeza conservada en los fósiles escoceses.

9. Cómo se movía. Era un nadador de media agua, ni de fondo ni de superficie: se desplazaba con la cola heterocerca y se estabilizaba con las aletas protegidas por espinas, en el estilo de crucero tranquilo de los lagos devónicos.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Capturaba presas pequeñas en plena agua con una boca que se abría ampliamente. Los acantodios de su tipo llevaban dientes pequeños, a menudo limitados a la mandíbula inferior, adecuados para animales blandos y diminutos: crustáceos pequeños, larvas y otros invertebrados acuáticos.

11. Comportamiento. Lo que la ciencia aún no sabe es su vida social. Por su anatomía sería un pez activo de la columna de agua, probablemente desplazándose entre zonas de alimentación de los lagos orcadianos, cuyos niveles cambiaban con las estaciones, pero no hay evidencia fósil directa de bancos ni de migraciones en este género.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe: no hay ninguna evidencia conservada sobre comunicación en acantodios.

13. Reproducción y crías. Lo que la ciencia aún no sabe: no se conocen huevos ni juveniles identificados como *Cheiracanthus*. La reproducción se infiere de su grupo, con fecundación en el agua, pero no está documentada en el género.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe: no hay estudios de edad publicados para este género, aunque sus escamas —que crecían con el pez— son en teoría el archivo donde esa información podría leerse en el futuro.

15. Depredadores, rivales y presas. En los lagos de Escocia convivía con peces pulmonados, sarcopterigios y artrodiros que podían cazarlo, y con una multitud de acantodios menores. Sus presas eran los invertebrados pequeños de media agua; sus rivales, los demás peces planctívoros e insectívoros del lago.

16. Adaptaciones. Su diseño era el del especialista equilibrado: cuerpo profundo para maniobrar, una sola aleta dorsal (simplificando el plan familiar), espinas defensivas y unas escamas ornamentadas tan distintivas que hoy sirven a los geólogos para datar rocas en varios continentes.

17. Evolución y parientes vivos. Los acantodios desaparecieron a finales del Pérmico y no dejaron descendientes directos, pero ocupan un lugar clave cerca del origen de los peces cartilaginosos: sus parientes vivos más cercanos, en sentido amplio, son los tiburones y las rayas.

18. Descubridor del primer fósil. El género lo estableció Louis Agassiz en 1835, en la época fundacional del estudio de los peces fósiles escoceses. Sus tres especies clásicas fueron redescritas a fondo en 2020 por Burrow, den Blaauwen y Newman, en un trabajo que sigue siendo la referencia moderna del género.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. Los ejemplares completos escoceses son piezas clásicas de museo: la foto real de esta ficha corresponde a un fósil expuesto en el Museo de Historia Natural de Bruselas, y hay material destacado en el Natural History Museum de Londres, que alberga un conocido *Cheiracanthus latus*.

20. Causa de su desaparición. El género dejó de existir en el Devónico, dentro del declive general de los acantodios de agua dulce y de las crisis ambientales del periodo, aunque el grupo entero sobrevivió aún decenas de millones de años hasta desaparecer en la gran crisis de finales del Pérmico.

21. Debate científico abierto. La posición de los acantodios en el árbol de los peces sigue siendo uno de los debates clásicos: durante décadas se les acercó a los peces óseos por rasgos del cráneo, pero la investigación reciente los sitúa mayoritariamente en el tronco de los cartilaginosos. También se debate si las familias de acantodiformes son grupos naturales o simples «grados» evolutivos.

22. Dato curioso. Aunque su cuerpo completo solo se conoce de Escocia, sus escamitas ornamentadas han aparecido hasta en la Antártida: *Cheiracanthus* es un pez al que la ciencia conoce mejor por sus escamas viajeras que por sus retratos de cuerpo entero.

CHEIROLEPIS

**Cheirolepis trailli* Agassiz, 1835*



Ilustración: Cheirolepis en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL

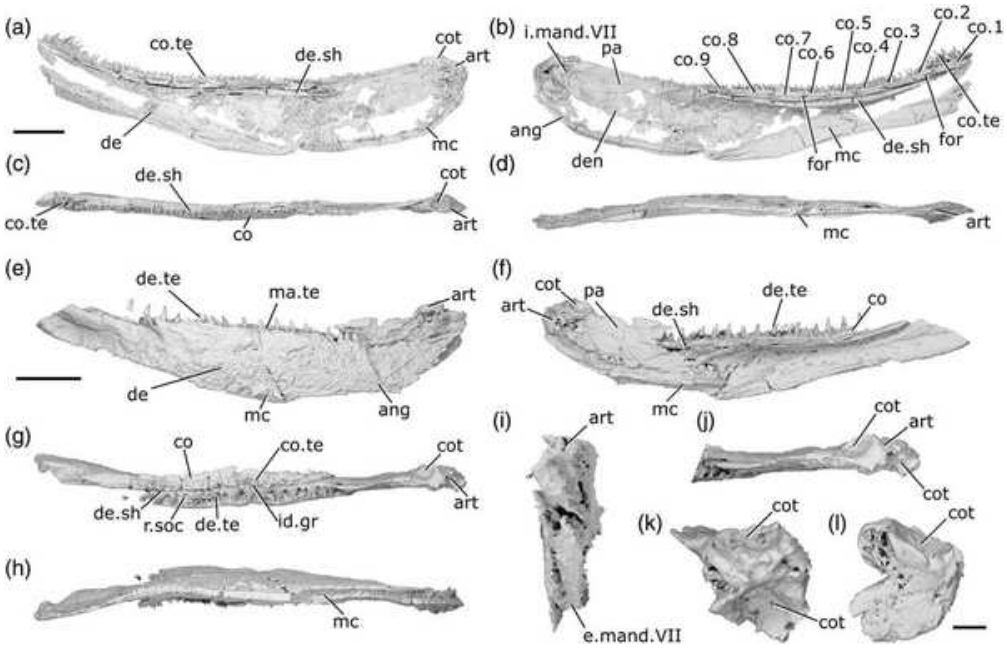


Foto real del fósil: [Ben Igielman, Rodrigo Tinoco Figueroa, Robert R. Higgins, Stephanie E. Pierce, Michael I. Coates, Emily M. Troyer, Vincent Fernandez y Kathleen Dollman, CC BY 4.0].

1. Nombre y significado. *Cheirolepis* une el griego *kheír*, «mano», con *lepís*, «escama»: «escama de mano», en alusión a la peculiar disposición de sus escamas y aletas. La especie tipo, *trailli*, fue descrita por Agassiz en 1835 a partir de material escocés.

2. Clasificación. Pez de aletas radiadas (actinopterigio), el único género conocido de la familia Cheirolepididae y del orden Cheirolepidiformes. Es uno de los actinopterigios más basales del Devónico y el primero en mostrar el juego «estándar» de huesos dérmicos del cráneo que luego llevaría todo el grupo: en cierto sentido, es el acta de nacimiento de los peces de aletas radiadas,

hoy el grupo de vertebrados más diverso del planeta.

3. Cuándo vivió. Devónico, del Devónico medio al tardío (su registro seguro arranca en el Eifeliense), hace aproximadamente entre 393 y 359 millones de años según la especie.

4. Dónde vivió. Europa y América del Norte: Escocia (los lagos de la cuenca orcadiana) y Canadá (entre otros lugares, la famosa fauna de Miguasha, en Quebec, con *C. canadensis*). Vivía en aguas dulces y estuarios, en lagos y desembocaduras fluviales.

5. Tamaño y peso. Un depredador de unos 55 cm de longitud (22 pulgadas). Su peso no se ha estimado de forma fiable en las fuentes.

6. Anatomía. Cuerpo fusiforme e hidrodinámico, cubierto de escamas ganoides pequeñas y triangulares con una estructura en capas —superficie de ganoína sobre dentina y una placa basal de hueso— típica de los primeros peces óseos. Tenía aletas bien desarrolladas que le daban velocidad y estabilidad, una cola fuertemente heterocerca y unas mandíbulas llenas de dientes afilados que podían abrirse de forma extraordinaria.

7. Armas y defensas naturales. Su arma era la boca: dientes puntiagudos y una apertura enorme que le permitía tragar presas de hasta dos tercios de su propio tamaño. Su defensa, la velocidad: era un pez construido para arrancar y escapar, no para acorazarse.

8. Sentidos. Era un cazador visual: el tamaño de sus ojos indica que localizaba a sus presas por la vista, como confirma también su cuerpo de nadador activo. La línea lateral completaría el cuadro sensorial, detectando movimientos en el agua.

9. Cómo se movía. Nadaba como un depredador de persecución: cuerpo rígido e hidrodinámico, empuje de la cola heterocerca y aletas radiadas bien desarrolladas actuando como estabilizadores de alta precisión. Es el plan corporal que luego heredarían miles de peces.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Depredador activo de otros peces y de animales acuáticos de buen tamaño: su mandíbula de apertura extrema está pensada para engullir presas grandes de un solo movimiento, no para picotear. En los lagos escoceses, los acantodios y otros peces pequeños serían su menú habitual.

11. Comportamiento. Todo en su anatomía habla de un cazador solitario y veloz de aguas abiertas de lagos y estuarios, al estilo de un lucio o una barracuda de agua dulce. Lo que la ciencia aún no sabe es su comportamiento social o reproductivo fino: no hay fósiles que lo muestren en grupo.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe: no existe evidencia conservada de comunicación en este género.

13. Reproducción y crías. Lo que la ciencia aún no sabe: no se conocen puestas ni juveniles asignados con seguridad a *Cheirolepis*. Se reproduce por inferencia de grupo —fecundación externa en el agua, como la mayoría de los actinopterigios—, sin prueba directa en el género.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe: no hay estudios de edad publicados para este género.

15. Depredadores, rivales y presas. Sus presas: peces menores, incluidos acantodios como *Cheiracanthus*, con el que compartía los lagos escoceses. Sus rivales y posibles depredadores: los grandes sarcopterigios y peces pulmonados de esos mismos lagos, de mayor tamaño que él.

16. Adaptaciones. Su gran innovación fue el nuevo diseño de cráneo actinopterigio «estándar» combinado con una mandíbula capaz de abrirse muchísimo: más apertura, presas más grandes. Esa fórmula —cráneo cinético y boca enorme— es una de las claves del éxito posterior de los peces de aletas radiadas.

17. Evolución y parientes vivos. Es un miembro temprano de la línea que hoy domina las aguas: sus parientes vivos son todos los peces de aletas radiadas actuales —decenas de miles de especies—, de los que *Cheirolepis* es un antepasado estructural lejano, no un antecesor directo de ninguna especie concreta.

18. Descubridor del primer fósil. El género lo estableció Louis Agassiz en 1835, a partir del material escocés de la Arenisca Roja Antigua, en los años en que el naturalista Hugh Miller y sus contemporáneos estaban revelando al mundo la «era de los peces» de Escocia.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. Sus fósiles se conservan en las grandes colecciones de peces devónicos: el Natural History Museum de Londres guarda ejemplares cuyas mandíbulas han sido estudiadas recientemente con técnicas de imagen avanzadas —la foto real de esta ficha muestra esas mandíbulas fósiles de *C. trailli*— y el material canadiense de *C. canadensis* se asocia al sitio patrimonial de Miguasha, en Quebec.

20. Causa de su desaparición. El género dejó de existir al final del Devónico, en las crisis que cerraron el periodo (evento Hangenberg), aunque su linaje —los actinopterigios— no solo sobrevivió: acabó convirtiéndose en el grupo de vertebrados más exitoso de las aguas.

21. Debate científico abierto. Se debate qué candidato merece ser «el primer actinopterigio verdadero»: algunos fósiles más antiguos propuestos son fragmentos discutidos, y *Cheirolepis*, del Devónico medio, sigue siendo para muchos el actinopterigio indiscutible más antiguo con el cráneo completo del grupo. También se sigue refinando la lista de especies válidas del género entre el material europeo y el norteamericano.

22. Dato curioso. Podía tragar presas de dos tercios de su propio tamaño: imagina un pez de medio metro engullendo otro de más de 30 centímetros de una sola apertura de mandíbulas. Esa boca desproporcionada es su firma en el registro fósil.

CHONETES

**Chonetes* Fischer de Waldheim, 1830*



Ilustración: Chonetes en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL



Foto real del fósil: [Dwergenpaartje, CC BY-SA 3.0].

1. Nombre y significado. *Chonetes* es un nombre clásico de la paleontología del siglo XIX para un braquiópodo diminuto y cóncavo-convexo, con forma de pequeña concha semicircular. Atención: el género fue usado históricamente de forma muy amplia, y muchas especies antes llamadas *Chonetes* han pasado a otros géneros de conétidos (*Protochonetes*, *Pleurochonetes* y otros), por lo que el nombre cubre en la literatura antigua mucho más que el género en sentido estricto.

2. Clasificación. Braquiópodo (un animal con concha de dos valvas, pero sin parentesco con los moluscos bivalvos) de la clase Strophomenata, orden Productida, familia Chonetidae y subfamilia

Chonetinae. Es el género que da nombre a toda la familia de los conétidos, los braquiópodos pequeños y planos que tapizaron los fondos paleozoicos.

3. Cuándo vivió. El género en sentido amplio tiene un rango enorme: del Ordovícico tardío al Jurásico medio, según la Paleobiology Database recogida por Wikipedia. Sus faunas más famosas y abundantes son las del Devónico, cuando los conétidos eran ubicuos en los mares de medio mundo. Ese rango tan largo refleja también el uso histórico y amplio del nombre.

4. Dónde vivió. Mares poco profundos de prácticamente todo el mundo paleozoico: Europa, América del Norte y del Sur (con especies descritas, por ejemplo, en Colombia), Asia y Australasia. En el Devónico era un habitante típico de los fondos blandos, donde podía yacer sin pedúnculo, apoyado sobre el sedimento.

5. Tamaño y peso. Un braquiópodo realmente pequeño: las conchas típicas miden del orden de 1 a 3 cm de anchura, y el ejemplar de la foto real de esta ficha, un *Chonetes gracilis* de Polonia, mide solo 13 mm a lo largo del eje. Su peso, de apenas gramos o menos, nunca se ha estimado.

6. Anatomía. Concha semicircular, de perfil bajo y concavo-convexa: la valva ventral (pedicular) es convexa y la dorsal, plana o cóncava, encajando sobre ella como una tapa. La superficie lleva costillas radiales finas y numerosas —en algunos ejemplares neozelandeses asignados a formas cercanas se cuentan alrededor de 90—, y a lo largo de la charnela llevaba una fila de espinas huecas que lo ayudaban a equilibrarse y anclarse sobre fondos blandos. Dentro, el animal era casi todo lofóforo: un órgano en forma de brazos enrollados con el que filtraba el agua.

7. Armas y defensas naturales. Su defensa era la concha calcárea y su talento para pasar desapercibido: pequeño, plano y pegado al fondo, ofrecía poca recompensa a un depredador. Las espinitas de la charnela, más que armas, eran un sistema de anclaje que evitaba que la corriente lo volcara o lo enterrara.

8. Sentidos. Los braquiópodos tienen sistemas sensoriales muy simples, con células sensibles concentradas cerca del borde de las valvas, y los braquiópodos vivos reaccionan ante cambios bruscos de luz cerrando la concha. Aplicado a *Chonetes*, ese es el cuadro razonable; los detalles específicos del género no se conservan.

9. Cómo se movía. No se movía: era un animal sésil de adulto. Su única «mudanza» ocurría en la fase larvaria, cuando una larva nadadora, llevada por las corrientes, buscaba un fondo adecuado donde fijarse —o, en su caso, posarse— para siempre.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Era un filtrador: abría ligeramente las valvas y hacía circular el agua sobre el lofóforo, cuyos cilios atrapaban el fitoplancton y las partículas orgánicas en suspensión y los conducían a la boca. No cazaba, no perseguía: comía lo que el mar le servía sobre su fondo.

11. Comportamiento. Vivía a ras de fondo en comunidades que podían ser muy numerososas: los conétidos aparecen a menudo en grandes acumulaciones de conchas, formando verdaderas alfombras sobre el sedimento. No tenía pedúnculo funcional de adulto, así que yacía libre sobre el sustrato blando, estabilizado por sus espinas.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe —y en un braquiópodo es razonable decir que no aplicaría en sentido animal complejo—: no existe evidencia de comunicación entre individuos; cada ejemplar filtraba su parcela de agua en silencio.

13. Reproducción y crías. Por analogía con los braquiópodos actuales, liberaría sus células reproductoras al agua, donde ocurriría la fecundación, y de los huevos saldrían larvas nadadoras de vida corta que luego se fijaban al fondo. No hay larvas fósiles asignadas a *Chonetes*: este punto es biología comparada, no registro directo.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe: nadie ha medido la longevidad de *Chonetes*; las líneas de crecimiento de conchas parecidas sugieren vidas de pocos años en braquiópodos pequeños, pero esa cifra no está demostrada para el género.

15. Depredadores, rivales y presas. Sus enemigos serían los animales del fondo capaces de abrir o tragar conchas pequeñas: peces bentónicos, artrópodos y otros invertebrados depredadores del Devónico. No tenía presas: su «competencia» eran los demás filtradores del fondo —otros braquiópodos, briozoos y esponjas— que compartían el mismo plancton.

16. Adaptaciones. Su adaptación maestra era vivir sin anclaje sobre fondos blandos donde otros braquiópodos no podían fijarse: perfil bajo, forma de «balsa» y espinas de equilibrio a lo largo de la charnela. Esa solución le abrió los inmensos fondos fangosos de los mares paleozoicos.

17. Evolución y parientes vivos. Los braquiópodos fueron el grupo dominante de animales con concha del Paleozoico; hoy sobreviven unos pocos cientos de especies, muy lejos de su esplendor. Los parientes vivos de *Chonetes* son los braquiópodos actuales en sentido amplio, aunque su familia concreta desapareció con el Paleozoico.

18. Descubridor del primer fósil. El género lo estableció Fischer de Waldheim en 1830, en los albores de la paleontología de invertebrados. Con el tiempo, el nombre se convirtió en un cajón donde cabían decenas de especies de varios continentes, que los especialistas de los siglos XX y XXI han ido repartiendo entre géneros nuevos y más precisos.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. *Chonetes* es un fósil «de manual»: aparece en guías clásicas de identificación y en vitrinas de museos de todo el mundo. La foto real de esta ficha muestra un molde interno de *Chonetes gracilis* recogido cerca de Kielce, Polonia, y son famosos también los materiales devónicos de Nueva Zelanda (Reefton y río Baton) y de la Formación Floresta, en Colombia.

20. Causa de su desaparición. El género, en su uso amplio, cruzó varias grandes crisis y se fue apagando con el declive general de los braquiópodos estrofoménidos; su registro llega hasta el Jurásico medio según las bases de datos, aunque las formas devónicas clásicas desaparecieron mucho antes, con los relevos de faunas posteriores al Devónico y al Carbonífero.

21. Debate científico abierto. Es uno de los géneros con más debate taxonómico de esta tanda: identificar un conétido hasta género o especie es notoriamente difícil, y los especialistas llevan décadas discutiendo cómo clasificar y nombrar estos taxones. Especies de Nueva Zelanda antes llamadas *Chonetes* son hoy *Protochonetes* o formas con interrogante, y el propio rango temporal del género depende de qué asignaciones se acepten.

22. Dato curioso. Con ser tan pequeño, *Chonetes* da nombre a toda una familia y a un tipo entero de braquiópodo: cada vez que un paleontólogo dice «conétido» está nombrando, sin salir de casa, a este animalito de un centímetro que tapizó los mares de medio planeta.

CLADOSELACHE

**Cladoselache* Dean, 1894*

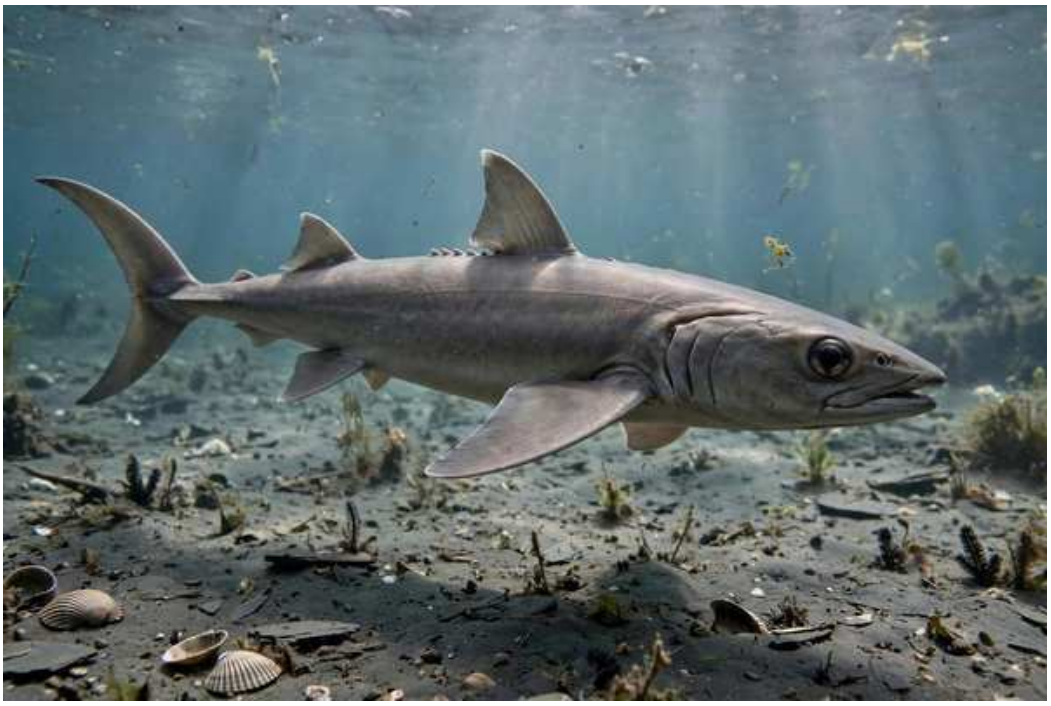


Ilustración: Cladoselache en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL



Foto real del fósil: [James St. John, CC BY 2.0].

1. Nombre y significado. *Cladoselache* significa, en la interpretación tradicional recogida por la literatura, algo así como «tiburón de ramas», en alusión a la forma de sus dientes con varias cúspides. Es el tiburón primitivo más famoso del Devónico y uno de los peces cartilaginosos antiguos mejor conocidos.

2. Clasificación. Es un condrictio primitivo, un pez de esqueleto cartilaginoso emparentado lejanamente con los tiburones actuales. Las clasificaciones recientes lo acercan a los simoríiformes, un grupo extraño de condrictios antiguos, y posiblemente esté más cerca de las quimeras modernas que de los tiburones verdaderos. Pertenece a la familia Cladoselachidae y al orden Cladoselachiformes.

3. Cuándo vivió. Vivió en el Devónico tardío, en el piso Fameniano, hace aproximadamente entre 372 y 359 millones de años. Sus fósiles clásicos proceden de capas del final del Devónico de Norteamérica.

4. Dónde vivió. Nadaba en el mar tropical que cubría lo que hoy es Ohio, junto a la orilla sur del actual lago Erie, en Estados Unidos. Sus restos más famosos vienen de la lutita de Cleveland (Cleveland Shale), una roca oscura que conservó sus cuerpos con un detalle asombroso.

5. Tamaño y peso. El esqueleto indiscutible más grande mide alrededor de 2,0 metros de longitud; la mayoría de los ejemplares eran mucho más pequeños, en torno a 1 metro o menos. Era, por tanto, un depredador de tamaño comparable a un tiburón actual mediano. El peso no se conoce y no se estima aquí sin base publicada.

6. Anatomía. Tenía el cuerpo hidrodinámico de un tiburón moderno de la familia de los marrajos: fusiforme, con la cola profundamente ahorquillada en forma de media luna, dos aletas dorsales —la primera precedida por una espina robusta y curvada—, grandes aletas pectorales y aletas pélvicas bajas. Su boca estaba al frente de la cabeza, no debajo como en la mayoría de los tiburones actuales, y sus ojos y cápsulas nasales eran grandes y adelantados. Su esqueleto era de cartílago teselado, un mosaico de plaquitas calcificadas único de los condrictios.

7. Armas y defensas naturales. Sus armas eran filas de dientes de varias cúspides, ideales para retener presas escurridizas, y la espina que precedía a su primera aleta dorsal. Su mejor defensa era la velocidad: un cuerpo pensado para nadar rápido y de forma ágil.

8. Sentidos. Tenía ojos grandes, señal de un cazador que dependía mucho de la vista, y un olfato desarrollado a juzgar por sus grandes cápsulas nasales. Como otros condrictios, percibiría las vibraciones del agua con la línea lateral; los detalles finos de sus sentidos no se conservan.

9. Cómo se movía. Era un nadador activo y veloz de mar abierto: la cola en media luna, el pedúnculo caudal estrecho y con quillas laterales y el cuerpo fusiforme son el equipamiento clásico de un pez que persigue a sus presas a plena carrera, parecido en ecología a los marrajos actuales.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Era un depredador carnívoro. La prueba es directa y espectacular: en el interior de ejemplares de Cleveland se conservaron contenidos estomacales con peces, artrópodos parecidos a camarones y animales vermiformes primitivos. Algunos peces aparecían ingeridos empezando por la cola, un detalle que delata capturas rápidas en plena persecución. Engullía a sus presas enteras, sujetándolas con sus dientes de varias puntas.

11. Comportamiento. Se interpreta como un cazador solitario y activo de aguas abiertas, siempre en movimiento. Que tantos ejemplares se conservaran juntos en Cleveland responde a las condiciones excepcionales de aquel fondo marino, no necesariamente a una vida en grupo.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe. No existe evidencia fósil de cómo se comunicaban entre sí los individuos de *Cladoselache*.

13. Reproducción y crías. Aquí hay un misterio famoso: no se le han encontrado los órganos copuladores (pterigopodios) que tienen los tiburones machos actuales, así que no está claro si su fecundación era interna como la de ellos. Lo que la ciencia aún no sabe cómo se reproducía exactamente.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe. No hay estimaciones publicadas y

verificadas de su longevidad.

15. Depredadores, rivales y presas. Sus presas documentadas son peces pequeños, artrópodos marinos y otros animales blandos de aquel mar. En la cúspide de ese ecosistema estaban los grandes placodermos artrodiros, como los parientes de *Dunkleosteus*, que habrían sido sus rivales más temibles y sus posibles depredadores cuando *Cladoselache* era joven o de menor tamaño.

16. Adaptaciones. Combinaba rasgos antiguos y sorprendentemente modernos: cuerpo de tiburón velocista, pero sin la suspensión mandibular suelta ni el recambio acelerado de dientes de los tiburones actuales, y con una articulación de la mandíbula de tipo antiguo, compartida solo con unos pocos tiburones actuales como el tiburón anguila.

17. Evolución y parientes vivos. No es ancestro directo de ningún tiburón actual: es una rama temprana del árbol de los peces cartilaginosos. Según los estudios recientes, sus parientes vivos más cercanos podrían ser las quimeras de aguas profundas, más que los tiburones y las rayas.

18. Descubridor del primer fósil. El género fue erigido por Bashford Dean en 1894, en su trabajo sobre la morfología de *Cladoselache* publicado en el *Journal of Morphology*. Las especies clásicas se habían descrito antes a partir de dientes y restos con otros nombres, como los de John Strong Newberry en 1888 y 1889.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. Cleveland regaló más de un centenar de ejemplares, algunos con huellas de piel, fibras musculares y órganos internos como los riñones: una conservación casi imposible para un animal de cartílago. Ejemplares completos de *C. fyleri* se exhiben en el Museo Americano de Historia Natural de Nueva York, y material destacado se conserva también en el Museo de Historia Natural de Cleveland.

20. Causa de su desaparición. Desapareció al final del Devónico, en el contexto de las crisis ambientales que cerraron el periodo, con mares que perdían oxígeno y ecosistemas enteros en retroceso. No se ha publicado una causa única y específica para este género.

21. Debate científico abierto. Su posición exacta en el árbol de los condrictios sigue debatiéndose: durante el siglo XX se lo trató como un elasmobranquio primitivo, pariente de tiburones y rayas, pero los estudios recientes del cráneo, las espinas dorsales y las aletas lo acercan a los simoríiformes y a la rama de las quimeras. También se debate cuántas especies son válidas: algunos autores reconocen cerca de una decena, mientras que una revisión citada en la literatura consideró el género monoespecífico, con solo *C. fyleri* válida.

22. Dato curioso. Es uno de los poquísimos «tiburones» fósiles del que no solo tenemos el esqueleto: en Cleveland se conservaron hasta sus riñones y fibras musculares, como si aquel mar hubiera hecho una fotografía interna de un animal que, al ser de cartílago, casi nunca deja fósiles completos.

CLIMATIUS

**Climatius reticulatus* Agassiz, 1845*



Ilustración: Climatius en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL

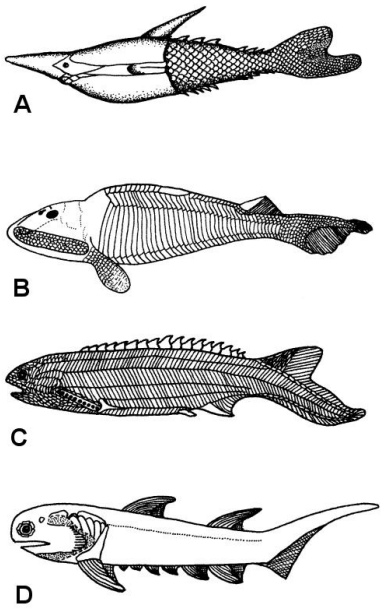


Foto real del fósil: [Jon Houseman, CC BY-SA 3.0, vía Wikimedia Commons].

1. Nombre y significado. *Climatius* viene del griego *klíma*, «gradación» o «escala». Es uno de los «tiburones espinosos» más conocidos, aunque no era un tiburón verdadero: pertenecía a los acantodios, un grupo hermano de los peces cartilaginosos.

2. Clasificación. Es un acantodio de la familia Climatiidae. Los acantodios se sitúan hoy cerca del origen de los peces cartilaginosos. Nota de verificación: la revisión moderna del género (Burrow y colaboradores, 2015) cita la especie como descrita por Agassiz en 1844, mientras que la ficha taxonómica de Wikipedia la fecha en 1845; esta ficha declara ambas referencias y sigue la de la

ficha taxonómica.

3. Cuándo vivió. Vivió en el Devónico temprano, en el piso Lochkoviano, hace aproximadamente entre 419 y 411 millones de años. Ojo: restos que antes se le atribuían y se creían silúricos resultaron pertenecer a otro género, *Nostolepis*.

4. Dónde vivió. Sus fósiles proceden de Europa, con material clásico de Escocia estudiado en la revisión de 2015. Nadaba en los mares y ambientes acuáticos del Devónico temprano europeo.

5. Tamaño y peso. Era diminuto: unos 7,5 centímetros de longitud. Cabía en la palma de una mano, y su peso sería de apenas unos gramos, aunque no existe una estimación publicada que esta ficha pueda citar con seguridad.

6. Anatomía. Pequeño y alargado, con una potente aleta caudal, dos aletas dorsales, aleta anal y aletas pares pectorales y pélvicas, todas reforzadas con espinas. Su rasgo inconfundible es la batería de espinas: quince en total, incluidas cuatro parejas adicionales sin aleta a lo largo del vientre. Tenía ojos grandes y la mandíbula inferior armada con dientes afilados que se reemplazaban al desgastarse; la mandíbula superior, en cambio, carecía de dientes.

7. Armas y defensas naturales. Sus armas eran sus dientecillos inferiores para atrapar presas pequeñas. Su defensa era la contraria: convertirse en un bocado incómodo. Las quince espinas erizaban su cuerpo para desanimar a cualquier depredador que intentara tragarlo.

8. Sentidos. Sus ojos grandes indican que cazaba guiándose por la vista, una inferencia clásica recogida en las enciclopedias de referencia. Del resto de sus sentidos no hay datos específicos publicados.

9. Cómo se movía. Era un nadador activo: la cola potente y la abundancia de aletas estabilizadoras apuntan a un pez que se desplazaba con agilidad en la columna de agua, no a un habitante pasivo del fondo.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Cazaba probablemente peces más pequeños y crustáceos, a los que atrapaba con la mandíbula inferior dentada. Su tamaño modesto lo situaba a mitad de camino en la cadena alimentaria: cazador de lo pequeño, presa de lo grande.

11. Comportamiento. Lo que la ciencia aún no sabe en detalle. Por su anatomía se le reconstruye como un pez activo y visual, siempre en movimiento en busca de alimento, pero no hay evidencia directa de vida en grupo ni de otros comportamientos sociales.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe. No existe evidencia fósil de comunicación entre individuos de *Climatius*.

13. Reproducción y crías. Lo que la ciencia aún no sabe. No se conocen huevos ni crías atribuidos a este género; su reproducción se infiere solo por parentesco con otros peces primitivos con mandíbulas.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe. Nadie ha publicado una estimación de longevidad para un animal tan pequeño y antiguo a partir de sus fósiles.

15. Depredadores, rivales y presas. Sus presas eran peces diminutos y crustáceos. Sus depredadores, según las referencias clásicas, eran peces más grandes y cefalópodos de los mares devónicos, justo el tipo de enemigo contra el que servían sus espinas.

16. Adaptaciones. Su adaptación estrella es la defensa por espinas múltiples, incluidas las parejas ventrales sin aleta: un sistema barato y eficaz para un pez de 7,5 centímetros rodeado de depredadores mucho mayores.

17. Evolución y parientes vivos. Los acantodios desaparecieron sin dejar descendientes directos, pero están muy cerca del origen de los peces cartilaginosos: sus parientes vivos más próximos, en sentido amplio, son los tiburones, las rayas y las quimeras.

18. Descubridor del primer fósil. La especie tipo, *Climatius reticulatus*, fue descrita por Louis Agassiz en la década de 1840 (1844 según la revisión de Burrow y colaboradores de 2015; 1845 según la ficha taxonómica de referencia). El material escocés fue reestudiado a fondo en esa revisión de 2015 con nuevos datos histológicos y morfológicos.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. El material clásico procede del Devónico inferior de Escocia y ha servido durante más de un siglo para definir qué es un acantodio. Los ejemplares de referencia se conservan en colecciones paleontológicas británicas; no hay un único «fósil estrella» de museo asociado a este género en las fuentes consultadas.

20. Causa de su desaparición. El género dejó de existir tras el Devónico temprano y no se ha publicado una causa específica: su desaparición forma parte del recambio de las faunas de peces primitivos con mandíbulas a lo largo del Paleozoico.

21. Debate científico abierto. Hay dos frentes: su antigüedad —los supuestos restos silúricos se reasignaron a *Nostolepis*, dejándolo como exclusivamente devónico temprano— y la posición de los acantodios en el árbol de los vertebrados, que sigue ajustándose con cada nuevo estudio de su anatomía interna.

22. Dato curioso. Con solo 7,5 centímetros, *Climatius* llevaba quince espinas: proporcionalmente, era menos un pez y más un acerico nadador, un recordatorio de que en los mares del Devónico incluso lo más pequeño necesitaba una buena armadura.

CLYMENIA

**Clymenia* Swingle, 1939*



Ilustración: Clymenia en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL



Foto real del fósil: [Wikipek, CC BY 3.0].

1. Nombre y significado. *Clymenia* es el género que da nombre a todo un orden de cefalópodos, los climénidos, y a su familia, Clymeniidae. Las fuentes consultadas no ofrecen una etimología divulgativa segura del nombre, así que no se inventa aquí su significado literal.

2. Clasificación. Es un molusco cefalópodo amonoideo del orden Clymeniida y la familia Clymeniidae. Nota de verificación: la ficha taxonómica de referencia atribuye el género a Swingle, 1939, aunque especies clásicas suyas, como *Clymenia laevigata*, se asocian tradicionalmente a Münster en la literatura antigua y en los carteles de museo; se declara esta

discrepancia tal cual. Las especies listadas en la base de datos paleontológica son *C. laevigata* y *C. sedgwickii*.

3. Cuándo vivió. Es un fósil exclusivo del Devónico superior, del piso Fameniano, hace aproximadamente entre 372 y 359 millones de años. Los climénidos existieron solo en ese tramo final del Devónico: un grupo brillante y breve.

4. Dónde vivió. Sus fósiles se han encontrado en Europa y en Australia occidental. Vivía en mar abierto, en los océanos tropicales del Devónico tardío, lejos de la costa.

5. Tamaño y peso. Lo que la ciencia aún no sabe de forma consolidada para el género: las fuentes de referencia no dan una talla única verificada, porque el tamaño variaba entre especies y ejemplares. Los fósiles de *Clymenia laevigata* que se exhiben en museos son conchas enrolladas de tamaño modesto, de centímetros a pocas decenas de centímetros, pero esta ficha no fija una cifra que la literatura consultada no respalde como rango del género.

6. Anatomía. Su concha era evoluta, enrollada en espiral plana dejando ver las vueltas internas, a veces con costillas tenues; el vientre de la concha podía ser redondeado o afilado. Su rasgo único entre los amonoideos: el sifúnculo, el tubo que recorre las cámaras de la concha, iba por el lado dorsal, pegado al interior de las vueltas, en vez de ir por el vientre como en casi todos los demás amonoideos. La sutura entre cámaras era sencilla, con una amplia silla ventral y un lóbulo lateral ancho.

7. Armas y defensas naturales. No tenía armas ofensivas comparables a un pico documentado en fósil para este género; su defensa era la concha misma, una cámara blindada a la que el animal podía retraerse, y la maniobrabilidad que le daba controlar su flotabilidad llenando o vaciando las cámaras internas.

8. Sentidos. Por parentesco con los cefalópodos actuales y con el nautilo, se infiere que tenía ojos capaces de formar imágenes y un buen sentido químico del agua. Los detalles específicos de *Clymenia* no se conservan: lo que la ciencia aún no sabe en este punto es mucho.

9. Cómo se movía. Nadaba a propulsión a chorro, expulsando agua por su sifón corporal como los cefalópodos actuales, y regulaba su posición en la columna de agua ajustando el gas y el líquido de las cámaras de la concha. La posición dorsal de su sifúnculo interno es justo el centro de un debate clásico sobre cómo se orientaba al nadar.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Como otros amonoideos, se interpreta como un cazador de animales pequeños del mar abierto —crustáceos y otros invertebrados, y quizá peces pequeños— a los que sujetaba con sus tentáculos. No se conocen contenidos estomacales de este género.

11. Comportamiento. Lo que la ciencia aún no sabe en detalle. Se le reconstruye como un nadador pelágico, pero no hay evidencia directa de si formaba agregaciones, migraba o tenía hábitos estacionales.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe. Ningún fósil de climénido conserva evidencia de comunicación entre individuos.

13. Reproducción y crías. Lo que la ciencia aún no sabe para este género en concreto. Por analogía con los amonoideos mejor conocidos, pondría numerosos huevos pequeños de los que saldrían crías diminutas con concha inicial, pero es una inferencia general, no un dato de *Clymenia*.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe. No hay estimaciones publicadas de longevidad basadas en sus fósiles.

15. Depredadores, rivales y presas. En los mares famenienses compartía agua con grandes peces depredadores, incluidos placodermos y tiburones primitivos, que serían sus principales amenazas. Sus presas probables eran pequeños animales a la deriva o nadadores lentos del mar abierto.

16. Adaptaciones. Su adaptación insólita es el sifúnculo dorsal, una solución evolutiva que ningún otro gran grupo de amonoideos adoptó y que define a todos los climénidos. La concha evoluta y la sutura sencilla completaban un diseño ligero para la vida pelágica.

17. Evolución y parientes vivos. Los climénidos desaparecieron sin descendientes. El pariente vivo que mejor ayuda a imaginar a *Clymenia* es el nautilo, el único cefalópodo actual con concha externa enrollada, aunque pertenece a otra rama muy distinta.

18. Descubridor del primer fósil. Las fuentes consultadas atribuyen la erección formal del género a Swingle, 1939, mientras que sus especies clásicas proceden de descripciones del siglo XIX asociadas a Münster —el cartel del ejemplar de *Clymenia laevigata* de la foto de esta ficha lo cita como «(Münster)»—. La autoría exacta es parte de la discrepancia declarada en la sección 2.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. Un ejemplar de *Clymenia laevigata* se exhibe en la Galería de Paleontología y Anatomía Comparada de París, y otro, procedente de Góra Ostrówka, cerca de Kielce (Polonia), se muestra en colecciones polacas: es el fósil de la fotografía que acompaña a esta ficha.

20. Causa de su desaparición. Los climénidos se extinguieron al final del Fameniano, coincidiendo con las crisis del final del Devónico que golpearon con especial dureza a los amonoideos y a la vida de los mares abiertos.

21. Debate científico abierto. Dos debates: el funcional —qué implicaba el sifúnculo dorsal para la orientación y la natación del animal, el llamado «dilema de los climénidos»— y el taxonómico, sobre la autoría y la delimitación histórica del género entre las descripciones del siglo XIX y la atribución a Swingle, 1939.

22. Dato curioso. *Clymenia* hizo al revés lo que hacen casi todos sus parientes: mientras en los demás amonoideos el tubo interno de la concha baja por el vientre, en los climénidos sube por el lomo. Un solo detalle anatómico, girado 180 grados, basta para reconocer a todo un orden de cefalópodos.

COCCOSTEUS

**Coccosteus cuspidatus* Miller, 1841*



Ilustración: Coccosteus en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL



Foto real del fósil: [CryolophosaurusEllioti, CC BY 4.0].

1. Nombre y significado. *Coccosteus* une dos palabras griegas: *kókkos*, «baya», y *ostéon*, «hueso». Es el placodermo artrodiro modelo de los libros de texto: pequeño, bien conocido y pariente modesto del gigantesco *Dunkleosteus*.

2. Clasificación. Es un pez placodermo del orden Arthrodira, género tipo de la familia Coccosteidae, dentro del clado Coccosteomorphi. El género fue erigido por Louis Agassiz en 1843, y su especie tipo es *Coccosteus cuspidatus*, descrita por Miller en 1841.

3. Cuándo vivió. Vivió del Devónico medio al tardío, con un rango fósil de aproximadamente 393 a 359 millones de años. La especie tipo es además un fósil guía importante: en el norte de Escocia

solo aparece en los niveles de la caliza de Achanarras (Eifeliano superior) y por debajo de ellos.

4. Dónde vivió. Sus fósiles se han encontrado por toda Europa y Norteamérica. La mayoría procede de sedimentos de agua dulce —lagos y ríos del viejo continente de arenisca roja—, aunque una distribución tan amplia sugiere que también pudo entrar en aguas saladas.

5. Tamaño y peso. Era un placodermo pequeño: *Coccosteus cuspidatus* medía entre 29,6 y 39,4 centímetros de longitud, según la estimación moderna de referencia. Nada que ver con los varios metros de su pariente *Dunkleosteus*. Su peso no está estimado de forma fiable en las fuentes consultadas.

6. Anatomía. Cabeza y parte delantera del cuerpo cubiertas por una armadura de placas óseas, unida al tronco por una articulación móvil en el cuello —la firma de los artrodiros— y con otra articulación interna entre las vértebras del cuello y la parte posterior del cráneo que le permitía abrir aún más la boca. En vez de dientes verdaderos tenía placas dentales óseas que formaban un pico, mantenido afilado porque los bordes se rozaban entre sí al cerrar la boca. Sus ojos estaban más cerca del extremo del hocico que en *Dunkleosteus*.

7. Armas y defensas naturales. Su arma era ese pico óseo autoafilable, capaz de procesar presas de buen tamaño para un pez de 40 centímetros. Su defensa, la coraza de placas que protegía cabeza y tórax, la parte del cuerpo donde están los órganos vitales.

8. Sentidos. Tenía ojos bien desarrollados situados hacia el frente del hocico, coherentes con un cazador visual. Del olfato y la línea lateral no hay datos específicos publicados para el género, más allá de lo esperable en un pez de su tipo.

9. Cómo se movía. Nadaba ondulando la parte posterior, sin armadura, de su cuerpo y la cola, mientras la parte delantera acorazada actuaba como un casco rígido. El movimiento de cabeceo del cráneo, además de abrir la boca, ayudaba a bombear más agua a través de las branquias.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Cazaba presas relativamente grandes para su tamaño gracias a su doble articulación craneal y a sus mandíbulas largas. Se ha propuesto que complementaba la dieta con materia orgánica filtrada del fango mediante las branquias, una mezcla de cazador y aprovechador de fondo.

11. Comportamiento. Se le reconstruye como un depredador activo de lagos y ríos devónicos. Lo que la ciencia aún no sabe es si tenía hábitos sociales, territorios o rutinas concretas: no hay evidencia directa publicada de su comportamiento.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe. No se conserva evidencia fósil de comunicación entre individuos de *Coccosteus*.

13. Reproducción y crías. Lo que la ciencia aún no sabe para este género en concreto. Otros placodermos famosos han mostrado fecundación interna y crías que nacían vivas, pero atribuir ese mismo sistema a *Coccosteus* sin fósiles propios sería inventar el dato.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe. No hay estimaciones publicadas basadas en el crecimiento de sus placas o de sus huesos.

15. Depredadores, rivales y presas. Sus presas eran peces más pequeños y otros animales acuáticos de los lagos devónicos. Sus rivales y amenazas: los grandes peces de aletas lobuladas y los placodermos mayores con los que compartía aquellas aguas dulces.

16. Adaptaciones. Su gran innovación es el cuello articulado: ningún pez anterior podía levantar la cabeza al abrir la boca. Sumado al pico que se afilaba a sí mismo, convertía a un pez de menos de medio metro en un cazador muy eficaz.

17. Evolución y parientes vivos. Los placodermos desaparecieron por completo al final del Devónico y no dejaron descendientes directos. *Coccosteus* ayuda a entender el origen de las mandíbulas de todos los vertebrados actuales, incluidos nosotros.

18. Descubridor del primer fósil. La especie tipo fue descrita por Hugh Miller en 1841 —el cantero y geólogo escocés que se hizo famoso divulgando los fósiles de su tierra— y Louis Agassiz erigió el género *Coccosteus* en 1843.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. El material escocés de la cuenca orcadiana es el clásico: un ejemplar completo y articulado de *C. cuspidatus* del Devónico medio de Escocia, de unos 385 millones de años, es el fósil de la fotografía de esta ficha. También se conserva un ejemplar señalado (IVPP V19322) en el Museo Paleozoológico de China.

20. Causa de su desaparición. Desapareció con la extinción de todos los placodermos al cierre del Devónico, durante las crisis ambientales del final del periodo. No se conoce una causa específica para este género.

21. Debate científico abierto. Se debate el alcance real del género —la lista de especies propuestas es larga, con al menos una marcada como dudosa (*? C. orvikui*)— y si su presencia mayoritaria en agua dulce refleja su hábitat verdadero o solo dónde mejor se conservaron sus fósiles.

22. Dato curioso. Su pico se afilaba solo: cada vez que cerraba la boca, los bordes de las placas dentales se rozaban y mantenían el filo, como unas tijeras que se autoafilan con el uso. Un cuchillo que nunca necesitó funda ni piedra de amolar.

COMPAGOPISCIS

**Compagopiscis croucheri* Gardiner & Miles, 1994*



Ilustración: Compagopiscis en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL

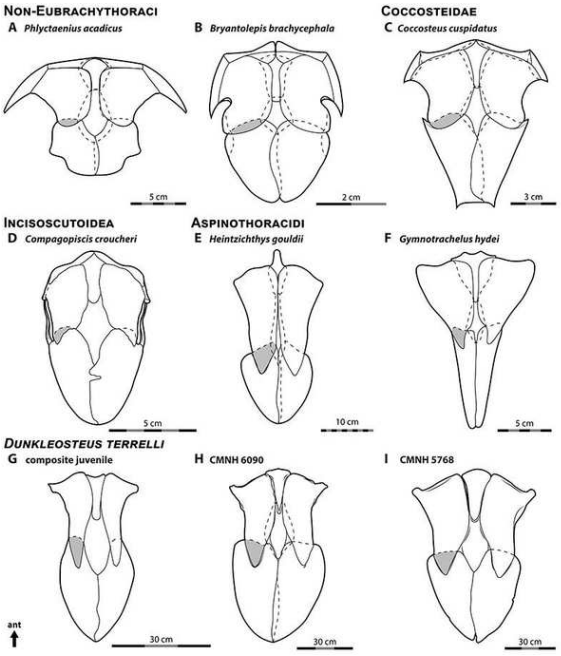


Foto real del fósil: [Russell K. Engelman, CC BY 4.0, vía Wikimedia Commons].

1. Nombre y significado. *Compagopiscis croucheri* es un pequeño placodermo del arrecife de Gogo, en Australia occidental, descrito por Brian Gardiner y Roger Miles en 1994. Es un género monotípico: *C. croucheri* es su única especie. Las fuentes consultadas no ofrecen una etimología divulgativa segura del nombre genérico.

2. Clasificación. Es un pez placodermo artrodiro, del clado Coccosteomorphi y la superfamilia Incisoscutoidea. Nota histórica: originalmente se lo clasificó en la familia Plourdosteidae, pero los análisis filogenéticos posteriores demostraron que esa familia no era un grupo válido y fue

abandonada.

3. Cuándo vivió. Vivió en el Devónico tardío, en el piso Frasniano, hace aproximadamente entre 383 y 372 millones de años.

4. Dónde vivió. Solo se conoce de la Formación Gogo, en la cuenca de Canning, Australia occidental: en su época, un arrecife tropical rebosante de vida, hoy famoso en todo el mundo por conservar peces fósiles en tres dimensiones dentro de nódulos de caliza.

5. Tamaño y peso. Lo que la ciencia aún no sabe con una cifra consensuada en las fuentes divulgativas consultadas: no se cita aquí una longitud total que la literatura de referencia no respalde. Era, en cualquier caso, un artrodiro de tamaño modesto comparado con los gigantes de su grupo.

6. Anatomía. Tenía la anatomía clásica de un artrodiro: cabeza y tórax protegidos por placas óseas articuladas y la parte posterior del cuerpo sin coraza. Pero su gran titular está en la boca: el estudio con tomografía de sincrotrón de sus fósiles demostró que tenía dientes verdaderos, con dentina, hueso y cavidad pulpar, creciendo desde la mandíbula, y no solo las placas de corte que se atribuían a todos los placodermos.

7. Armas y defensas naturales. Sus armas eran esos dientes verdaderos y las placas mandibulares de su grupo, con una fuerza de mordida que los análisis biomecánicos califican de propia de un depredador generalista. Su defensa, la coraza de cabeza y tórax.

8. Sentidos. Lo que la ciencia aún no sabe en detalle para este género. Como pez arrecifal, la vista y la línea lateral serían sus sentidos principales, pero no hay estudios específicos publicados sobre sus órganos sensoriales.

9. Cómo se movía. Nadaba como otros artrodiros, impulsándose con la cola y la parte posterior flexible del cuerpo, maniobrando entre las estructuras del arrecife de Gogo en busca de alimento.

10. Dieta y cómo conseguía comida. El análisis de su fuerza de mordida lo retrata como un depredador generalista, con una dieta diversa: no era un especialista de una sola presa, sino un cazador oportunista del arrecife, capaz de procesar alimentos variados con sus dientes.

11. Comportamiento. Sus fósiles aparecen en número en Gogo, y eso ha llevado a proponer una posible conducta de agrupación, en cardúmenes o bancos, algo poco común de poder siquiera plantear en un placodermo. Es una hipótesis sugerida por la abundancia de ejemplares, no un hecho demostrado.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe. Si de verdad se agrupaba, alguna forma de coordinación visual sería plausible, pero no existe evidencia fósil directa.

13. Reproducción y crías. Lo que la ciencia aún no sabe para este género en concreto. El arrecife de Gogo ha regalado embriones fósiles en otros placodermos, prueba de fecundación interna en el grupo, pero no se han publicado embriones de *Compagopiscis*.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe. No hay estimaciones publicadas de su longevidad; sí existen estudios de su crecimiento comparando la forma de sus placas a distintas edades con las de su pariente *Incisoscutum*.

15. Depredadores, rivales y presas. Sus presas serían pequeños peces e invertebrados del arrecife. Sus rivales: la densísima competencia de artrodiros de Gogo, uno de los ecosistemas de

peces más diversos del Devónico, con depredadores mayores que también serían su amenaza.

16. Adaptaciones. Su adaptación revolucionaria son los dientes verdaderos: *Compagopiscis* es uno de los vertebrados más antiguos en los que se han demostrado, lo que sugiere que los dientes aparecieron muy al principio de la historia de los vertebrados con mandíbulas, quizá a la vez que las propias mandíbulas.

17. Evolución y parientes vivos. No dejó descendientes directos, pero su descubrimiento cambió los libros de texto: si un placodermo tan antiguo ya tenía dientes con pulpa y dentina como los nuestros, el origen de los dientes es único y muy temprano, y los llevamos escritos en la historia desde el Devónico.

18. Descubridor del primer fósil. El género y la especie fueron descritos por Brian G. Gardiner y Roger S. Miles en 1994, a partir del material tridimensional de la Formación Gogo. El estudio que demostró sus dientes, liderado por investigadores de la Universidad de Bristol con colegas australianos, se publicó en *Nature* en 2012.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. Los ejemplares de Gogo conservados en nódulos de caliza, preparados y escaneados sin destruirlos, son sus fósiles de referencia; el material se conserva en las grandes colecciones australianas vinculadas a Gogo, como las del Museo de Australia Occidental y el Museo Australiano. Gogo es además el yacimiento donde se halló el corazón fosilizado más antiguo conocido en un pez de este grupo.

20. Causa de su desaparición. Desapareció en el tránsito del Frasniano al Fameniano, cuando el evento Kellwasser golpeó los arrecifes del mundo entero: el arrecife de Gogo dejó de existir como tal y con él toda su comunidad de placodermos.

21. Debate científico abierto. El debate que él mismo abrió: si los dientes evolucionaron una sola vez en los primeros vertebrados con mandíbulas o varias veces de forma independiente. Sus fósiles son la prueba más sólida del bando de «una sola vez, y muy temprano». También se reubicó su posición familiar al caer Plourdosteidae como grupo inválido.

22. Dato curioso. Durante décadas se enseñó que los placodermos no tenían dientes, solo «placas que hacían de dientes». Un escáner de sincrotrón en Suiza miró dentro de la mandíbula de este pececito australiano y encontró dientes de verdad, con su pulpa y su dentina: los tuyos y los suyos comparten el mismo invento.

CONCHODUS

**Conchodus ostreaformis* McCoy, 1848*

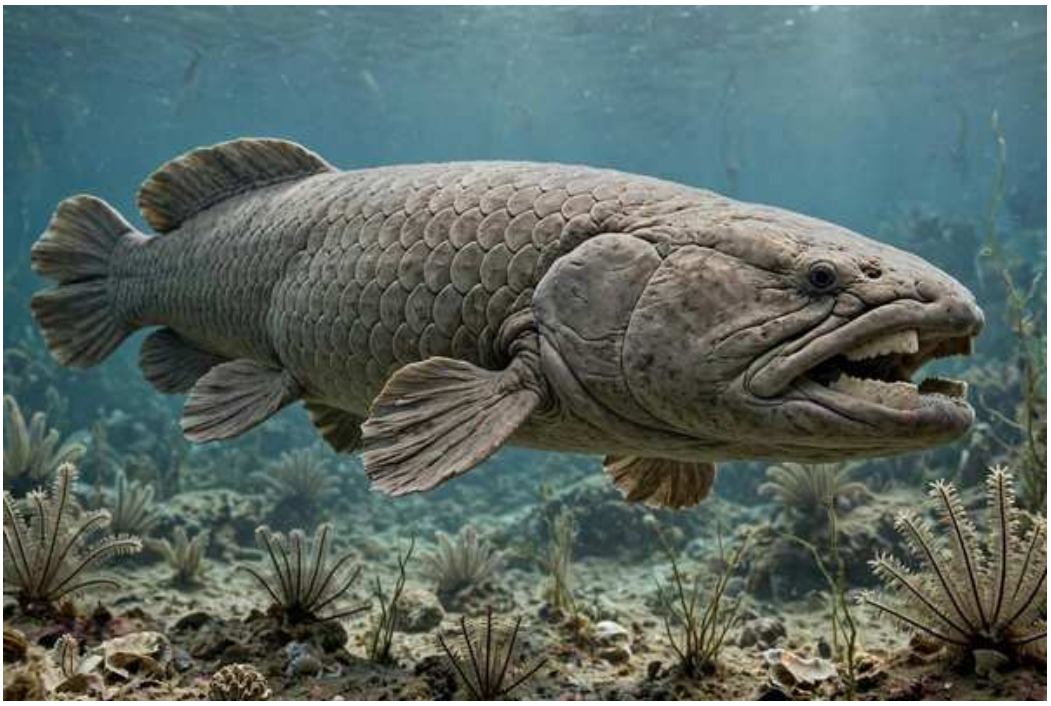


Ilustración: Conchodus en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL

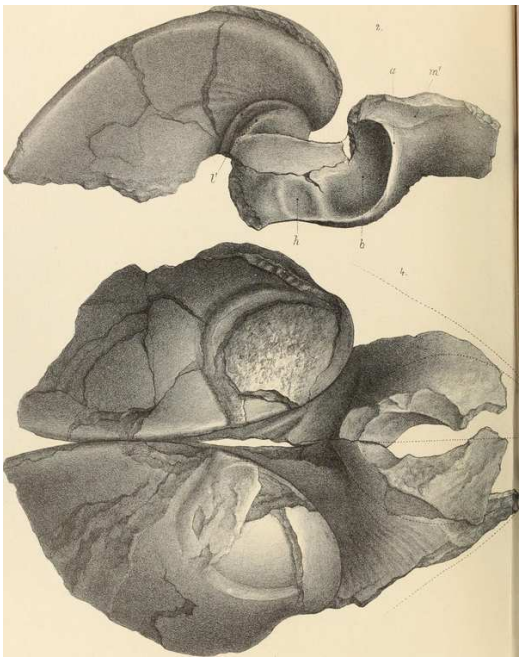


Foto real del fósil: [Geologische Bundesanstalt (Austria); K.K. Geologische Reichsanstalt (Austria), No restrictions, vía Wikimedia Commons].

1. Nombre y significado. *Conchodus* es un pez pulmonado marino del Devónico descrito por Frederick McCoy en 1848. Su nombre alude a la forma de sus placas dentales, parecidas a conchas, que son precisamente los fósiles por los que mejor se le conoce. Es el más esquivo de los ocho géneros de esta tanda: de él se sabe poco y esta ficha lo dice sin disimulo.

2. Clasificación. Es un sarcopterigio dipnoo, es decir, un pez pulmonado, dentro del grupo de los conchodontinos asociados a la familia Chirodipteridae en las clasificaciones utilizadas por las fuentes. Su especie tipo es *Conchodus ostreaformis* McCoy, 1848, del Devónico de Escocia.

3. Cuándo vivió. Vivió en el Devónico tardío: hay especies asignadas del Frasniano y del Fameniano, hace aproximadamente entre 383 y 359 millones de años.

4. Dónde vivió. Era marino, un dato notable porque casi todos los peces pulmonados actuales viven en agua dulce. Sus especies se conocen de Escocia, Polonia, Rusia (regiones de Oriol y San Petersburgo), Letonia y Estados Unidos (Colorado, Iowa y Misuri): un género extendido por los mares del hemisferio norte devónico.

5. Tamaño y peso. Lo que la ciencia aún no sabe. El género se conoce sobre todo por placas dentales y material fragmentario, y las fuentes consultadas no dan una longitud total verificada del animal completo. Esta ficha no inventa una talla.

6. Anatomía. Lo mejor documentado de su anatomía son sus placas dentales: estructuras óseas anchas y resistentes, con la superficie preparada para triturar, típicas de los peces pulmonados que se alimentan de presas duras. Del resto del esqueleto y del cuerpo completo se conoce mucho menos, y esa escasez es parte de su historia.

7. Armas y defensas naturales. No era un animal de ataque rápido: sus «armas» eran esas placas trituradoras, herramientas de alimentación más que de combate. Como defensa, el cuerpo robusto y escamado propio de los dipnoos de su época.

8. Sentidos. Lo que la ciencia aún no sabe en detalle. No se han publicado estudios de los órganos sensoriales de *Conchodus*; como otros peces pulmonados, dependería de la vista, el olfato y la línea lateral.

9. Cómo se movía. Nadaría como otros peces pulmonados devónicos, con ondulación del cuerpo y ayuda de sus aletas lobuladas, desplazándose cerca del fondo marino en busca de alimento. Es una reconstrucción por parentesco, no una observación directa de fósiles articulados completos.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Sus placas dentales hablan de una dieta durofaga: moluscos, braquiópodos y otros animales con concha o caparazón duro de los fondos marinos devónicos, triturados entre las placas superior e inferior como entre dos piedras de molino.

11. Comportamiento. Lo que la ciencia aún no sabe. No hay evidencia publicada sobre su vida social, sus rutinas o sus hábitos más allá de la alimentación que sugiere su dentición.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe. No existe ninguna evidencia fósil de comunicación en este género.

13. Reproducción y crías. Lo que la ciencia aún no sabe. No se conocen huevos, larvas ni juveniles de *Conchodus*. Y un apunte honesto: que fuera un pez «pulmonado» no significa que su respiración aérea esté demostrada en este género concreto; el nombre del grupo viene de sus parientes.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe. No existe ninguna estimación publicada para este género.

15. Depredadores, rivales y presas. Sus presas eran invertebrados duros del fondo. Sus depredadores y rivales habrían sido los peces carnívoros de los mares famenienses —placodermos, tiburones primitivos y grandes peces de aletas lobuladas—, aunque no hay evidencia directa de interacciones con *Conchodus*.

16. Adaptaciones. Su adaptación clave es la dentición trituradora: mientras otros peces

pulmonados exploraban ríos y lagos, *Conchodus* explotaba en el mar un recurso que pocos tocaban, los animales acorazados del fondo, gracias a sus placas de molino.

17. Evolución y parientes vivos. Sus parientes actuales son los seis peces pulmonados supervivientes —de Australia, África y Sudamérica—, todos de agua dulce. *Conchodus* recuerda que el grupo fue antes mucho más diverso y que también conquistó el mar.

18. Descubridor del primer fósil. Frederick McCoy describió el género y su especie tipo en 1848, a partir de material devónico de Escocia. Las especies posteriores fueron añadiéndose a lo largo de más de un siglo por autores como Pander (1858), Eastman (1908) y Krupina (1990).

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. No tiene un «fósil estrella» de museo en las fuentes consultadas: su registro son placas dentales dispersas, y un ejemplar de *Conchodus parvulus* se conserva en las colecciones de paleobiología del Smithsonian, en Estados Unidos. Es un género de cajón de colección más que de vitrina.

20. Causa de su desaparición. Desapareció al final del Devónico, cuando las crisis del cierre del periodo transformaron los mares y los peces pulmonados marinos perdieron su mundo; los supervivientes del grupo serían, con el tiempo, formas de agua dulce.

21. Debate científico abierto. Su propia lista de especies muestra el debate: una especie canadiense atribuida a *Conchodus*, *C. plicatus*, fue trasladada a otro género, *Sagenodus*, y parte del material asignado es tan fragmentario que la delimitación del género sigue abierta. La especie indeterminada de Letonia resume el problema: hay placas que no se pueden asignar con seguridad.

22. Dato curioso. Casi todo lo que sabemos de este animal cabe en la palma de la mano: unas placas dentales con forma de concha. A veces un género entero sobrevive en la ciencia gracias a sus «muela»: la parte más dura del cuerpo es la última en desaparecer del registro fósil.

CORONURA

**Coronura aspectans* Hall & Clarke, 1888*



Ilustración: Coronura en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL



Foto real del fósil: [James St. John, CC BY 2.0].

1. Nombre y significado. *Coronura* combina la idea de «corona» con la de cola, en alusión a su pigidio, la parte trasera de su caparazón. La especie tipo, *aspectans*, fue descrita primero dentro de otro género, *Asaphus*, por Conrad en 1841, antes de tener casa propia.

2. Clasificación. Animalia, artrópodo de la clase Trilobita, orden Phacopida y familia Dalmanitidae. Es, por tanto, pariente de los dalmanítidos, trilobites de ojos grandes muy típicos del Devónico.

3. Cuándo vivió. Vivió en el Devónico Medio. Sus restos colombianos proceden de niveles del

Emsiense al Givetiense de la Formación Floresta, y los norteamericanos, de la Formación Onondaga y calizas equivalentes de esa misma ventana de tiempo.

4. Dónde vivió. Se conoce de lo que hoy es Nueva York e Indiana, en Estados Unidos, y del Altiplano Cundiboyacense, en Colombia. En vida caminaba sobre fondos marinos tropicales y templados del Devónico, muy lejos de las costas actuales.

5. Tamaño y peso. Lo que la ciencia aún no sabe con precisión para el género completo: no hay una medida máxima verificada y publicada de forma clara. Era un trilobite de talla media dentro de su familia, y su peso en vida no se ha estimado de forma fiable.

6. Anatomía. Tenía el cuerpo dividido en cefalón (cabeza), tórax segmentado y pigidio (cola), y en tres lóbulos longitudinales, como todo trilobite. Su exoesqueleto era de calcita, llevaba ojos compuestos sobre la cabeza y, bajo el caparazón, filas de patas articuladas y branquias que no suelen conservarse.

7. Armas y defensas naturales. Su defensa era el propio caparazón duro y segmentado, capaz de proteger las partes blandas ventrales. Las espinas y relieves del pigidio, que le dan nombre, pudieron dificultar que un depredador lo agarrara con comodidad.

8. Sentidos. Destacaban sus ojos compuestos, formados por muchas lentes, buenos para detectar movimiento y cambios de luz sobre el fondo marino. Las antenas le servían para explorar por tacto y por señales químicas el sedimento que tenía delante.

9. Cómo se movía. Caminaba sobre el fondo con sus numerosas patas, paso a paso entre el fango y los restos orgánicos. Como otros trilobites, es probable que también pudiera nadar distancias cortas, pero su vida era sobre todo caminante.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Lo que la ciencia aún no sabe en detalle para este género concreto. Como dalmanítido bentónico, lo más probable es que se alimentara de materia orgánica del fondo y de pequeños organismos que encontraba removiendo el sedimento con las patas.

11. Comportamiento. Era un habitante del fondo: recorría la superficie del sedimento en busca de alimento y refugio. Si se comportaba en grupos o en solitario es algo que la ciencia aún no sabe, porque sus fósiles no lo cuentan directamente.

12. Comunicación. No hay evidencia de comunicación sonora ni visual compleja. Lo verosímil es un mundo de señales químicas y contacto por antenas, como en muchos artrópodos marinos actuales, pero para *Coronura* es algo que la ciencia aún no sabe.

13. Reproducción y crías. Como los demás trilobites, se reproduciría poniendo huevos de los que salían larvas diminutas que crecían mudando el exoesqueleto. Las fases larvarias concretas de *Coronura* son algo que la ciencia aún no sabe.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe. En los trilobites se infiere por las mudas sucesivas, pero para este género no existe una estimación publicada y segura.

15. Depredadores, rivales y presas. Compartía el mar con peces primitivos, cefalópodos y otros artrópodos capaces de alimentarse de trilobites. Sus rivales eran otros animales del fondo que buscaban la misma materia orgánica, y sus posibles presas, pequeños invertebrados del sedimento.

16. Adaptaciones. Su caparazón articulado le permitía moverse sin perder protección, y sus ojos elevados le daban vigilancia sobre un fondo donde cada vez había más depredadores con mandíbulas. Era un diseño clásico de trilobite llevado a su etapa devónica.

17. Evolución y parientes vivos. Los trilobites desaparecieron por completo mucho después, al final del Pérmico, y no dejaron descendientes directos. Sus parientes vivos lejanos son los demás artrópodos actuales: cangrejos, arañas y ciempiés comparten con él el plan corporal de patas articuladas y exoesqueleto.

18. Descubridor del primer fósil. La especie tipo fue descrita originalmente por Conrad en 1841 bajo el género *Asaphus*, y Hall y Clarke erigieron el género *Coronura* en 1888. El material procede de la Formación Onondaga, en el estado de Nueva York.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. Hay ejemplares de *Coronura aspectans* procedentes de la Caliza Columbus y de yacimientos de Ohio, Indiana y Nueva York en colecciones de museos norteamericanos, y material colombiano de la Formación Floresta estudiado por equipos internacionales. El ejemplar de la foto de esta ficha procede de Ohio.

20. Causa de su desaparición. El género dejó de existir durante el Devónico, en un océano donde los trilobites ya iban en retroceso frente a los peces con mandíbulas y a los cambios ambientales del periodo. La causa concreta de su final es algo que la ciencia aún no sabe.

21. Debate científico abierto. Su registro es escaso y disperso entre Norteamérica y Colombia, y solo se le reconocen dos especies, *C. aspectans* y *C. lessepsensis*. Qué tan amplia era su distribución real y si todo ese material pertenece al mismo género sigue siendo un debate abierto.

22. Dato curioso. Es uno de los pocos trilobites devónicos que une dos continentes en su historia: descrito desde Nueva York en el siglo XIX, reapareció en pleno siglo XXI en los Andes colombianos, en la Formación Floresta.

CROTALOCEPHALUS

**Crotalocephalus* Salter, 1853*

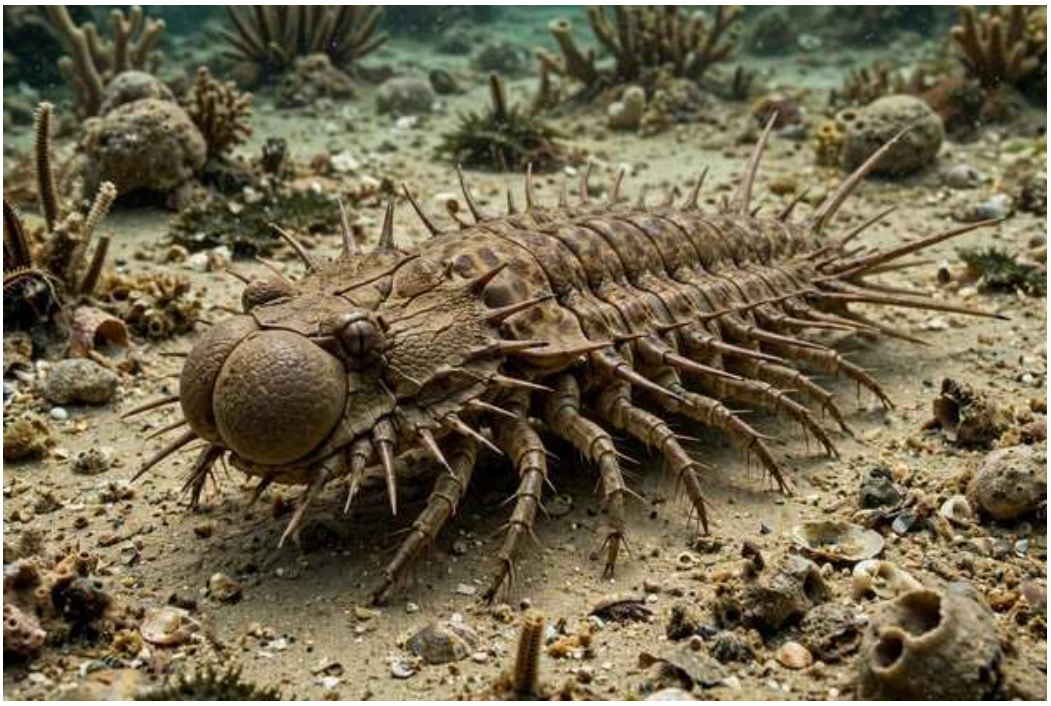


Ilustración: Crotalocephalus en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL



Foto real del fósil: [Daderot, CC0].

1. Nombre y significado. Su nombre une *Crotalus*, el género de las serpientes de cascabel, con la palabra griega para «cabeza»: quien lo describió vio en su cefalón un parecido con la cabeza de una serpiente de cascabel. Es uno de los nombres de trilobite más evocadores que existen.

2. Clasificación. Animalia, artrópodo trilobite del orden Phacopida y familia Cheiruridae. Su nombre ha cambiado varias veces en la literatura —también se le ha llamado *Crotalocephalina* y se le ha relacionado con *Cheirurus*—, algo que se declara en la lista de revisión de esta tanda.

3. Cuándo vivió. Vivió desde el Silúrico tardío hasta el Devónico Temprano según su ficha de

referencia, aunque muchos de sus ejemplares más conocidos y espectaculares proceden de niveles devónicos de Marruecos.

4. Dónde vivió. Sus restos se han encontrado en Asia, Australia, África y Europa. Los ejemplares marroquíes de Jbel Issoumour y Alnif, en el Anti-Atlas, son hoy los más célebres entre coleccionistas y museos.

5. Tamaño y peso. Los ejemplares completos conocidos miden del orden de 7,5 a 9 centímetros de longitud siguiendo la curva del cuerpo, por unos 3 centímetros de anchura. Su peso en vida no se ha estimado de forma fiable: lo que la ciencia aún no sabe.

6. Anatomía. Tenía la glabela, la parte central de la cabeza, inflada y muy característica, ojos bien desarrollados, un tórax de segmentos con espinas pleurales afiladas y un pigidio rematado también en espinas. Bajo el caparazón llevaba un gran hipostoma, la placa que servía de anclaje a las piezas bucales.

7. Armas y defensas naturales. Su armadura de espinas —en los costados y en la cola— es su rasgo más llamativo. Esas púas pudieron ayudarle a no hundirse en el fango blando del fondo y, al mismo tiempo, a resultar un bocado incómodo para cualquier depredador.

8. Sentidos. Contaba con ojos compuestos capaces de formar imágenes del entorno, como los de otros facópidos, y con antenas para explorar el fondo por tacto y por señales químicas antes de avanzar.

9. Cómo se movía. Caminaba sobre el sedimento con sus patas articuladas, apoyándose en la superficie blanda que sus espinas le ayudaban a no atravesar. Era un animal del fondo, no un nadador de aguas abiertas.

10. Dieta y cómo conseguía comida. El gran tamaño de su hipostoma y su morfología llevaron a interpretarlo como un depredador del fondo, capaz de sujetar y procesar presas pequeñas como gusanos y otros invertebrados blandos. El detalle de su menú es algo que la ciencia aún no sabe con certeza.

11. Comportamiento. Recorría el fondo marino en solitario, buscando alimento entre el sedimento. Que formara agrupaciones en alguna época del año es algo que la ciencia aún no sabe.

12. Comunicación. Sin evidencia directa: lo razonable es pensar en señales químicas y en el contacto por antenas, como en otros artrópodos marinos. Cualquier forma más compleja de comunicación es algo que la ciencia aún no sabe.

13. Reproducción y crías. Como los demás trilobites, pondría huevos y sus crías crecerían a través de mudas sucesivas del exoesqueleto. No se conocen fases larvarias atribuidas con seguridad a este género.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe. Solo puede suponerse una vida de varios años a partir de las mudas necesarias para alcanzar su tamaño adulto, sin una cifra verificada.

15. Depredadores, rivales y presas. Sus presas probables eran invertebrados pequeños del fondo. Sus depredadores, los peces y cefalópodos de su tiempo, y sus rivales, otros trilobites y artrópodos que patrullaban el mismo sedimento.

16. Adaptaciones. La combinación de glabela inflada, ojos prominentes y espinas pleurales y

pigidiales largas lo hacía reconocible al instante y bien equipado para la vida sobre fangos blandos en mares cada vez más llenos de depredadores.

17. Evolución y parientes vivos. Pertenece a los queirúridos, una familia de trilobites que venía del Ordovícico. Los trilobites no tienen descendientes directos; sus parientes vivos lejanos son los artrópodos actuales.

18. Descubridor del primer fósil. El género lo erigió Salter en 1853. Desde entonces su taxonomía se ha revisado varias veces, incluida una revisión de Lane sobre el estado del género publicada en el *Geological Journal*.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. Los ejemplares marroquíes preparados «en vuelo», con todas las espinas libres de roca, se exponen en museos como el Museo de Ciencias Naturales de Houston —de donde procede la foto de esta ficha— y el Museo de Historia Natural de Plovdiv exhibe material del género.

20. Causa de su desaparición. Dejó de existir durante el Devónico, en plena trayectoria descendente de los trilobites, presionados por los nuevos depredadores con mandíbulas y por los cambios de los mares del periodo. La causa exacta de su final es algo que la ciencia aún no sabe.

21. Debate científico abierto. Su propio nombre es el debate: ha pasado de *Crotalocephalus* a *Crotalocephalina* y se ha discutido su cercanía a *Cheirurus*, y la asignación de muchos ejemplares comerciales marroquíes al género sigue sin ser uniforme entre especialistas.

22. Dato curioso. Preparar uno de sus fósiles con todas las espinas libres puede llevar días de trabajo con herramientas de precisión: por eso los preparadores comparan el resultado con un animal «en vuelo», suspendido sobre su propia roca.

CRYPHOPS

**Cryphops* Richter & Richter, 1926*



Ilustración: Cryphops en vida (reconstrucción).

1. Nombre y significado. *Cryphops* alude a lo «oculto» o «escondido» (del griego *kryptós*), un nombre muy apropiado para un trilobite famoso por ir perdiendo la vista: sus ojos se fueron reduciendo hasta casi desaparecer en sus parientes más extremos.

2. Clasificación. Animalia, artrópodo trilobite del orden Phacopida y familia Phacopidae, dentro del grupo de facópidos del Devónico Superior estudiado por Crônier y Feist. Se le reconocen al menos tres especies descritas: *C. cryphoides*, *C. cryptophthalmus* y *C. tripartitus*.

3. Cuándo vivió. Vivió en el Devónico Superior (Devónico tardío), la etapa final de la historia de la mayoría de los trilobites facópidos, hace aproximadamente entre 387 y 359 millones de años según el marco general del periodo.

4. Dónde vivió. El grupo *Cryphops* se ha estudiado sobre todo en Europa, con material clave de Turingia, en Alemania, y trabajos sistemáticos sobre faunas del Devónico Superior europeo. En vida habitaba fondos marinos relativamente profundos y con poca luz.

5. Tamaño y peso. Era un trilobite pequeño, como los demás miembros de su grupo de ojos reducidos. Una medida máxima verificada para el género no está publicada de forma clara: lo que la ciencia aún no sabe, igual que su peso en vida.

6. Anatomía. Tenía el cuerpo típico de un facópido —cefalón con glabela marcada, tórax segmentado y pigidio—, pero con los ojos compuestos reducidos respecto a sus parientes de vista aguda. El estudio de sus larvas mostró un desarrollo con un patrón más parecido al de *Phacops* que al de *Trimerocephalus*, otro facópido de ojos reducidos.

7. Armas y defensas naturales. Su defensa era el caparazón duro y articulado de todo trilobite. Al vivir en ambientes de poca luz, su mejor protección pudo ser pasar inadvertido sobre el fondo, más que cualquier estructura llamativa, que no se le conoce.

8. Sentidos. Aquí está su historia: la vista en retroceso. Sus ojos reducidos indican que dependía cada vez menos de la visión y más del tacto de sus antenas y patas y de las señales químicas del agua y el sedimento. Es un ejemplo clásico de cómo la evolución también sabe restar.

9. Cómo se movía. Caminaba sobre el fondo marino con sus patas articuladas, orientándose en un ambiente donde la luz apenas llegaba. No era un nadador: su mundo era el sedimento.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Lo que la ciencia aún no sabe en detalle para este género. Como otros facópidos del fondo, lo probable es que se alimentara de materia orgánica y pequeños organismos localizados por tacto y por señales químicas, no por la vista.

11. Comportamiento. Sería un animal discreto, activo sobre el sedimento en zonas profundas o turbias. Si tenía ritmos de actividad ligados a la luz es algo que la ciencia aún no sabe.

12. Comunicación. Sin evidencia directa. En un animal que perdía la vista, las señales químicas y el contacto físico serían los canales razonables, pero para *Cryphops* es algo que la ciencia aún no sabe.

13. Reproducción y crías. Su desarrollo larvario sí se ha estudiado: el trabajo de Crônier y colaboradores de 1999 describió la morfología larvaria y la ontogenia de un facópido de vista reducida de Turingia, mostrando cómo cambiaba el animal muda a muda hasta el adulto.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe. Solo puede inferirse una secuencia de mudas hasta la talla adulta, sin una duración verificada en años.

15. Depredadores, rivales y presas. Compartía el fondo con peces y otros depredadores del Devónico tardío, un océano cada vez más exigente para los trilobites. Sus rivales eran otros invertebrados del sedimento, y sus posibles presas, pequeños organismos localizados sin ayuda de la vista.

16. Adaptaciones. Su adaptación estrella es la reducción ocular: en ambientes profundos o de aguas turbias, mantener ojos grandes y costosos deja de compensar, y la selección favorece invertir en otros sentidos. Su linaje llevó esa tendencia hasta parientes prácticamente sin vista.

17. Evolución y parientes vivos. Pertenece a los facópidos, el grupo de trilobites que protagonizó el final de la era de los trilobites en los mares devónicos. Sin descendientes directos: sus parientes vivos lejanos son los artrópodos actuales.

18. Descubridor del primer fósil. El género lo erigieron Rudolf Richter y Emma Richter en 1926, dos de los grandes especialistas en trilobites devónicos de Alemania.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. El material de Turingia que sirvió para estudiar sus larvas y su desarrollo se conserva en colecciones alemanas. Es un género más conocido en la literatura científica que en las vitrinas: sus ejemplares completos y bien atribuidos son escasos, y en esta pasada no se localizó una foto libre utilizable de su fósil.

20. Causa de su desaparición. Desapareció al final del Devónico, cuando la crisis del límite Frasniense–Fameniense y los cambios posteriores de los océanos redujeron drásticamente a los trilobites facópidos. Su relación exacta con esos eventos es algo que la ciencia aún no sabe.

21. Debate científico abierto. La evolución y la sistemática del grupo *Cryphops* siguen discutiéndose desde el trabajo de Crônier y Feist de 2000: dónde trazar las líneas entre géneros de facópidos que pierden la vista de forma paralela es un problema sin cerrar.

22. Dato curioso. Su nombre científico casi cuenta un spoiler: el «escondido» terminó escondiendo también sus ojos. Hay una especie del género llamada *cryptophthalmus*, literalmente «ojo oculto».

CTENACANTHUS

**Ctenacanthus major* Agassiz, 1837*

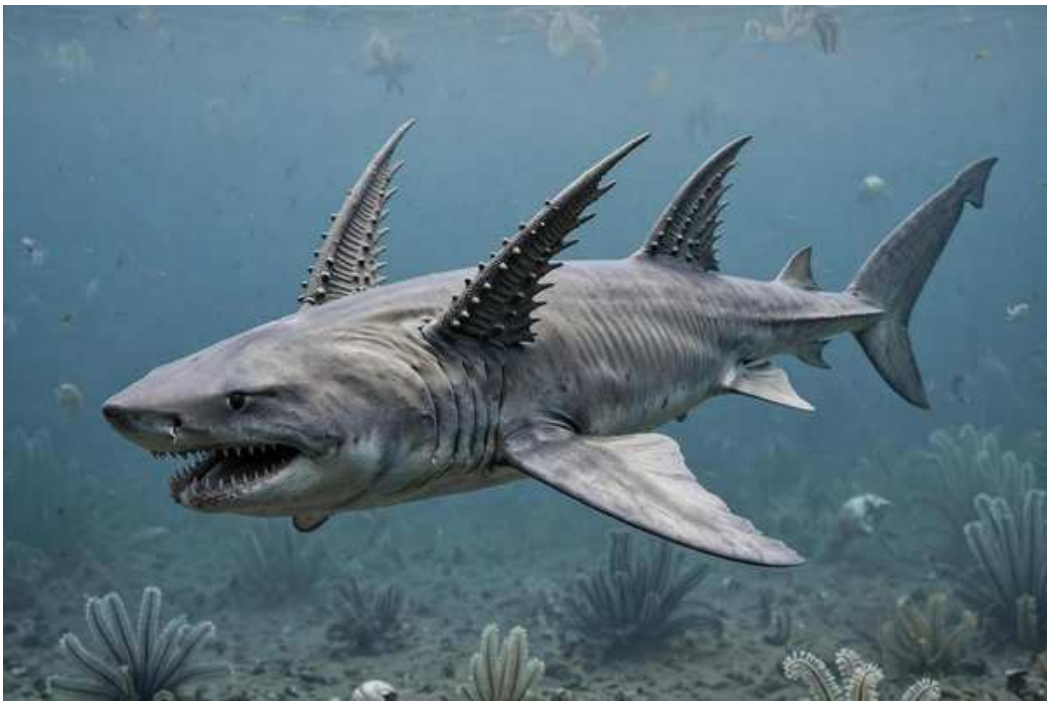


Ilustración: Ctenacanthus en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL



Foto real del fósil: [James St. John, CC BY 2.0].

1. Nombre y significado. *Ctenacanthus* viene del griego *kteis*, «peine», y *akantha*, «espina»: «espina de peine». El nombre describe su rasgo más famoso, las espinas de sus aletas dorsales, recorridas por crestas y filas de tubérculos como las púas de un peine.

2. Clasificación. Cordado de la clase Chondrichthyes (peces cartilaginosos), subclase Elasmobranchii, orden Ctenacanthiformes y familia Ctenacanthidae. Es uno de los tiburones primitivos que prepararon el terreno a los tiburones modernos.

3. Cuándo vivió. El género se cita del Devónico Superior, con restos en la lutita Cleveland del Devónico de Ohio, y su registro continúa en el Carbonífero, con material en la Formación Bloyd de Arkansas. Los ctenacantos como grupo surgieron hace unos 380 millones de años.

4. Dónde vivió. Sus restos se han encontrado en Estados Unidos —Ohio, Arkansas, Indiana y otros estados— y en Sudamérica, además del material tipo inglés de la especie tipo, procedente del Carbonífero inferior de Avon Gorge, cerca de Bristol. Nadaba en mares cálidos paleozoicos.

5. Tamaño y peso. La mayoría de las especies del género se conocen solo por espinas de aleta, así que la talla del animal completo es en gran parte lo que la ciencia aún no sabe. El raro fósil parcial de cuerpo de la lutita Cleveland muestra un tiburón de aspecto ya moderno, pero no permite una medida total verificada del género.

6. Anatomía. Tenía cuerpo de tiburón: dos aletas dorsales, cada una precedida por una espina larga y cilíndrica con crestas longitudinales y filas de tubérculos en forma de peine; aletas pectorales anchas sostenidas por tres bloques de cartílago, como en los tiburones actuales; dentadura cladodonta, con cúspide central y cúspides laterales menores, y piel con dentículos.

7. Armas y defensas naturales. Sus armas eran los dientes cladodontos para sujetar presas y las dos espinas dorsales, una defensa puntiaguda frente a cualquier depredador que intentara agarrarlo por el lomo, parecida en función a la de los tiburones espinosos actuales.

8. Sentidos. Como tiburón, contaría con buen olfato, línea lateral para percibir vibraciones en el agua y ojos funcionales. El detalle de esos sistemas en este género concreto es algo que la ciencia aún no sabe, porque el cartílago rara vez se conserva.

9. Cómo se movía. Nadaba con ondulaciones del cuerpo y la cola, con aletas pectorales ya flexibles gracias a su base de tres cartílagos, lo que le daba más maniobra que a los tiburones más primitivos. Era un nadador activo de aguas abiertas y fondos cercanos.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Era un depredador: sus dientes de tipo cladodonto están hechos para agarrar presas escurridizas como peces y cefalópodos, no para triturar conchas. Cazaba nadando, detectando a sus presas por el olfato y las vibraciones.

11. Comportamiento. Lo verosímil es un tiburón solitario o en pequeños grupos patrullando en busca de presas, como muchos tiburones actuales de talla parecida. Su comportamiento social concreto es algo que la ciencia aún no sabe.

12. Comunicación. Sin evidencia directa. Los tiburones actuales se comunican sobre todo con posturas y señales químicas; atribuir algo más concreto a *Ctenacanthus* sería inventar, así que queda como lo que la ciencia aún no sabe.

13. Reproducción y crías. Lo que la ciencia aún no sabe para este género. Por su parentesco con los elasmobranquios, se supone fecundación interna como en los tiburones actuales, pero no hay fósiles de huevos ni de embriones atribuidos a *Ctenacanthus*.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe. No hay estudios de edad y crecimiento publicados para este género, y sus partes duras habituales —espinas y dientes— no han dado una cifra verificada.

15. Depredadores, rivales y presas. Sus presas serían peces, cefalópodos y otros animales nadadores de su tiempo. Sus rivales, otros tiburones primitivos y los grandes peces depredadores devónicos y carboníferos con los que compartía mar.

16. Adaptaciones. Combinaba avances que hoy definen a un tiburón: aletas pectorales flexibles con base tripartita, mandíbulas sujetas al cráneo por delante y por detrás y espinas dorsales ornamentadas que le dan nombre. Fue un paso firme hacia el tiburón moderno.

17. Evolución y parientes vivos. Los ctenacantiformes están más cerca de los elasmobranquios vivos —tiburones y rayas actuales— que de las quimeras, aunque menos que otros grupos como

los hibodontos. Sus parientes vivos lejanos son, por tanto, los tiburones de hoy.

18. Descubridor del primer fósil. El género lo erigió Louis Agassiz en 1837, el pionero del estudio de los peces fósiles. La especie tipo, *C. major*, se basa en una espina de aleta del Carbonífero inferior de Avon Gorge, en Inglaterra.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. El fósil parcial de cuerpo de la lutita Cleveland de Ohio —con piel, mandíbulas, dientes y aletas— es la pieza clave del género y demostró que las espinas sueltas pertenecían a un tiburón completo. Las espinas, como la de *C. formosus* fotografiada en esta ficha, se conservan en museos de Estados Unidos y Reino Unido.

20. Causa de su desaparición. El género dejó de existir durante el Paleozoico tardío, mientras el grupo de los ctenacantos perdía terreno frente a otros tiburones. La causa concreta de su final es algo que la ciencia aún no sabe.

21. Debate científico abierto. El género es un debate en sí mismo: la mayoría de sus muchas especies se fundaron solo en espinas aisladas, y se ha cuestionado si forman un grupo natural único o una mezcla de tiburones parecidos. La monofilia de todo el orden Ctenacanthiformes también se ha puesto en duda.

22. Dato curioso. Durante décadas, de este tiburón solo se conocían las espinas: el animal entero era un misterio con forma de peine. El fósil parcial de Ohio fue la pieza que permitió, por fin, ponerle cuerpo al nombre.

CTENURELLA

**Ctenurella gladbachensis* Ørvig, 1960*



Ilustración: Ctenurella en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL

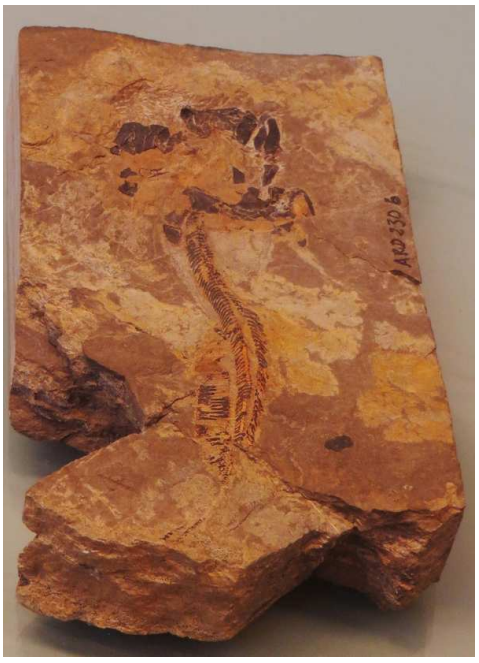


Foto real del fósil: [Ghedo, CC BY-SA 4.0].

1. Nombre y significado. *Ctenurella* une *kteis*, «peine», con *ourá*, «cola», por la forma de su larga cola. El nombre de su especie tipo, *gladbachensis*, recuerda a Bergisch Gladbach, la localidad alemana donde se encontró.

2. Clasificación. Cordado de la clase Placodermi, orden Ptyctodontida y familia Ptyctodontidae. Los ptictodóntidos fueron los placodermos de coraza reducida y reproducción más sorprendente del Devónico.

3. Cuándo vivió. Vivió en el Devónico Superior, en el Frasniense, hace unos 380 millones de

años. Es contemporáneo del famoso arrecife de Gogo, en Australia Occidental, cuya fauna emparentada ayudó a reinterpretarlo.

4. Dónde vivió. Los primeros fósiles aparecieron en el valle del Strunde, en la Paffrather Kalkmulde de Alemania, junto a Bergisch Gladbach. Las formas australianas que al principio se le atribuyeron desde Gogo terminaron en géneros propios, *Austroptyctodus* y *Campbellodus*, tras la revisión de Long de 1997.

5. Tamaño y peso. Era pequeño incluso para un placodermo: apenas 13 centímetros de longitud. Su peso en vida no se ha estimado de forma publicada y fiable: lo que la ciencia aún no sabe.

6. Anatomía. Su coraza estaba reducida a unas pocas placas finas en la cabeza y la región del hombro, muy lejos de los tanques acorazados de otros placodermos. Tenía dos aletas dorsales, el cuerpo trasero relativamente largo y bajo, una cola larga en forma de látigo, ojos grandes y placas dentales robustas en ambas mandíbulas. Los machos llevaban órganos en forma de gancho, los claspers, y también una estructura similar sobre la cabeza.

7. Armas y defensas naturales. No era un animal de combate: su defensa era su tamaño pequeño, su agilidad natatoria y una coraza ligera pero dura sobre las zonas vitales de la cabeza y el hombro. Sus placas dentales servían para comer, no para defenderse.

8. Sentidos. Sus ojos eran grandes, señal de que la vista importaba en su vida, probablemente para orientarse nadando fuera del fondo y localizar alimento. Como pez, contaría además con línea lateral para percibir el movimiento del agua.

9. Cómo se movía. A diferencia de la mayoría de los ptictodóntidos, que se suponen de fondo, sus aletas bien desarrolladas indican que también nadaba en aguas abiertas. Se impulsaba con su larga cola en forma de látigo y se movía entre el arrecife y la columna de agua.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Sus robustas placas dentales superiores e inferiores estaban hechas para procesar alimento duro o resistente que recogía y trituraba con la boca. El menú exacto —qué organismos concretos comía— es algo que la ciencia aún no sabe.

11. Comportamiento. Sería un pez pequeño y activo, menos atado al fondo que sus parientes. Si formaba bancos o vivía en solitario es algo que la ciencia aún no sabe, porque sus fósiles aparecen como individuos aislados.

12. Comunicación. Sin evidencia directa: lo razonable son señales visuales y químicas entre individuos, sobre todo en época reproductiva, pero para este género es algo que la ciencia aún no sabe.

13. Reproducción y crías. Aquí brilla su familia: los machos tenían claspers, órganos para la fecundación interna, un rasgo que también aparece en las quimeras actuales sin que haya parentesco directo. En su pariente australiano *Austroptyctodus* se halló una hembra con tres embriones sin nacer, prueba de que estos peces ya traían crías vivas al mundo.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe. No existe una estimación publicada para este género, y su esqueleto ligero no ofrece una forma fiable de contar años.

15. Depredadores, rivales y presas. Un pez de 13 centímetros en un arrecife devónico era presa potencial de placodermos mayores, tiburones primitivos y otros depredadores del arrecife. Sus presas serían pequeños invertebrados y organismos que sus placas dentales podían procesar.

16. Adaptaciones. Su combinación es única: coraza reducida a lo esencial, cuerpo alargado y nadador, placas dentales robustas y fecundación interna con claspers. Era el diseño «ligero y moderno» dentro de un grupo famoso por lo contrario, la coraza pesada.

17. Evolución y parientes vivos. No tiene descendientes: todos los placodermos desaparecieron al final del Devónico. Sus claspers son un caso de evolución convergente con las quimeras actuales, parientes lejanas que desarrollaron la misma solución por su cuenta.

18. Descubridor del primer fósil. El género lo erigió Tor Ørvig en 1960, a partir del material alemán de Bergisch Gladbach, y él mismo siguió estudiándolo en trabajos posteriores. La revisión de John Long de 1997 redefinió el género separándolo de las formas de Gogo.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. El material tipo alemán de *C. gladbachensis*, como el ejemplar de la foto de esta ficha, se conserva en colecciones europeas, y el género es pieza habitual en exposiciones sobre peces devónicos por su parentesco con la fauna de Gogo.

20. Causa de su desaparición. Desapareció con el resto de los placodermos en las crisis del final del Devónico, que transformaron los arrecifes tropicales donde vivía. La causa concreta para este género es algo que la ciencia aún no sabe.

21. Debate científico abierto. Su historia es una lección de taxonomía: durante años incluyó formas australianas de Gogo que resultaron ser géneros distintos, y la posición exacta de los ptictodóntidos dentro de los placodermos —y su antigua supuesta cercanía a las quimeras— se debatió durante décadas.

22. Dato curioso. Con 13 centímetros y fecundación interna, este pececito con nombre de peine ya hacía algo que solemos asociar a animales mucho más modernos: que los machos y las hembras se aparearan con órganos especializados, como los tiburones y las quimeras de hoy.

CUPRESSOCRINITES

**Cupressocrinites* Goldfuss, 1831*



Ilustración: Cupressocrinites en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL



Foto real del fósil: [Ghedoghedo, CC BY-SA 3.0].

1. Nombre y significado. Su nombre une *Cupressus*, el ciprés, con *crinites*, en alusión a los crinoideos o «lirios de mar»: un lirio de mar con aire de ciprés, por la forma compacta y ordenada de su copa y sus brazos triangulares muy juntos.

2. Clasificación. Equinodermo de la clase Crinoidea, crinoideo cládido de la familia Cupressocrinitidae. Como todos los crinoideos, era un animal —pariente de las estrellas de mar—, aunque su aspecto de flor lo disfrace de planta.

3. Cuándo vivió. Vivió del Devónico Medio al Devónico Superior. Es un miembro distintivo de las

faunas del Devónico Medio, por ejemplo las del suroeste de Inglaterra y las de la región alemana del Eifel.

4. Dónde vivió. Sus restos se conocen de Asia, Australia, Europa, Marruecos y Norteamérica: un género muy repartido por los mares tropicales devónicos, donde se fijaba a fondos marinos con corrientes que le traían el alimento.

5. Tamaño y peso. Lo que la ciencia aún no sabe con exactitud: los ejemplares suelen aparecer incompletos, en forma de copas, brazos y trozos de tallo, así que no hay una altura total verificada para el género. Su peso en vida tampoco se ha estimado.

6. Anatomía. Su sello inconfundible está en el tallo: piezas (columnales) con simetría tetragonal, de sección casi cuadrada, y canales periféricos. En lo alto llevaba la copa o cáliz, con placas radiales tan anchas como las facetas de los brazos, y brazos simples, sin ramificar, de piezas triangulares en una sola fila y muy pegados unos a otros, que se abrían para filtrar.

7. Armas y defensas naturales. No tenía armas. Su defensa era su esqueleto de placas de calcita y su vida fija en comunidad: un «prado» de lirios de mar donde un individuo más pasaba inadvertido entre tallos y copas vecinos.

8. Sentidos. Los crinoideos no tienen ojos ni cerebro: perciben el entorno por contacto y por señales químicas a través de su sistema nervioso sencillo y de los pies ambulacrales de sus brazos. En *Cupressocrinites* no se conoce ninguna estructura sensorial especial.

9. Cómo se movía. Era sésil: vivía fijo al fondo sobre su tallo, orientando la copa y los brazos hacia la corriente. Podía flexionar los brazos para abrir o cerrar su abanico filtrador, pero no se desplazaba caminando como una estrella de mar.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Era filtrador: con los brazos abiertos formaba un abanico que atrapaba plancton y partículas orgánicas del agua, y los pies ambulacrales y los cilios las conducían por surcos hasta la boca, situada en el centro de la copa.

11. Comportamiento. Formaba agrupaciones en el fondo marino, verdaderos prados de lirios de mar que aprovechaban las mismas corrientes ricas en alimento. Su vida era paciente: abrir los brazos, filtrar y crecer placa a placa.

12. Comunicación. No existe comunicación entre crinoideos al modo animal social: cada individuo respondía por su cuenta a la corriente y al contacto. Cualquier señal entre vecinos es algo que la ciencia aún no sabe y no hay evidencia de ella.

13. Reproducción y crías. Como los crinoideos actuales, liberaría sus células reproductoras al agua, donde ocurriría la fecundación, y sus larvas nadadoras se fijarían después al fondo para construir tallo y copa. Los detalles propios del género son algo que la ciencia aún no sabe.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe. Los crinoideos actuales pueden vivir varios años, pero no hay una estimación verificada para este género fósil.

15. Depredadores, rivales y presas. No tenía presas: comía lo que la corriente le servía. Sus rivales eran otros filtradores fijos —braquiópodos, corales y otros crinoideos— que competían por el mejor sitio en la corriente, y sus depredadores, los animales capaces de arrancar y procesar sus placas calcáreas.

16. Adaptaciones. Su tallo de simetría de cuatro lados y sus brazos triangulares sin ramificar,

tan apretados, lo separan de casi todos los demás crinoideos. Esa arquitectura compacta y regular, reconocible incluso en fragmentos, es su firma evolutiva.

17. Evolución y parientes vivos. Los crinoideos siguen vivos hoy: los lirios de mar de aguas profundas y las comátulas o estrellas plumosas actuales son sus parientes. El grupo viene del Ordovícico, aunque se ha argumentado que la simetría de cuatro lados de su tallo difícilmente persistió desde un antepasado de ese periodo.

18. Descubridor del primer fósil. El género lo erigió Georg August Goldfuss en 1831, el paleontólogo alemán cuyos trabajos con fósiles del Devónico del Eifel sentaron las bases del estudio de estos crinoideos.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. El ejemplar de *C. elongatus* expuesto en Naturalis, en los Países Bajos, es uno de sus rostros públicos, y el Museo de Historia Natural de Londres conserva el material histórico del suroeste de Inglaterra redescrito en estudios recientes. La foto de esta ficha muestra un ejemplar de *C. abbreviatus*.

20. Causa de su desaparición. Dejó de existir durante el Devónico tardío, cuando las crisis ambientales del final del periodo golpearon con fuerza a las comunidades de arrecife y de fondo donde vivían los crinoideos cládidos. La causa concreta para este género es algo que la ciencia aún no sabe.

21. Debate científico abierto. Incluso su identidad se discute desde los fragmentos: en Inglaterra se reconocen al menos dos especies solo a partir de copas y brazos, y hay formas francesas descritas bajo otro género que podrían ser *Cupressocrinites*. Su tallo de cuatro lados también mantiene abierto el debate sobre su origen evolutivo.

22. Dato curioso. Es de los pocos animales que se pueden identificar con seguridad a partir de un trocito de tallo: si la pieza es casi cuadrada y muestra sus canales periféricos, casi seguro que tienes un *Cupressocrinites* en la mano.

CYRTOSPIRIFER

**Cyrtospirifer verneuili* Nalivkin, 1924*



Ilustración: Cyrtospirifer en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL



Foto real del fósil: [Hectonichus, CC BY-SA 3.0].

1. Nombre y significado. *Cyrtospirifer* significa algo así como «portador de espira curvada»: es un espiriférido, un braquiópodo cuya estructura interna de soporte del órgano filtrador forma una espiral. Su especie tipo honra a Verneuil, geólogo francés del siglo XIX.

2. Clasificación. Braquiópodo de la clase Rhynchonellata, orden Spiriferida y familia Cyrtospiriferidae. Nalivkin erigió el género en 1924 (en la obra de Fredericks), y su especie tipo es *C. verneuili*, descrita originalmente por Murchison en 1840 dentro de *Spirifer*.

3. Cuándo vivió. Sus fósiles están presentes en el Devónico Medio y Superior. Apareció en

Europa occidental a finales del Givetiense y dominó faunas del Frasniense y del Fameniense, la recta final del Devónico.

4. Dónde vivió. Fue un género de distribución muy amplia por los mares devónicos: Europa, Asia —incluidas China y Japón—, Norteamérica y otras regiones registran sus especies. Vivía sobre fondos marinos poco profundos, apoyado o fijado cerca del sedimento.

5. Tamaño y peso. Tenía una concha de tamaño medio a grande, más ancha que larga. Un ejemplar de *C. verneuili* medido en la literatura mide 24 milímetros de longitud y unos 60 milímetros de anchura. Su peso en vida no se ha estimado de forma fiable.

6. Anatomía. Su concha de dos valvas —peduncular y braquial— llevaba costillas radiales, un pliegue elevado en una valva y un surco correspondiente en la otra, y una línea de charnela que en las especies tardías se hizo muy ancha, dándole aspecto de alas extendidas. Dentro guardaba el lofóforo, el órgano filtrador con forma de brazos en espiral que da nombre a su orden.

7. Armas y defensas naturales. Su defensa era la concha dura de calcita, que se cerraba protegiendo las partes blandas, y su perfil ancho y estable sobre el fondo. No tenía ninguna estructura ofensiva: era un filtrador pacífico en un mar lleno de depredadores.

8. Sentidos. Los braquiópodos no tienen ojos desarrollados ni cerebro complejo: perciben luz, contacto y señales químicas con tejidos sensibles del manto. En *Cyrtospirifer* no se conoce ningún órgano sensorial especial.

9. Cómo se movía. Era sésil: el adulto vivía fijo o apoyado sobre el fondo, con la concha en posición estable gracias a su anchura. Solo su larva, diminuta y nadadora, viajaba antes de fijarse y construir la concha.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Era filtrador: abría ligeramente las valvas, hacía circular el agua con los cilios del lofóforo y retenía plancton y partículas orgánicas. Comía sin moverse, dejando que el mar le sirviera el menú.

11. Comportamiento. Formaba concentraciones sobre los fondos favorables, a veces con muchos individuos juntos, como muestran las placas con varios ejemplares halladas en Rusia y otros países. Su vida era quieta: filtrar, crecer y añadir costillas a la concha.

12. Comunicación. No hay evidencia de comunicación entre braquiópodos más allá de respuestas individuales a la luz y al contacto. Para este género, cualquier forma de señal entre individuos es algo que la ciencia aún no sabe.

13. Reproducción y crías. Como los braquiópodos actuales, liberaría gametos al agua y sus larvas pasarían un tiempo a la deriva antes de fijarse. El detalle de su ciclo en este género concreto es algo que la ciencia aún no sabe.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe con una cifra verificada. Las líneas de crecimiento de la concha permitían registrar su historia, pero no se ha publicado una edad segura para el género.

15. Depredadores, rivales y presas. No tenía presas. Sus rivales eran otros filtradores del fondo —otros braquiópodos, briozoos y crinoideos— y sus depredadores, los animales devónicos capaces de perforar o romper conchas.

16. Adaptaciones. Su concha ancha con charnela extendida le daba estabilidad sobre fondos

blandos, y el sistema pliegue-surco ordenaba las corrientes de entrada y salida del agua de filtrado. Las especies tardías, de charnela más ancha y concha más fina, llevaron ese diseño al extremo.

17. Evolución y parientes vivos. Probablemente desciende de *Tenticospirifer*, aparecido a principios del Givetiense, cuyo grupo dominó a finales de ese piso antes de ser reemplazado por las especies anchas como *C. verneuili*. Los braquiópodos siguen vivos hoy, con cientos de especies, aunque lejos de su esplendor devónico.

18. Descubridor del primer fósil. La especie tipo la describió Roderick Murchison en 1840 como *Spirifer verneuili*, y Nalivkin creó el género *Cyrtospirifer* en 1924 para acogerla a ella y a sus parientes.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. Los ejemplares belgas de *C. verneuili*, como el de la foto de esta ficha, y el material francés de Ferques redescrito por Ma y Day en 2003 son referencias del género, presente en museos de Europa, Asia y Norteamérica. También es, con el apodo popular inglés de «mariposa de Delabole», un fósil clásico de Cornualles.

20. Causa de su desaparición. El género no superó el Devónico: las crisis del final del periodo, que golpearon duramente a los braquiópodos espiriféridos, cerraron su historia. La causa concreta de su final es algo que la ciencia aún no sabe.

21. Debate científico abierto. Sus límites con géneros vecinos como *Sinospirifer* se siguen discutiendo: la asignación de especies se apoya en las placas dentales, la microornamentación de las costillas y otros detalles internos, y hay asignaciones pendientes de una revisión completa de ambos géneros.

22. Dato curioso. Por su concha ancha y simétrica, en Cornualles lo conocen como la «mariposa de Delabole». Un braquiópodo inmóvil y filtrador terminó ganándose el apodo de un insecto que vuela: cosas de la forma de su concha.

DALMANITES

**Dalmanites caudatus* (Brünnich, 1781) — género de Barrande, 1852*



Ilustración: Dalmanites en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL



Foto real del fósil: [DanielCD, CC BY-SA 3.0].

1. Nombre y significado. *Dalmanites* honra al naturalista sueco Johan Wilhelm Dalman, uno de los pioneros en el estudio de los trilobites. La especie tipo, *D. caudatus*, significa «el de la cola», por la larga espina que remata su escudo trasero: un trilobite con nombre de científico y apellido de advertencia.

2. Clasificación. Reino Animalia; filo Arthropoda; clase Trilobita; orden Phacopida; familia Dalmanitidae; género *Dalmanites* Barrande, 1852. Especie tipo: *Dalmanites caudatus* (Brünnich, 1781), descrita originalmente como *Trilobus caudatus*. Entre sus especies mejor conocidas están

D. limulurus (Green, 1832), *D. myops* (König, 1825) y *D. socialis* Barrande.

3. Cuándo vivió. Vivió desde el Ordovícico tardío hasta el Devónico medio, un reinado larguísimo de decenas de millones de años. En este Libro 5 nos ocupa su tramo final: durante el Devónico temprano y medio todavía recorría los fondos marinos, aunque su época dorada había sido el Silúrico. Desapareció antes de que terminara el Devónico.

4. Dónde vivió. Era un género de distribución casi mundial: sus fósiles aparecen en Europa (Reino Unido, República Checa, Suecia), Norteamérica (famosos los ejemplares de Nueva York, en EE. UU.) y Sudamérica, entre otras regiones. Vivía en mares someros y cálidos, sobre fondos de arena y lodo cercanos a arrecifes.

5. Tamaño y peso. La mayoría medía entre 4 y 7 cm de longitud, aunque hay ejemplares que rondan los 8 cm. Era, en proporción, un trilobite mediano: cabía en la palma de una mano. Su peso exacto no se puede conocer a partir del exoesqueleto fosilizado. Lo que la ciencia aún no sabe es el peso en vida con precisión, porque los tejidos blandos casi nunca se conservan.

6. Anatomía. Su exoesqueleto, ligeramente convexo y de contorno ovalado, se dividía en tres partes: un cefalón semicircular con espinas genales robustas, una glabela en forma de pera con tres pares de surcos muy marcados, un tórax de 11 segmentos articulados y un pigidio grande, con un eje de 11 a 16 anillos y 6 o 7 costillas pleurales. Debajo llevaba numerosas patas articuladas y un par de antenas.

7. Armas y defensas naturales. Su mejor defensa era su propio caparazón calcificado, rematado por dos sistemas de espinas: las espinas de las mejillas (genales) y, sobre todo, el mucrón, la larga espina en forma de lanza en la que termina el pigidio. Como otros trilobites, podía protegerse enrollando parcialmente el cuerpo.

8. Sentidos. Sus ojos esquizocroales son legendarios: grandes ojos en mosaico, formados por lentes separadas de calcita pura, con un sistema de doble lente que corregía la distorsión, casi como un objetivo fotográfico. Algunos ejemplares de especies emparentadas conservan cientos de lentes por ojo (en un dalmanítido de Illinois se estimaron más de 700 por ojo †). Su vista era de las mejores del mundo paleozoico, ideal para detectar movimiento a su alrededor.

9. Cómo se movía. Caminaba sobre el fondo marino con sus patas articuladas, avanzando despacio mientras removía el sedimento. También podía nadar cortas distancias impulsándose con el cuerpo, aunque era ante todo un animal bentónico, pegado al lecho del mar.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Se alimentaba de pequeños invertebrados y de materia orgánica del fondo. Lo más probable es que fuera un buscador oportunista: recorría el sedimento, localizaba gusanos y otros animalillos con sus antenas y su buena vista, y los procesaba con las bases espinosas de sus patas, que hacían las veces de mandíbulas.

11. Comportamiento. Lo que la ciencia aún no sabe con certeza es si vivía en grupos o en solitario; la especie *D. socialis* recibió su nombre por aparecer varios individuos juntos, pero eso también puede deberse a acumulaciones tras la muda. Como todos los trilobites, crecía mudando el exoesqueleto, y muchas de sus «fósiles» son en realidad esas mudas abandonadas.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe. No hay evidencia de sonidos ni de señales visuales entre individuos; si se comunicaba, lo más plausible es que lo hiciera por contacto químico en el agua, como muchos artrópodos marinos actuales, pero no existe prueba fósil de ello.

13. Reproducción y crías. Como los demás trilobites, se reproducía poniendo huevos de los que nacían larvas diminutas (etapa protaspis) que crecían añadiendo segmentos en cada muda. No hay registro de cuidado parental: las crías se valían por sí mismas en el plancton y luego en el fondo.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe con exactitud. Por el tamaño y el ritmo de mudas de los trilobites, se estima que animales así podían vivir varios años, pero no existe un dato verificado para este género.

15. Depredadores, rivales y presas. Sus presas eran pequeños invertebrados del fondo. Sus enemigos eran cada vez más serios: a medida que avanzaba el Paleozoico aparecieron peces con mandíbulas y grandes cefalópodos que lo tenían en su menú. Sus espinas y su vista aguda cuentan esa historia: era un animal que necesitaba vigilar y defenderse.

16. Adaptaciones. Tres adaptaciones lo definen: los ojos esquizocroales de alta precisión, únicos entre los artrópodos; el pigidio grande con espina caudal, que protegía su parte trasera; y un exoesqueleto articulado que le permitía moverse y enrollarse. Su combinación de vista y coraza explica en parte su enorme longevidad como género.

17. Evolución y parientes vivos. *Dalmanites* pertenece a los facópidos, el grupo de trilobites de ojos más avanzados. Los trilobites desaparecieron por completo a finales del Pérmico, así que no tiene descendientes directos. Sus parientes vivos más cercanos, en sentido amplio, son los demás artrópodos: cangrejos, arañas y el cangrejo herradura evocan su plan corporal.

18. Descubridor del primer fósil. La especie tipo fue descrita en 1781 por Morten Thrane Brünnich como *Trilobus caudatus*, a partir de material europeo. El género *Dalmanites* lo erigió Joachim Barrande en 1852, en plena edad de oro de la paleontología bohemia, y lo dedicó a Johan Wilhelm Dalman.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. Los ejemplares de *D. limulurus* de la cantera Caleb, en Middleport (Nueva York), extraídos de la Formación Rochester Shale, son clásicos de los museos norteamericanos. En el Reino Unido, los *Dalmanites* de Dudley (Wren's Nest) son emblemáticos del Silúrico británico. Hay piezas en el Museo de Historia Natural de Londres, en el Field Museum de Chicago y en el Museo Americano de Historia Natural de Nueva York.

20. Causa de su desaparición. El género desapareció en el Devónico medio, mucho antes de la gran crisis del Devónico tardío. No hubo un único culpable: la competencia y la presión de los nuevos peces con mandíbulas, junto con cambios en los mares someros que habitaba, fueron reduciendo su espacio hasta que dejó de existir.

21. Debate científico abierto. La taxonomía de *Dalmanites* sigue en revisión: varias especies que llevaban su nombre han pasado a otros géneros (*Zeliszkella*, *Amazonaspis*, *Bellacartwrightia*, entre otros), y los especialistas aún discuten qué especies forman el género «verdadero» y cuáles son líneas hermanas †.

22. Dato curioso. Un dalmanítido emparentado, estudiado en el Field Museum, conserva el récord entre los facópidos: más de 700 lentes de cristal de calcita en cada ojo. Hace más de 400 millones de años, este pequeño trilobite ya veía el mundo con «óptica» de precisión.

DAMOCLES

**Damocles serratus* Lund, 1986*



Ilustración: Damocles en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL

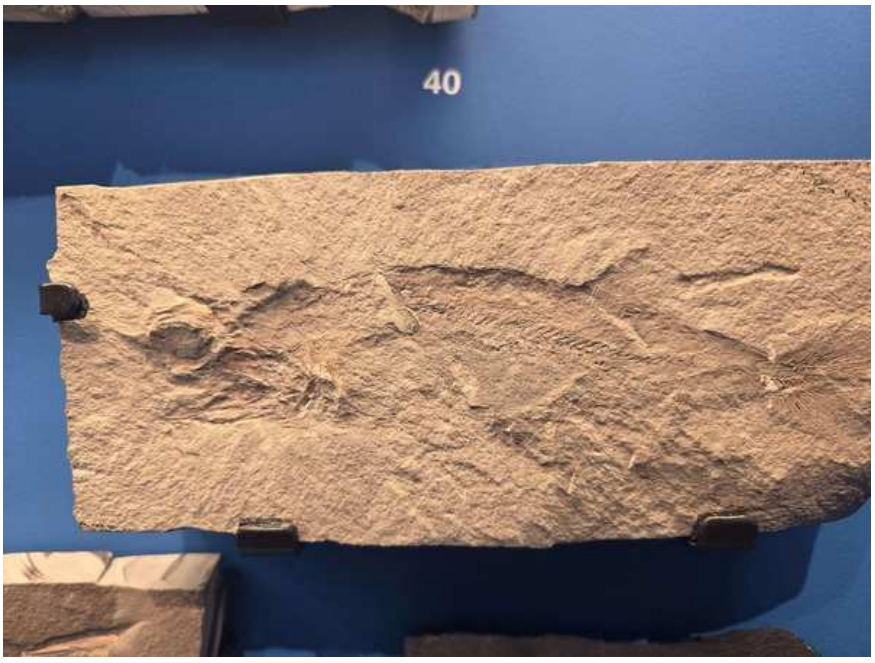


Foto real del fósil: [Montanoceratops, CC0].

1. Nombre y significado. *Damocles* toma su nombre del personaje de la leyenda griega sobre cuya cabeza pendía una espada sujeta por un hilo: este pequeño tiburón llevaba su propia «espada» inclinada sobre la cabeza. El nombre de la especie tipo, *serratus*, significa «dentado», por las sierrecillas del borde de esa espina.

2. Clasificación. Reino Animalia; filo Chordata; clase Chondrichthyes (peces cartilaginosos); orden Symmoriiformes; familia Stethacanthidae (asignación provisional según su descripción original); género *Damocles* Lund, 1986. Especie tipo: *Damocles serratus* Lund, 1986. Segunda

especie: *D. attenuatus* (Davis, 1883), descrita primero como *Physonemus attenuatus* a partir de espinas aisladas de Irlanda del Norte.

3. Cuándo vivió. Aquí esta ficha corrige la nota de catálogo con los datos verificados: aunque la familia de los estetacántidos nació en el Devónico tardío, el género *Damocles* en sí es del Misisípico (Carbonífero temprano), de hace unos 325 millones de años, procedente de la caliza de Bear Gulch (Montana, EE. UU.). Se incluye en este volumen como pariente directo y heredero de aquellos primeros estetacántidos devónicos †.

4. Dónde vivió. Los fósiles articulados proceden de Bear Gulch, en el condado de Fergus (Montana), una antigua bahía marina somera y tranquila. Las espinas de *D. attenuatus* vienen de la Mountain Limestone de Armagh, en Irlanda del Norte: el género nadaba a ambos lados del océano de su época.

5. Tamaño y peso. Era un tiburón pequeño: los ejemplares conocidos son individuos menudos, del orden de unos 20–30 cm como máximo estimado a partir del material de Bear Gulch †. Su peso en vida no se conoce. Lo que la ciencia aún no sabe es su talla máxima real, porque la muestra de fósiles completos es pequeña.

6. Anatomía. Cuerpo fusiforme de esqueleto cartilaginoso, aleta caudal homocerca en forma de media luna, segunda aleta dorsal triangular y primera aleta dorsal ausente o fusionada con la espina. Los machos llevaban la famosa espina dorsal estrecha y cilíndrica, inclinada hacia delante sobre la cabeza y con el borde aserrado, además de grandes dentículos sobre el cráneo. Sus dientes eran de tipo cladodonte: una cúspide central alta flanqueada por cúspides menores.

7. Armas y defensas naturales. La espina aserrada sobre la cabeza es su rasgo más llamativo. Pudo servir de defensa frente a atacantes que lo intentaran tragar por la cabeza, y también como señal visual entre individuos. Los dentículos dérmicos que cubrían su piel añadían una capa de protección rugosa.

8. Sentidos. Como los tiburones actuales, debía guiarse sobre todo por el olfato y por la línea lateral, que detecta vibraciones en el agua. Sus ojos eran proporcionados para un depredador pequeño de aguas someras. Lo que la ciencia aún no sabe es el detalle de sus órganos sensoriales, porque el cartílago y los tejidos blandos solo se conservan en condiciones excepcionales.

9. Cómo se movía. Nadaba ondulando el cuerpo y empujando con su aleta caudal en forma de media luna, una cola hecha para arranques rápidos en aguas costeras. Las aletas pélvicas de los machos, con metapterigios prominentes, formaban parte de su anatomía reproductora.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Era un depredador de presas pequeñas. Sus dientes cladodontes, con cúspides puntiagudas, estaban hechos para sujetar peces pequeños y otros animalillos resbaladizos, no para desgarrar: atrapaba la presa y la tragaba entera, como hacen muchos tiburones pequeños actuales.

11. Comportamiento. El dato más sorprendente es su proporción entre sexos: en la muestra fósil hay unos once machos por cada hembra. Eso sugiere que machos y hembras no ocupaban exactamente los mismos ambientes, o que los machos se concentraban en la bahía de Bear Gulch en ciertas épocas.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe. Es razonable suponer que la espina y los dentículos craneales del macho tuvieran un papel visual en el cortejo, como ocurre con las estructuras exageradas de muchos animales actuales, pero es una inferencia, no un hecho

demostrado.

13. Reproducción y crías. Como los demás condrictios de su grupo, se reproduciría por fecundación interna: los machos poseían órganos copuladores derivados de las aletas pélvicas. Se conocen series de crecimiento de las espinas, desde juveniles hasta adultos. Lo que la ciencia aún no sabe es si las crías nacían vivas o de huevos.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe. No existen anillos de crecimiento leíbles de forma fiable en su cartílago fosilizado.

15. Depredadores, rivales y presas. Sus presas: peces pequeños e invertebrados de la bahía. Sus rivales: la multitud de condrictios de Bear Gulch, donde se han descrito decenas de especies de peces, la mayoría cartilaginosos. Sus depredadores serían los peces óseos y cartilaginosos mayores de aquella bahía tan concurrida.

16. Adaptaciones. Su adaptación estrella es la espina cefálica aserrada de los machos, un rasgo de dimorfismo sexual extremo compartido con parientes como *Falcatus*. También destaca la fusión de la primera aleta dorsal con esa espina, una solución única entre los vertebrados.

17. Evolución y parientes vivos. *Damocles* pertenece a los simoriformes, un linaje temprano de peces cartilaginosos cercano al origen de los tiburones modernos. No dejó descendientes directos; sus parientes vivos más próximos son los tiburones y rayas actuales, herederos lejanos de aquella primera gran radiación de condrictios.

18. Descubridor del primer fósil. Las primeras espinas fueron descritas en 1883 por James William Davis, que las asignó al género de forma *Physonemus*. El género *Damocles* y su especie tipo los erigió Richard Lund en 1986, al reconocer los cuerpos articulados de Bear Gulch.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. El ejemplar de *D. serratus* expuesto en el Royal Ontario Museum (Toronto, Canadá) es el más fotografiado del género. El material tipo y la serie de Bear Gulch se conservan en colecciones de Montana y en museos norteamericanos dedicados a ese yacimiento excepcional.

20. Causa de su desaparición. Lo que la ciencia aún no sabe en detalle. El género dejó de existir dentro de la renovación de faunas del Carbonífero, cuando los ecosistemas de bahías someras como Bear Gulch cambiaron y los simoriformes fueron perdiendo protagonismo frente a otros linajes de condrictios.

21. Debate científico abierto. Su posición familiar sigue abierta: Lund lo incluyó provisionalmente en Stethacanthidae, pero *Damocles* carece del «cepillo» dorsal típico de *Stethacanthus*, y los análisis recientes de simoriformes siguen reordenando estas relaciones †. También se debate la función real de la espina: ¿defensa, cortejo o ambas?

22. Dato curioso. En la muestra de Bear Gulch aparecen once machos por cada hembra. O los machos vivían permanentemente en la bahía y las hembras solo la visitaban, o aquella ensenada era una especie de «territorio de exhibición» masculino hace 325 millones de años.

DENDROCRINUS

**Dendrocrinus longidactylus* Hall, 1852*

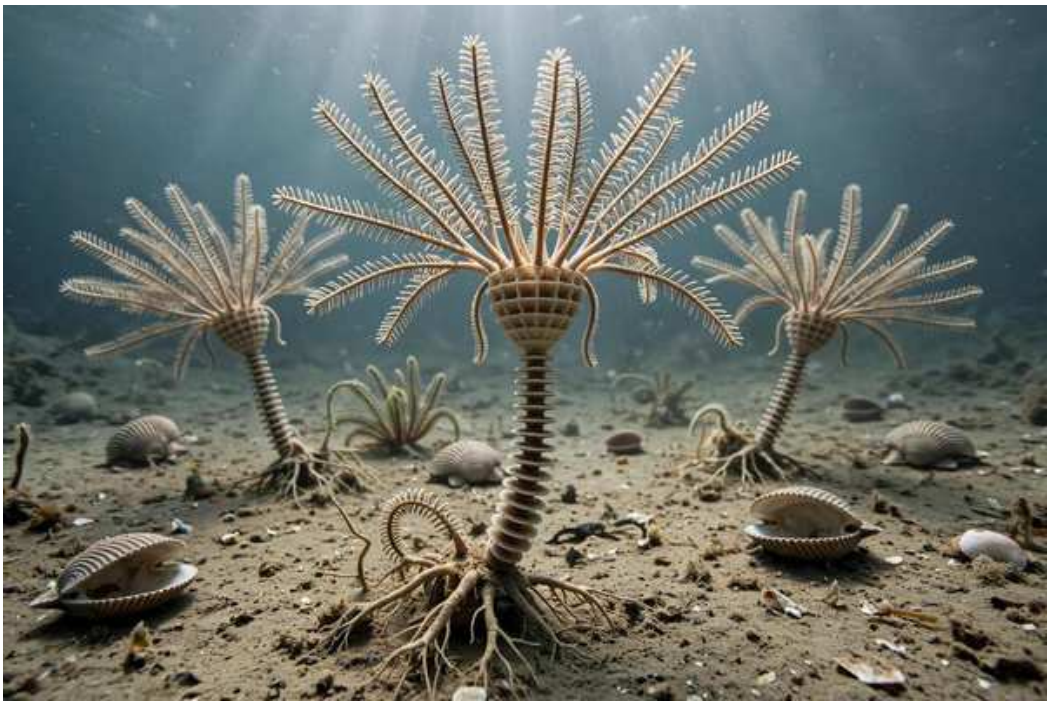


Ilustración: Dendrocrinus en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL



Foto real del fósil: [James St. John, CC BY 2.0].

1. Nombre y significado. *Dendrocrinus* combina las palabras griegas para «árbol» y «lirio»: el lirio de mar con brazos de árbol. Y es una descripción perfecta, porque su corona de brazos se ramifica una y otra vez como las ramas de un roble en miniatura. La especie tipo, *D. longidactylus*, significa «el de los dedos largos».

2. Clasificación. Reino Animalia; filo Echinodermata; clase Crinoidea; parvclase Cladida (eucládidos); familia Dendrocrinidae; género *Dendrocrinus* Hall, 1852. Especie tipo: *Dendrocrinus longidactylus* Hall, 1852, por monotipia. Es uno de los géneros de crinoideos cládidos definidos

más antiguamente en Norteamérica.

3. Cuándo vivió. Nota honesta de verificación: en su circunscripción moderna revisada (Wright, Cole y Ausich, 2019), *Dendrocrinus* abarca del Ordovícico (Sandbiano) al Silúrico (Ludlow). Muchas especies devónicas que en el siglo XIX llevaban su nombre han sido trasladadas a otros géneros; su presencia en este Libro 5 refleja esa historia clásica de asignaciones devónicas, pero el rango seguro y revisado del género es ordovícico–silúrico †.

4. Dónde vivió. Sus fósiles proceden de Asia, Australia, China, Europa y Estados Unidos, con localidades clásicas en el estado de Nueva York y en Ontario (Canadá), incluido el espectacular yacimiento de Brechin. Vivía fijo al fondo de mares someros, formando «jardines» de lirios de mar junto a braquiópodos y corales.

5. Tamaño y peso. Era un crinoideo de corona pequeña sobre un tallo articulado; el cáliz (la «copa» que sostiene los brazos) tiene una proporción alto/ancho de aproximadamente 1,3. La altura total del animal dependía de la longitud del tallo, de decenas de centímetros en los crinoideos pedunculados típicos. Su peso en vida no se puede determinar a partir del esqueleto de calcita. Lo que la ciencia aún no sabe es la talla completa media de cada especie, porque los tallos se desarticulan tras la desaparición del animal.

6. Anatomía. Su cuerpo se organiza en tres pisos: una raíz o fijación al sustrato, un tallo de piezas calcáreas apiladas (columnales) con un canal axial, y la corona. La corona consta de un cáliz cónico alto formado por cinco infrabasales, cinco basales y cinco radiales, más un saco anal cilíndrico y estrecho. De ahí salen los brazos, que se bifurcan de forma regular (isotoma) hasta tres veces, como ramas.

7. Armas y defensas naturales. No tenía armas en sentido estricto: su defensa era su esqueleto de placas de calcita, duro y poco apetecible, y el hecho de vivir elevado sobre el fondo, fuera del alcance de parte de los animales que removían el sedimento. Algunos crinoideos pueden desprenderse de brazos y regenerarlos, una forma pasiva de escapar.

8. Sentidos. Los crinoideos carecen de ojos y de cerebro centralizado: perciben el mundo por el tacto y por señales químicas disueltas en el agua, gracias a una red nerviosa que recorre brazos y tallo. Lo que la ciencia aún no sabe es hasta qué punto *Dendrocrinus* respondía a la luz o a las vibraciones; se infiere del comportamiento de los crinoideos actuales.

9. Cómo se movía. Era un animal sésil: una vez fijado al fondo, pasaba la vida en el mismo sitio. Solo sus brazos se movían, abriéndose en abanico frente a la corriente y ondulando suavemente para conducir el alimento hacia la boca. Las larvas, en cambio, sí nadaban libremente antes de asentarse.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Era filtrador. Con los brazos desplegados en forma de abanico o de árbol, atrapaba plancton y partículas orgánicas que arrastraba la corriente; unas prolongaciones diminutas (pínnulas y podios) las conducían por surcos ciliados hasta la boca, situada en el centro de la corona.

11. Comportamiento. Formaba praderas submarinas con muchos individuos orientados hacia la corriente dominante, aprovechando el mismo flujo de alimento. Su vida era quieta pero no solitaria: los yacimientos conservan a veces decenas de coronas juntas, reflejo de aquellas comunidades densas.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe. No hay evidencia de comunicación entre

individuos; la sincronía en la reproducción de los crinoideos modernos se logra respondiendo a señales ambientales (temperatura, luz, mareas), no a mensajes entre vecinos.

13. Reproducción y crías. Como los crinoideos actuales, liberaría sus gametos al agua, donde ocurriría la fecundación. De los huevos nacen larvas nadadoras que, tras una breve vida planctónica, se fijan al fondo y construyen tallo y corona. No existía cuidado parental.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe para este género. Los crinoideos actuales pueden vivir varios años, pero no hay forma directa de medir la edad de un ejemplar fósil de *Dendrocrinus*.

15. Depredadores, rivales y presas. No tenía presas vivas: su «alimento» era el plancton. Sus rivales eran otros filtradores fijos —braquiópodos, briozoos y otros crinoideos— que competían por el espacio y la corriente. Sus enemigos, los animales que recorrían el fondo y podían arrancar o romper sus coronas.

16. Adaptaciones. Su gran adaptación es la corona ramificada como un árbol: multiplicar las ramas multiplica la superficie de captura sin aumentar el tamaño del cuerpo. El tallo flexible, hecho de decenas de piezas articuladas, le permitía balancearse con la corriente sin romperse y mantener el abanico siempre bien orientado.

17. Evolución y parientes vivos. *Dendrocrinus* es un cládido, el linaje de crinoideos del que descienden todos los actuales: los lirios de mar pedunculados de aguas profundas y las comátulas libres y nadadoras son sus parientes vivos lejanos. Pocas fichas de esta enciclopedia pueden presumir de una descendencia que sigue viva 450 millones de años después.

18. Descubridor del primer fósil. El género lo erigió James Hall en 1852 en su monumental *Palaeontology of New York*, con la especie *D. longidactylus*. Hall fue el gigante de la paleontología norteamericana del siglo XIX y describió buena parte de la fauna de los mares paleozoicos de ese continente.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. Los ejemplares de *D. caduceus* de la Formación Waynesville (Ordovícico superior) en Caesar Creek, Ohio, son fotografiados a menudo por su buena conservación (la foto real de esta ficha procede de ese yacimiento). La nueva especie *D. simcoensis*, del Lagerstätte de Brechin (Ontario), se describió en 2019. Hay material en el Museo Estatal de Nueva York y en colecciones universitarias de EE. UU. y Canadá.

20. Causa de su desaparición. En su circunscripción revisada, el género dejó de existir en el Silúrico, tras sobrevivir a la gran crisis de finales del Ordovícico como un linaje de diversidad ya reducida: un «clado que camina» unos millones de años más antes de desaparecer, según la expresión que usan los especialistas para estos linajes en declive.

21. Debate científico abierto. El gran debate es taxonómico: *Dendrocrinus* fue durante más de un siglo un género «cajón de sastre» al que se asignaban muchos cládidos ordovícicos y silúricos de Norteamérica, y la limpieza de esa lista —qué especies quedan dentro y cuáles salen— continúa hoy †. Por eso su presencia en un libro del Devónico debe leerse con esta nota: las citas devónicas clásicas no han resistido la revisión moderna.

22. Dato curioso. *Dendrocrinus* da nombre a todo un orden histórico de crinoideos, los dendrocrínidos, y su patrón de brazos ramificados es tan característico que los especialistas lo usan como referencia para definir uno de los dos grandes linajes de crinoideos que sobrevivieron al Paleozoico.

DENSIGNATHUS

**Densignathus rowei* Daeschler, 2000*



Ilustración: Densignathus en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL



Foto real del fósil: [Amirani1746, CC BY-SA 4.0].

1. Nombre y significado. *Densignathus* significa «mandíbula gruesa» o «mandíbula densa», y es literal: lo único que conocemos de este animal es una mandíbula extraordinariamente robusta. La especie, *rowei*, honra al paleontólogo Norman Douglas Rowe. Es un nombre que ya es una descripción del fósil.

2. Clasificación. Reino Animalia; filo Chordata; clase Sarcopterygii (en sentido amplio); clado Tetrapodomorpha; clado Stegocephali; género *Densignathus* Daeschler, 2000. Es un tetrápodo troncal (stem-tetrapod), uno de los primeros vertebrados del linaje que llevaría a los animales de cuatro extremidades. Especie tipo y única: *Densignathus rowei* Daeschler, 2000.

3. Cuándo vivió. Vivió en el Devónico tardío, en el piso Fameniense, hace unos 365–363 millones de años, en la época exacta en la que los vertebrados estaban dando el salto del agua a la tierra firme.

4. Dónde vivió. Solo se conoce del yacimiento de Red Hill, en el condado de Clinton, Pensilvania (EE. UU.), en la Formación Catskill. Aquel lugar era una llanura de inundación con ríos, lagunas y charcas estacionales, poblada por peces de aletas lobuladas y por los primeros tetrápodos, como su vecino *Hynerpeton*.

5. Tamaño y peso. Su mandíbula es aproximadamente un tercio más larga que la de *Hynerpeton*,

con el que compartía yacimiento, y es mucho más robusta y dentada. A partir de esa proporción se le imagina como un tetrápodo temprano de alrededor de un metro o más †. Su peso en vida no se conoce. Lo que la ciencia aún no sabe es su tamaño exacto, porque no se ha encontrado ninguna otra parte de su cuerpo.

6. Anatomía. Todo lo que sabemos de su anatomía cabe en una mandíbula inferior: ancha y engrosada por delante de la fosa del aductor, con una torsión marcada en el borde ventral, el hueso de Meckel expuesto sin interrupción en la cara interna y una ornamentación radial débil en los infradentarios. Llevaba colmillos de tipo coronoides, un rasgo heredado de los peces, combinados con el colmillo parasinfisario propio de los tetrápodos: una mandíbula a mitad de camino evolutivo.

7. Armas y defensas naturales. Su arma era la propia mandíbula: gruesa, potente y muy dentada, construida para una mordida fuerte sobre presas que se resistían. No se conoce ninguna estructura defensiva, aunque la piel gruesa y escamosa típica de los primeros tetrápodos le daría cierta protección.

8. Sentidos. Lo que la ciencia aún no sabe en detalle: al conocerse solo la mandíbula, sus ojos, oídos y olfato deben inferirse de parientes como *Hynerpeton* o *Acanthostega*, que combinaban vista aérea con línea lateral para percibir el agua. El canal mandibular de *Densignathus*, parcialmente cerrado, sugiere que conservaba sensores de vibraciones en la propia mandíbula, en un estado intermedio entre peces y tetrápodos.

9. Cómo se movía. Lo que la ciencia aún no sabe de forma directa, porque no se han encontrado sus extremidades ni su columna. Por su parentesco con los demás tetrápodos de Red Hill, lo más probable es que nadara con ondulaciones del cuerpo y la cola y que pudiera apoyarse y desplazarse torpemente por las orillas fangosas con extremidades con dedos.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Era un depredador. La robustez de la mandíbula y su dentición abundante indican especialización en presas relativamente grandes o duras, distintas de las de *Hynerpeton*: probablemente peces de la laguna y otros animales acuáticos de la llanura de inundación, atrapados con una mordida potente.

11. Comportamiento. La comparación con *Hynerpeton* sugiere reparto de nichos: dos tetrápodos vecinos, contemporáneos, con mandíbulas muy distintas, no comían lo mismo ni cazaban igual. *Densignathus* sería el especialista en presas más exigentes. Del resto de su comportamiento —si era solitario, territorial o estacional— lo que la ciencia aún no sabe.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe. No existe ninguna evidencia fósil sobre cómo se comunicaban los tetrápodos devónicos entre sí.

13. Reproducción y crías. Lo que la ciencia aún no sabe en su caso concreto. Por su posición evolutiva, lo más probable es que se reprodujera en el agua, como los anfibios actuales, con huevos sin cáscara dura y crías acuáticas, pero no hay huevos ni juveniles atribuidos al género.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe. Una sola mandíbula no permite estimar cuántos años vivía.

15. Depredadores, rivales y presas. Sus presas serían peces e invertebrados grandes de ríos y lagunas. Su rival directo era *Hynerpeton*, el otro tetrápodo de Red Hill. Y en aquellas aguas mandaba un gigante: el pez de aletas lobuladas *Hyneria*, de varios metros, capaz de convertir en presa a casi cualquier animal de la llanura, incluido un tetrápodo joven.

16. Adaptaciones. Su adaptación clave es la mandíbula misma: engrosada y reforzada, con el canal sensorial a medio cerrar entre el diseño de pez y el de tetrápodo. Representa un paso concreto y medible en la secuencia de cambios que convirtió la mandíbula de un pez en la de un animal terrestre.

17. Evolución y parientes vivos. *Densignathus* está en la base del linaje de los tetrápodos: todo vertebrado terrestre actual —anfibios, reptiles, aves y mamíferos, incluidos nosotros— desciende de animales de ese mismo experimento devónico. Sus parientes vivos somos, en sentido amplio, todos los tetrápodos.

18. Descubridor del primer fósil. Lo describió Edward B. «Ted» Daeschler en el año 2000, en la revista *Journal of Paleontology*, a partir de la mandíbula hallada en Red Hill durante las campañas que también produjeron a *Hynerpeton* y otros tetrápodos tempranos. La especie honra a Norman Douglas Rowe.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. El holotipo es la mandíbula de Red Hill, el único resto conocido del género, conservado en las colecciones de la Academy of Natural Sciences de Filadelfia, la institución de Daeschler. Red Hill es hoy un sitio paleontológico protegido y muy visitado por aficionados con permiso.

20. Causa de su desaparición. Desapareció dentro de la crisis de finales del Devónico (evento Hangenberg), que golpeó con especial dureza a los vertebrados de agua dulce y transformó los ecosistemas fluviales. Su linaje concreto dejó de existir; otros tetrápodos emparentados cruzaron al Carbonífero.

21. Debate científico abierto. Sin más fósiles que una mandíbula, su posición exacta entre los tetrápodos troncales sigue sin resolución: los análisis no logran situarlo con firmeza en el árbol, y cada carácter de su mandíbula se discute como señal evolutiva o como convergencia †.

22. Dato curioso. *Densignathus* se reconoció como especie distinta gracias a una segunda mandíbula hallada a solo 30 cm del material original de *Hynerpeton*: al ver que aquella era diferente, los investigadores comprendieron que la primera y robusta mandíbula, encontrada a 50 metros de distancia, pertenecía a otro tetrápodo que vivía en el mismo río.

DIADEMODUS

**Diademodus hydei* Harris, 1951*



Ilustración: Diademodus en vida (reconstrucción).

1. Nombre y significado. *Diademodus* alude a una diadema o corona, en referencia a la disposición de las numerosas cúspides de sus dientes, que forman una especie de coronita. La especie tipo, *hydei*, fue dedicada por su descubridor a una persona de su entorno científico. Es el tiburón de la «corona de dientes».

2. Clasificación. Reino Animalia; filo Chordata; clase Chondrichthyes; subclase Elasmobranchii; orden Phoebodontiformes; familia Phoebodontidae; género *Diademodus* Harris, 1951. Especie tipo: *Diademodus hydei* Harris, 1951. Otras especies: *D. utahensis* Ginter, 2008 y *D. dominicus* Roelofs y colaboradores, 2015, conocidas sobre todo por los dientes.

3. Cuándo vivió. Vivió en el Devónico tardío, en el Fameniense (la especie tipo procede de capas del Fameniense superior de la Cleveland Shale). Los dientes atribuidos al género amplían su historia a otras fases del Devónico y a varias regiones del mundo; Wikipedia resume su rango como Devónico tardío, aunque la ficha de la base de datos asociada muestra un intervalo más amplio que sigue en discusión †.

4. Dónde vivió. La especie tipo procede de la Cleveland Shale, junto al lago Erie, al suroeste de Cleveland (Ohio, EE. UU.), un mar interior oscuro y productivo. Los dientes del género han aparecido además en Utah y Nevada (EE. UU.), Australia Occidental y Rusia: un tiburón pequeño de distribución muy amplia.

5. Tamaño y peso. Según su descripción original, era un pez cartilaginoso largo y esbelto que alcanzaba hasta 40 cm de longitud, aproximadamente el tamaño de una pintarroja actual. Su peso en vida no se conoce. Lo que la ciencia aún no sabe es si los dientes gigantes atribuidos en otros lugares corresponden a individuos mayores del mismo género.

6. Anatomía. Cuerpo alargado y fino, ligeramente más ancho que alto, parecido en silueta a un tiburón gato moderno. Estaba cubierto de dentículos dérmicos con forma de dientecillos: cortos

cerca de la cabeza y mayores en filas a lo largo de la línea lateral. Su cola no tenía la quilla exagerada de su contemporáneo *Cladoselache*. Lo más distintivo eran sus dientes febodontes: muchas cúspides delicadas, tres principales y entre tres y siete cúspides intermedias a cada lado en las especies dentales del género.

7. Armas y defensas naturales. No tenía espinas ni armadura: su defensa era su tamaño discreto, su piel de dentículos rugosos y, probablemente, su capacidad de esconderse cerca del fondo. Sus dientes servían para sujetar, no como arma frente a depredadores.

8. Sentidos. Como elasmobranquio, combinaría vista, olfato fino y línea lateral. La fila de dentículos agrandados a lo largo de la línea lateral marca justo el recorrido de ese sistema sensorial de vibraciones. Lo que la ciencia aún no sabe es el detalle interno de sus sentidos, porque del género se conoce un único fósil corporal, el de *D. hydei*.

9. Cómo se movía. Nadaba con ondulaciones suaves del cuerpo alargado, al estilo de las pintarrojas actuales, probablemente cerca del fondo y sin grandes acelerones: sus aletas eran pequeñas y su cola, sin quilla reforzada, no era la de un velocista.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Sus dientes multicuspidados y delicados han llevado a algunos especialistas a proponer que filtraba o recogía presas muy pequeñas —crustáceos diminutos, larvas y otros componentes del zooplancton y del fondo blando—, más que cazar peces grandes. La forma exacta de alimentarse del género es parte del debate, como se cuenta en la sección 21 †.

11. Comportamiento. Lo que la ciencia aún no sabe casi todo: ni si era solitario ni si formaba grupos. Su cuerpo esbelto y sus aletas pequeñas sugieren un nadador tranquilo de aguas profundas o del fondo, lejos de la competencia de los grandes tiburones de la superficie.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe. No hay ninguna evidencia sobre comunicación en este género.

13. Reproducción y crías. Lo que la ciencia aún no sabe. Por su grupo, lo esperable es fecundación interna como en los demás condrictios, pero no se conocen huevos, embriones ni juveniles atribuidos a *Diademodus*.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe. No existen estructuras fechables en el único fósil corporal conocido.

15. Depredadores, rivales y presas. Compartía el mar de la Cleveland Shale con vecinos formidables: el placodermo gigante *Dunkleosteus* y el tiburón *Cladoselache*. Para un pez de 40 cm, ambos eran una amenaza seria. Sus presas serían animalillos del fondo y de la columna de agua. Sus rivales, los demás tiburones pequeños de aquel mar tan diverso.

16. Adaptaciones. Su adaptación característica es la dentición de muchas cúspides finas, una «corona» de puntas que multiplica los puntos de contacto con presas diminutas y blandas. A ello se suma la hilera de dentículos reforzados sobre la línea lateral, un detalle que Ginter y colaboradores han comparado con el de otros condrictios de la época.

17. Evolución y parientes vivos. *Diademodus* pertenece a los febodóntidos, un linaje temprano de elasmobranquios. Su aspecto general de tiburón gato es pura convergencia: sus parientes vivos más cercanos son los tiburones y rayas actuales en conjunto, sin un descendiente concreto identificable.

18. Descubridor del primer fósil. Lo describió John E. Harris en 1951, en un trabajo dedicado expresamente a «*Diademodus hydei*, un nuevo tiburón fósil de la Cleveland Shale», a partir de un fósil corporal hallado en Big Creek, al suroeste de Cleveland.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. El fósil corporal de *D. hydei* es una pieza única: es el único ejemplar completo del género y la base de todo lo que sabemos de su anatomía. Los dientes de las demás especies se conservan en colecciones como la del Instituto de Geología de la Universidad de Varsovia (material de Utah estudiado por Ginter). El Museo de Historia Natural de Cleveland custodia la mejor colección del mundo de la fauna de la Cleveland Shale.

20. Causa de su desaparición. El género desapareció en el marco de la crisis del Devónico tardío, que golpeó duramente a los condrictios: los febodóntidos perdieron casi toda su diversidad entre el Fameniense y el Carbonífero. La causa concreta para *Diademodus* no está demostrada.

21. Debate científico abierto. Hay dos debates vivos: su modo de alimentación (¿depredador de presas pequeñas o filtrador especializado?, como sugiere el estudio de Ginter sobre «tiburones filtradores devónicos») y su rango temporal y geográfico real, porque la mayoría de los registros son dientes aislados que podrían pertenecer a géneros emparentados †.

22. Dato curioso. De todo un género repartido por tres continentes, solo existe un fósil con el cuerpo completo: todo lo demás que sabemos de *Diademodus* cabe en dientes del tamaño de una uña.

DIPLACANTHUS

**Diplacanthus crassissimus* Duff, 1842 — género de Agassiz, 1843*



Ilustración: Diplacanthus en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL



Foto real del fósil: [James St. John, CC BY 2.0].

1. Nombre y significado. *Diplacanthus* significa «doble espina», y es una descripción literal: es el pez de las dos espinas dorsales. Pocos nombres de la paleontología se entienden tan rápido mirando el animal.

2. Clasificación. Reino Animalia; filo Chordata; clase Chondrichthyes; subclase Acanthodii (los «tiburones espinosos»); orden Diplacanthiformes; familia Diplacanthidae; género *Diplacanthus* Agassiz, 1843. Especie tipo: *Diplacanthus crassissimus* Duff, 1842 (citada en alguna revisión como *Diplocanthus crassisimus*, con grafía discutida †), que tiene prioridad sobre el nombre *D. striatus* con el que se conocía al mismo animal.

3. Cuándo vivió. Vivió en el Devónico medio y principios del tardío. Los diplacántidos están mejor representados en el Devónico medio, con fósiles articulados, espinas y escamas

abundantes sobre todo en el norte de Europa.

4. Dónde vivió. Es un género sobre todo escocés: sus mejores fósiles salen del Old Red Sandstone de Escocia —la cantera de Achanarras en Caithness, Tynet Burn y otras localidades clásicas—, en ambientes de lagos de agua dulce. El grupo en su conjunto se extendió por Europa y Norteamérica, y hubo especies atribuidas incluso en Sudáfrica (hoy trasladada a otro género).

5. Tamaño y peso. Era un pez pequeño y de cuerpo alto: los ejemplares articulados conocidos miden en torno a 8–10 cm de longitud. Su peso en vida no se conoce. Lo que la ciencia aún no sabe es la talla máxima del género, aunque todo indica que fue siempre un pez menudo.

6. Anatomía. Cuerpo fusiforme y profundo para un acantodio, cubierto de escamas diminutas en mosaico, con coronas ornamentadas de crestas. Su firma anatómica son las dos aletas dorsales, cada una precedida por una espina robusta —la anterior más larga que la posterior—, y espinas también ante las aletas pectorales, pélvicas y anal. La cintura pectoral ósea estaba fusionada en una estructura única a cada lado, cada ojo rodeado por una placa larga y varias cortas, y llevaba dientecillos sobre todo en la mandíbula inferior.

7. Armas y defensas naturales. Las espinas son su defensa y su nombre: una corona de púas óseas ante casi cada aleta hacía de *Diplacanthus* un bocado incómodo y difícil de tragar para cualquier depredador lacustre. Las espinas, con sus canales pulpares internos, eran estructuras vivas y bien irrigadas.

8. Sentidos. Tendría la vista y la línea lateral típicas de los peces óseos y cartilaginosos de su época; sus grandes placas circumorbitales enmarcan unos ojos relativamente grandes para su tamaño. Lo que la ciencia aún no sabe es el detalle de su oído interno ni de su olfato, que no se conservan en los fósiles articulados escoceses.

9. Cómo se movía. Su cuerpo en forma de huso y su cola heterocerca, con el lóbulo superior más desarrollado, lo describen como un nadador activo de la columna de agua del lago, no un pez de fondo. Las dos aletas dorsales con sus espinas actuarían como quillas estabilizadoras.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Sus dientes pequeños, confinados sobre todo a la mandíbula inferior, apuntan a una dieta de invertebrados pequeños y materia blanda recogida en el agua o sobre el fondo del lago. Algunos diplacántidos emparentados carecían de dientes, señal de que el grupo experimentó varias formas de alimentarse.

11. Comportamiento. Aparece en los mismos niveles lacustres que otros peces del Devónico escocés, formando parte de comunidades de lago bien estructuradas. Lo que la ciencia aún no sabe es si nadaba en bancos o en solitario; la concentración de fósiles en ciertos lechos refleja sobre todo episodios de mortandad en el lago, no necesariamente su vida social.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe. No existe evidencia de comunicación entre individuos en los acantodios.

13. Reproducción y crías. Lo que la ciencia aún no sabe en detalle. Se infiere reproducción acuática típica de peces, sin cuidado parental conocido, y se han estudiado juveniles de acantodios en yacimientos bálticos, pero no una serie de crecimiento completa de este género.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe. Las escamas de los acantodios muestran estructura interna compleja, pero no se ha publicado una estimación de edad para *Diplacanthus*.

15. Depredadores, rivales y presas. En los lagos escoceses compartía agua con depredadores mayores, como peces de aletas lobuladas y otros peces acorazados capaces de apresarlo pese a sus espinas. Sus presas: invertebrados pequeños. Sus rivales: la rica comunidad de acantodios y peces óseos del mismo lago, que se repartían el alimento y el espacio.

16. Adaptaciones. Su adaptación definitoria es el sistema de doble espina dorsal unido a una cintura pectoral fusionada en una sola pieza rígida: un «chasis» óseo que daba estabilidad a un nadador pequeño en aguas con depredadores. Las escamas altas, con una red de canales que se abría por poros en la corona, son otro rasgo fino y único del género.

17. Evolución y parientes vivos. Los acantodios se sitúan hoy en el tronco de los condrictios: son parientes tempranos de los tiburones, y análisis recientes los colocan como un grado evolutivo hacia los peces cartilaginosos modernos. No tiene descendientes directos; sus parientes vivos más próximos son los tiburones y rayas.

18. Descubridor del primer fósil. La especie tipo la describió Duff en 1842 y el género lo erigió Louis Agassiz en 1843, el gran ictiólogo suizo que fundó el estudio moderno de los peces fósiles. Escocia y sus canteras de Old Red Sandstone fueron el escenario de aquella primera época dorada de la paleoictiología.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. Los ejemplares articulados de Achanarras (Caithness) conservados en nódulos partidos por la mitad son piezas clásicas de museo, con las espinas y las escamas visibles al detalle. La revisión moderna del género (Burrow, Newman y Davidson, 2016) se basó en las colecciones de National Museums Scotland, en Edimburgo, donde puede verse material del género.

20. Causa de su desaparición. El género dejó de existir en el Devónico, antes de la crisis final del período. Los diplacantiformes fueron perdiendo terreno durante el Devónico tardío a medida que cambiaban los ambientes lacustres y fluviales y se reordenaban las comunidades de peces.

21. Debate científico abierto. La revisión de 2016 sinonimizó muchas especies europeas con las escocesas y reasignó otras: *D. longispinus* pasó a *Rhadinacanthus*, y en 2025 la especie sudafricana *D. acus* se convirtió en el nuevo género *Angelacanthus*. Cuántas especies reales tiene *Diplacanthus* sigue siendo una pregunta abierta †.

22. Dato curioso. Su cintura pectoral estaba soldada en una sola pieza a cada lado del cuerpo, espinas incluidas: llevaba, literalmente, un chaleco óseo incorporado de fábrica.

DIPTERUS

**Dipterus valenciennesi* Sedgwick & Murchison, 1828*



Ilustración: Dipterus en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL



Foto real del fósil: [Haplochromis, CC BY-SA 3.0].

1. Nombre y significado. *Dipterus* viene del griego *dis*, «dos», y *pteron*, «ala» o «aleta»: el pez de las dos aletas (dorsales). La especie tipo honra a Achille Valenciennes, el gran ictiólogo francés. Fue uno de los primeros peces pulmonados descritos por la ciencia, y su nombre anuncia justo lo que lo distingue de sus descendientes actuales.

2. Clasificación. Reino Animalia; filo Chordata; clase Dipnoi (peces pulmonados, dentro de Sarcopterygii); familia Dipteridae; género *Dipterus* Sedgwick & Murchison, 1828. Especie tipo: *Dipterus valenciennesi* Sedgwick & Murchison, 1828. Otras especies aceptadas: *D. macropterus* (Traquair, 1888), además de varias dudosas basadas en placas dentales aisladas (*D. serratus*, *D. marginalis*, *D. radiatus*) †.

3. Cuándo vivió. Vivió en el Devónico medio, hace unos 390 millones de años, en plena «era de

los peces». Es uno de los dipnoos mejor conocidos de todo el Paleozoico.

4. Dónde vivió. Era un pez de agua dulce: sus fósiles clásicos salen del Old Red Sandstone de Escocia —la cantera de Achanarras y las lajas de Caithness y las Orcadas—, que fueron el fondo de un gran lago, el lago Orcadiano. Registros atribuidos extienden el género por Europa (Rusia báltica, Alemania) y posiblemente Norteamérica, aunque buena parte de esos registros se basan en placas dentales sueltas.

5. Tamaño y peso. Medía unos 35 cm de longitud; un cráneo grande de Thurso, de 83 mm, apunta a un individuo de unos 40 cm. Era, por tanto, un pez pulmonado de tamaño medio, comparable a un ejemplar joven de los pulmonados actuales. Su peso en vida no se conoce con precisión. Lo que la ciencia aún no sabe es si existían poblaciones con tallas claramente mayores.

6. Anatomía. Cuerpo robusto y alargado, cubierto de grandes escamas con cosmina, cabeza ancha y aplanada con el techo craneal formado por un mosaico de huesos. En lugar de dientes verdaderos llevaba placas dentales con crestas en el paladar y la mandíbula, hechas para triturar. Sus aletas pares eran lobuladas, con un eje óseo central ramificado (arquipterigio) parecido al de *Neoceratodus*. Y el detalle clave: sus aletas dorsal, caudal y anal estaban todavía SEPARADAS —tenía dos dorsales bien diferenciadas—, mientras que en los pulmonados actuales todas se han fusionado en una sola banda continua. La cola era heterocerca.

7. Armas y defensas naturales. No tenía espinas ni armadura pesada: su defensa era su tamaño moderado, su piel de escamas gruesas con cosmina y su capacidad de refugiarse entre la vegetación del fondo del lago. Sus placas dentales eran herramienta de alimentación, no un arma frente a depredadores.

8. Sentidos. Los estudios con tomografía de cráneos de dipnoos devónicos muestran que el olfato era un sentido dominante en estos peces, con una región olfatoria muy desarrollada, junto a la vista y al sistema de la línea lateral. En *Dipterus*, el endocráneo se ha comparado directamente con el del pulmonado australiano actual: el plan sensorial del grupo ya estaba en marcha en el Devónico.

9. Cómo se movía. Nadaba ondulando el cuerpo y empujando con la cola, usando las aletas lobuladas para maniobrar y apoyarse cerca del fondo, como hacen los pulmonados actuales. La aleta pectoral estaba «rotada» en la misma posición que en los dipnoos modernos, un detalle que solo se apreció al estudiar su esqueleto completo.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Era un triturador especializado: sus placas dentales, reforzadas con un tejido dentario durísimo, procesaban presas de caparazón resistente, como pequeños moluscos, crustáceos y otros invertebrados del fondo del lago. La potencia de su mordida es el rasgo que unifica toda la anatomía de los primeros dipnoos: cráneo reforzado, paladar fusionado a la caja craneana y musculatura mandibular enorme.

11. Comportamiento. Es el fósil más común de Achanarras, y aparece en niveles de mortandad masiva: cuando el lago Orcadiano perdía oxígeno o se desecaba por temporadas, los *Dipterus* perecían en gran número y sus cuerpos quedaban enterrados en el lodo, formando los lechos de peces que hoy se excavan. En vida sería un pez tranquilo, de fondo, que subía a tomar aire a la superficie como sus parientes actuales.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe. No existe evidencia de comunicación entre individuos en los dipnoos fósiles.

13. Reproducción y crías. Lo que la ciencia aún no sabe de forma directa para el género. Un estudio reciente propuso que el enigmático vertebrado diminuto *Palaeospondylus gunni*, abundantísimo en Achanarras, sería la larva de un pez pulmonado, probablemente del propio *Dipterus valenciennesi*, lo que implicaría una metamorfosis en su desarrollo; la propuesta es sugerente pero sigue en discusión †.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe. No se ha publicado una estimación basada en anillos de crecimiento para este género.

15. Depredadores, rivales y presas. En el lago Orcadiano lo acechaban depredadores como el pez de aletas lobuladas *Holoptychius* en aguas más abiertas y otros sarcopterigios cazadores. Sus presas eran invertebrados de caparazón duro del fondo. Sus rivales: los demás peces del lago —acantodios, actinopterigios y otros dipnoos— que se repartían los mismos recursos.

16. Adaptaciones. Tres adaptaciones lo hicieron longevo como diseño: los pulmones funcionales, que le permitían respirar aire en aguas pobres en oxígeno; las placas dentales trituradoras, que abrían un nicho alimentario poco explotado; y las aletas lobuladas, ideales para moverse entre vegetación y fondos blandos. Es, en esencia, el «modelo base» del que descienden todos los peces pulmonados posteriores.

17. Evolución y parientes vivos. *Dipterus* es el arquetipo de los dipnoos: sus parientes vivos son los seis peces pulmonados actuales —el australiano *Neoceratodus forsteri*, el sudamericano *Lepidosiren paradoxa* y los africanos *Protopterus*—, que conservan su plan corporal con las aletas medianas ya fusionadas. Y los dipnoos, a su vez, son el grupo hermano de los tetrápodos: este pez de lago es primo cercano del linaje que acabó caminando en tierra firme.

18. Descubridor del primer fósil. El género lo establecieron Adam Sedgwick y Roderick Murchison en 1828 (algunas fuentes citan la publicación como 1829), dos de los fundadores de la geología moderna, a partir de fósiles escoceses del Old Red Sandstone. Fue uno de los primeros peces pulmonados reconocidos por la ciencia.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. Los ejemplares completos de Achanarras (Caithness) son los más famosos: el Natural History Museum de Londres conserva el cráneo no aplastado que sirvió para el estudio clásico de White (1965) sobre su cabeza, y los museos escoceses guardan lajas con individuos enteros. También hay piezas destacadas en el Museo de Historia Natural de Berlín y en colecciones universitarias británicas.

20. Causa de su desaparición. El género desapareció a finales del Devónico, en el contexto de las crisis que reordenaron los ecosistemas de agua dulce; los dipnoos sobrevivieron como grupo —de hecho, un dipnoo emparentado cruzó la extinción de finales del Devónico y protagonizó una radiación en el Carbonífero temprano—, pero el diseño concreto de *Dipterus*, con sus aletas todavía separadas, no pasó de ese período.

21. Debate científico abierto. Dos debates destacan: si *Palaeospondylus* es realmente su larva (lo que reescribiría el desarrollo de los primeros dipnoos) y cuántas de las especies nombradas a partir de placas dentales aisladas pertenecen de verdad a *Dipterus* y cuántas a otros géneros †.

22. Dato curioso. Su cráneo se ha escaneado y comparado hueso a hueso con el del pez pulmonado australiano actual, y el parecido es asombroso: *Dipterus* ya tenía, hace 390 millones de años, la «misma cabeza» que hoy nada en los ríos de Queensland.

DOLATOCRINUS

**Dolatocrinus* Lyon, 1857*



Ilustración: Dolatocrinus en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL

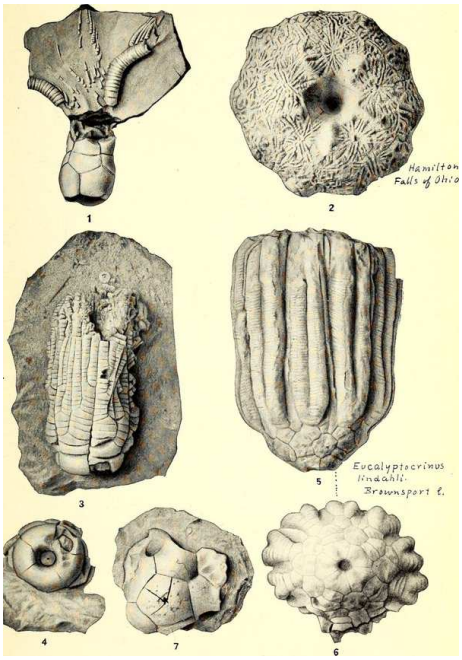


Foto real del fósil: [Wood, Elvira; Troost, Gerard, 1776-1850, No restrictions, vía Wikimedia Commons].

1. Nombre y significado. *Dolatocrinus* es un crinoideo, uno de esos «lirios de mar» que parecen flores pero son animales parientes de las estrellas de mar. Su nombre lo creó Sidney S. Lyon en 1857, en su informe geológico de Kentucky; la especie tipo del género no está fijada con la misma claridad que en otros géneros de este libro, por eso el encabezado cita solo el género con su autor y año †.

2. Clasificación. Reino Animalia; filo Echinodermata; clase Crinoidea; crinoideo camerado del grupo de los monobátridos; familia Dolatocrinidae. Es, por tanto, un pariente lejano de las

estrellas, los erizos y los pepinos de mar actuales.

3. Cuándo vivió. Vivió en el Devónico medio, sobre todo en el Givetiano (hace aproximadamente 387–382 millones de años). Especies como las de la caliza Beechwood y la especie *Dolatocrinus kutasii*, descrita de la Formación Bell Shale de Michigan, pertenecen a ese intervalo.

4. Dónde vivió. Sus fósiles proceden de Norteamérica: Kentucky, Indiana, Ohio y Michigan, en lo que entonces era un mar cálido y poco profundo que cubría el interior del continente. Formaciones como la caliza Beechwood (Indiana y Kentucky) y la Bell Shale (Michigan) conservan sus restos.

5. Tamaño y peso. Era un crinoideo de tamaño modesto: el cáliz (la «copa» que contenía el cuerpo) medía solo unos pocos centímetros, sostenido por un tallo de discos de calcita. La altura total en vida y el peso no se conocen con precisión, porque los ejemplares completos con tallo y brazos son raros. Lo que la ciencia aún no sabe.

6. Anatomía. Su cuerpo se organizaba en tres partes: una base de fijación al sustrato, un tallo formado por discos de calcita apilados como monedas (columnales) y un cáliz redondeado y robusto, de placas gruesas, del que salían los brazos ramificados cubiertos de pequeñas pínnulas. La boca y el ano se abrían en la cara superior del cáliz, un rasgo que los especialistas han usado mucho para distinguir sus especies.

7. Armas y defensas naturales. No tenía armas: su defensa era el propio esqueleto de placas de calcita, duro y pesado, y vivir fijo en colonias densas sobre el fondo, donde un depredador encontraba sobre todo piedra viva y poco alimento blando.

8. Sentidos. Lo que la ciencia aún no sabe. Como los crinoideos actuales, carecería de ojos y de un cerebro centralizado; respondería a la luz y al contacto mediante una red nerviosa sencilla, pero de *Dolatocrinus* en concreto no hay datos directos.

9. Cómo se movía. No se movía: era un animal sésil. Pasaba la vida anclado al fondo por su tallo, balanceando suavemente la copa con la corriente, como hacen hoy los pocos lirios de mar con tallo que sobreviven en aguas profundas.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Era filtrador. Extendía los brazos formando un abanico frente a la corriente; las pínnulas atrapaban plancton y partículas orgánicas del agua y las conducían por surcos ciliados hasta la boca, en el centro de la copa.

11. Comportamiento. Formaba «praderas» de lirios de mar junto a otros crinoideos, braquiópodos y corales en los fondos de aquellos mares devónicos. Su vida era la de un filtrador paciente: orientarse a la corriente y alimentarse sin pausa.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe. No hay ninguna evidencia de comunicación entre individuos; lo razonable es suponer que no existía más allá de respuestas simples al contacto y a la luz, como en sus parientes vivos.

13. Reproducción y crías. Por comparación con los crinoideos actuales, se reproduciría liberando gametos al agua, de donde saldrían larvas nadadoras que, tras una fase libre, se fijarían al fondo y desarrollarían el tallo. No se conocen larvas ni juveniles fósiles asignados con seguridad a este género. Lo que la ciencia aún no sabe en detalle.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe. Ningún estudio ha medido la edad de un

Dolatocrinus; en los crinoideos actuales con tallo la vida puede prolongarse varios años, pero trasladar esa cifra a este género sería una suposición.

15. Depredadores, rivales y presas. No cazaba presas: su «menú» era el plancton. Sus enemigos habrían sido los peces y artrópodos devónicos capaces de morder el cáliz, y sus rivales, los demás filtradores del fondo —otros crinoideos, braquiópodos y briozoos— que competían por el mismo alimento en suspensión.

16. Adaptaciones. Su gran adaptación fue el cáliz especialmente grueso y compacto, casi una pequeña bóveda de calcita, junto a un tallo flexible de discos articulados que cedía con las corrientes sin partirse: la combinación perfecta para vivir filtrando en mares agitados y poco profundos.

17. Evolución y parientes vivos. Los crinoideos aparecieron en el Ordovícico y tuvieron su gran esplendor en el Paleozoico. Hoy sobreviven unas 600 especies, entre lirios de mar con tallo de aguas profundas y estrellas plumosas sin tallo fijo. *Dolatocrinus* pertenece a la rama camerada, que no dejó descendientes directos actuales.

18. Descubridor del primer fósil. El género lo describió Sidney S. Lyon en 1857, a partir de material de Kentucky publicado en el informe geológico de ese estado; Lyon estudió también la peculiar estructura de las columnas de este crinoideo y su unión con el cuerpo del animal.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. Los cálices de *Dolatocrinus* de la caliza Beechwood (Indiana y Kentucky) son piezas clásicas de las colecciones paleontológicas estadounidenses; material histórico del género se conserva en colecciones como las del Museo Nacional de Historia Natural del Smithsonian, que a comienzos del siglo XX publicó estudios detallados de estos crinoideos.

20. Causa de su desaparición. El género desapareció dentro de la crisis general de los mares del Devónico: los cambios ambientales del Devónico tardío, con mares que perdían oxígeno y arrecifes en retroceso, acabaron con buena parte de las faunas de crinoideos camerados. No se conoce una causa única y específica para este género.

21. Debate científico abierto. La clasificación interna del género ha sido discutida durante más de un siglo: rasgos que antes se creían decisivos para separar especies, como el número y la disposición de las aberturas del cáliz, hoy se consideran variables dentro de una misma especie, de modo que varias «especies» clásicas podrían ser en realidad la misma †.

22. Dato curioso. Aunque parece una flor y se le llama «lirio de mar», *Dolatocrinus* era un animal completo —con boca, digestión y brazos— disfrazado de planta: su tallo de discos de calcita es, de hecho, el resto fósil que más abunda en las calizas devónicas de Kentucky e Indiana.

DOLICHOPTERUS

**Dolichopterus macrocheirus* Hall, 1859*



Ilustración: Dolichopterus en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL



Foto real del fósil: [Jonathan Chen, CC BY-SA 4.0].

1. Nombre y significado. *Dolichopterus* significa «ala larga», en referencia a sus grandes patas natatorias en forma de remo. Lo describió James Hall en 1859, con la especie tipo *Dolichopterus macrocheirus*, cuyo nombre alude a sus «manos» grandes: las patas nadadoras anchas que lo impulsaban.

2. Clasificación. Reino Animalia; filo Arthropoda; subfilo Chelicerata; orden Eurypterida (los «escorpiones marinos»); familia Dolichopteridae, de la que es el género que da nombre al grupo. Está emparentado lejanamente con los cangrejos herradura y los arácnidos.

3. Cuándo vivió. Sus fósiles abarcan del Silúrico al Devónico; el género nació antes del Devónico y siguió presente en sus mares, por lo que en este libro representa a los euriptéridos que cruzaron de un periodo a otro.

4. Dónde vivió. Vivió en los mares de plataforma que rodeaban la zona donde chocaban los antiguos continentes de Avalonia, Báltica y Laurentia durante la orogenia caledoniana. Sus fósiles se han encontrado en la actual Norteamérica y en la región báltica.

5. Tamaño y peso. Medía unos 25–30 cm de longitud: un euriptérido mediano, muy lejos de los gigantes de dos metros de otros géneros, pero mayor que la mayoría de los animales de su entorno. Su peso no se ha estimado de forma fiable. Lo que la ciencia aún no sabe.

6. Anatomía. Tenía el prosoma (el «escudo» cefálico) casi cuadrado y de superficie casi lisa, con ojos compuestos arqueados situados hacia el frente. El abdomen, segmentado, llevaba prolongaciones laterales (epímeros) y terminaba en un telson (cola) en forma de lanza. Los quelíceros eran pequeños; las tres primeras parejas de patas marchadoras eran robustas y con espinas fuertes; la última pareja marchadora tenía lóbulos suplementarios, y las patas natatorias llevaban el artejo final ensanchado como parte de la pala del remo.

7. Armas y defensas naturales. Sus defensas eran el exoesqueleto quitinoso, las espinas de las patas marchadoras y su capacidad de huida nadando con los grandes remos. No era un depredador de pinzas gigantes como los pterigótidos: era un animal más discreto y mejor nadador.

8. Sentidos. Sus ojos compuestos, arqueados y adelantados en el prosoma, le daban una visión frontal adecuada para orientarse nadando y localizar alimento cerca del fondo. Como otros quelicerados, percibiría vibraciones y contacto con las patas y las antenas sensoriales del cuerpo, aunque los detalles no se conservan.

9. Cómo se movía. Nadaba batiendo las grandes patas en forma de remo, cuyo último artejo ensanchado aumentaba la superficie de empuje, y también caminaba sobre el fondo con las patas marchadoras espinosas. El telson lanceolado actuaría como timón.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Era un depredador oportunista y probablemente también aprovechaba restos orgánicos: con las patas espinosas revolvería el fondo y atraparía pequeños invertebrados, que llevaba a la boca con los quelíceros, pequeños en este género. No hay contenidos estomacales fósiles que lo confirmen al detalle.

11. Comportamiento. Se le interpreta como un nadador activo de aguas poco profundas, que alternaba el fondo con la columna de agua —una vida más pelágica que la de muchos euriptéridos caminadores—, en mares compartidos con peces sin mandíbulas y otros artrópodos.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe. No existe evidencia fósil de comunicación en euriptéridos; cualquier interacción sería química o por contacto, como en los quelicerados actuales, pero es una inferencia, no un dato.

13. Reproducción y crías. Los machos de la familia tenían un apéndice genital largo, rasgo visible en los fósiles y usado para distinguir sexos. Por comparación con el cangrejo herradura, la fecundación y la puesta se harían en aguas someras, y las crías serían versiones en miniatura del adulto. No se conocen huevos de este género.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe. Los euriptéridos crecían por mudas

sucesivas del exoesqueleto, pero nadie ha podido contar las mudas ni los años de vida de *Dolichopterus*.

15. Depredadores, rivales y presas. Sus presas serían pequeños invertebrados del fondo y quizá peces muy pequeños o larvas. Sus rivales, otros euriptéridos con los que compartía los mares —en los yacimientos devónicos de Ohio aparece junto a géneros como *Strobilopterus* y *Erettopterus*—; sus depredadores, los peces con mandíbulas cada vez más grandes del Devónico y los euriptéridos gigantes.

16. Adaptaciones. Su adaptación estrella es el remo natatorio perfeccionado: el artejo final ensanchado y los lóbulos suplementarios convertían la última pata en una pala ancha y eficaz, y le daban a un animal de fondo la opción de escapar y desplazarse nadando.

17. Evolución y parientes vivos. Los euriptéridos fueron los artrópodos depredadores dominantes de los mares paleozoicos antes de que los peces con mandíbulas tomaran el relevo. No tienen descendientes directos; sus parientes vivos más cercanos son los cangrejos herradura y, en un sentido más amplio, los arácnidos.

18. Descubridor del primer fósil. James Hall describió el género y su especie tipo en 1859, a partir de fósiles norteamericanos; Hall fue el gran pionero del estudio de los euriptéridos en el estado de Nueva York.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. El fósil de *D. macrocheirus* del Museo de Historia Natural de la Universidad de Michigan es una de las imágenes de referencia del género; la fotografía real que acompaña esta ficha procede de colecciones científicas digitalizadas en acceso abierto (GBIF).

20. Causa de su desaparición. El género dejó de existir a lo largo del Devónico, en plena transformación de los mares: la expansión de los peces con mandíbulas —depredadores más rápidos y competidores más eficaces— y los cambios ambientales del periodo fueron estrechando el espacio de los euriptéridos nadadores de tamaño medio.

21. Debate científico abierto. Varias especies atribuidas históricamente a *Dolichopterus* son de afinidad dudosa: la propia literatura advierte que algunas podrían pertenecer a otros géneros de dolicopteridos, y la composición exacta del género sigue revisándose †.

22. Dato curioso. *Dolichopterus* da nombre a toda una familia, los Dolichopteridae, y sin embargo era un «escorpión marino» sin grandes pinzas y de apenas un palmo: su fama no viene del tamaño, sino de sus remos, los mejor diseñados entre los euriptéridos de su época.

DORYASPIS

**Doryaspis nathorsti* (Lankester, 1884)*

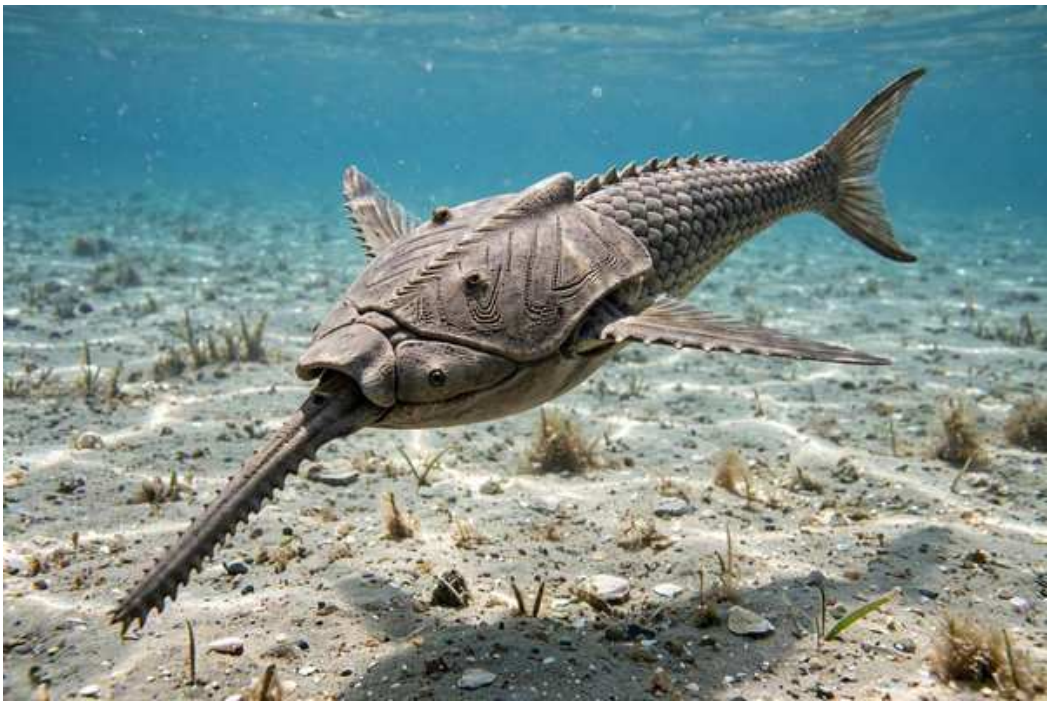


Ilustración: Doryaspis en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL



Foto real del fósil: [Ghedo, CC BY-SA 4.0].

1. Nombre y significado. *Doryaspis* combina las palabras griegas de «lanza» y «escudo»: el escudo con lanza. El género lo estableció Errol Ivor White en 1935, y su especie tipo, *Doryaspis nathorsti*, había sido descrita por Lankester en 1884, primero dentro de otros géneros, como *Scaphaspis* y *Pteraspis*.

2. Clasificación. Reino Animalia; filo Chordata; grupo Agnatha (peces sin mandíbulas); clase Pteraspidomorpha; subclase Heterostraci; orden Pteraspidiformes; familia Doryaspididae. El género incluye cinco especies, todas conocidas únicamente de Spitsbergen.

3. Cuándo vivió. Vivió en el Devónico inferior, entre los pisos Pragiense y Emsiense, hace aproximadamente 410,8–393,5 millones de años.

4. Dónde vivió. Todos sus fósiles proceden de la isla de Spitsbergen, en el archipiélago de Svalbard (Noruega), que en el Devónico era una tierra bañada por mares y ríos mucho más templados que el Ártico actual.

5. Tamaño y peso. Era un pez pequeño, del orden de unos 15–20 cm en las especies mejor conocidas; *D. arctica* era menor y sin los bordes aserrados de la especie tipo. No existe una estimación fiable de su peso. Lo que la ciencia aún no sabe.

6. Anatomía. Su coraza anterior tenía forma de cantimplora: un escudo óseo redondeado que protegía la cabeza y la parte delantera. De ella salían placas cornuales estrechas y apuntadas hacia fuera, como dos pequeñas alas, y —su rasgo más extraño— una larga prolongación puntiaguda junto a la boca, el pseudorrostro, en forma de daga o de pala, con los bordes aserrados en la especie tipo. La cola era larga y fina, con grandes filas de escamas gruesas, y su lóbulo inferior alargado apuntaba hacia abajo.

7. Armas y defensas naturales. Su defensa era la coraza ósea del tercio anterior, dura como una cota de malla rígida, reforzada por los bordes con dientecillos del pseudorrostro y de las placas branquiales, poco apetecibles para cualquier depredador.

8. Sentidos. Tenía los ojos pequeños, situados en la parte superior del escudo, y campos sensoriales de la línea lateral repartidos por la coraza, con los que detectaba vibraciones del agua: el equipo típico de los heterostráceos para vigilar lo que ocurría a su alrededor sin tener que verlo.

9. Cómo se movía. Nadaba batiendo la cola larga y flexible. Las placas cornuales en forma de ala, el pseudorrostro y la cola con el lóbulo dirigido hacia abajo funcionarían como planos de sustentación que elevaban la parte delantera del cuerpo al nadar: todo su diseño sugiere un nadador activo, no un simple habitante del fondo.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Sin mandíbulas, se alimentaba por succión y filtración: se le interpreta como consumidor de plancton y de partículas en suspensión en aguas abiertas o cerca de la superficie, a donde su boca —situada por encima del pseudorrostro— quedaba bien orientada al nadar.

11. Comportamiento. Se le reconstruye como un pez activo de aguas abiertas o costeras de Spitsbergen, que se desplazaba en la columna de agua aprovechando la sustentación de su coraza alada, en vez de reptar por el fondo como muchos de sus parientes.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe. No hay evidencia de comunicación en los heterostráceos; es probable que no existiera más allá de la simple reacción ante el contacto y las vibraciones.

13. Reproducción y crías. Lo que la ciencia aún no sabe. No se conocen huevos, larvas ni juveniles de *Doryaspis*; por comparación con los peces actuales sin mandíbulas (lampreas y mixinos), la puesta se haría en el agua y las crías serían muy distintas del adulto acorazado, pero es solo una comparación.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe. Ningún fósil permite contar años en este género.

15. Depredadores, rivales y presas. Sus presas eran el plancton y los pequeños organismos en suspensión. Sus depredadores habrían sido los primeros peces con mandíbulas y los grandes artrópodos de los mares devónicos; sus rivales, los demás peces sin mandíbulas filtradores que compartían las aguas de Spitsbergen.

16. Adaptaciones. El pseudorrostro es su adaptación enigma: una «pala» ósea bajo la boca que, junto con las placas-alas laterales, convertía un cuerpo pesado y acorazado en una máquina de planear. Pocos peces sin mandíbulas llegaron tan lejos en ingeniería hidrodinámica.

17. Evolución y parientes vivos. Los heterostráceos fueron de los primeros vertebrados con coraza ósea. No dejaron descendientes directos: los parientes vivos más cercanos de estos peces primitivos son, en sentido amplio, las lampreas y los mixinos, los únicos peces sin mandíbulas actuales.

18. Descubridor del primer fósil. Los primeros fósiles se describieron en el siglo XIX a partir de material de Spitsbergen: Lankester describió la especie en 1884 como *Scaphaspis nathorsti*; décadas de reclasificaciones siguieron hasta que White erigió el género *Doryaspis* en 1935.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. El ejemplar MNHN.F.SVD870, expuesto en el Museo Nacional de Historia Natural de París, es una de las piezas de referencia del género —en la foto real de esta ficha se aprecia el escudo con el pseudorrostro aserrado—; material importante se conserva también en colecciones escandinavas y británicas.

20. Causa de su desaparición. Desapareció al final del Devónico inferior, cuando los heterostráceos de su tipo fueron cediendo terreno frente a los peces con mandíbulas, más rápidos y con bocas capaces de aprovechar alimentos nuevos. No se conoce un evento único que lo borrara: fue un relevo gradual.

21. Debate científico abierto. La función exacta del pseudorrostro sigue debatiéndose —¿plano hidrodinámico, herramienta para remover el sedimento, estructura sensorial?— y la familia en la que se encuadra el género ha cambiado según los análisis: ha viajado entre los protopteraspídidos y su propia familia, Doryaspididae †.

22. Dato curioso. En *Doryaspis* la boca miraba hacia arriba por encima de su «pala»: es como si el pez llevara una cuchara de hueso bajo la barbilla y comiera de lo que pasaba por encima de ella mientras planeaba por el agua.

DREPANASPIS

**Drepanaspis gemuendenensis* Schlüter, 1887*



Ilustración: Drepanaspis en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL



Foto real del fósil: [Ghedo, CC BY-SA 4.0].

1. Nombre y significado. *Drepanaspis* viene del griego *drepánē*, «hoz», y *aspís*, «escudo»: el escudo en forma de hoz. Lo describió Clemens August Schlüter en 1887, con la especie tipo *Drepanaspis gemuendenensis*, llamada así por Gemünden, la localidad alemana de sus primeros fósiles.

2. Clasificación. Reino Animalia; filo Chordata; grupo Agnatha; clase Pteraspidomorpha; subclase Heterostraci; orden Pteraspidiformes; suborden Psammosteida; familia Drepanaspididae. Es el psamosteido inequívoco más antiguo y el posible punto de partida de todo ese linaje de peces planos.

3. Cuándo vivió. Vivió en el Devónico inferior, hace aproximadamente 416–397 millones de años (del Pragiense al Emsiense en los registros mejor datados).

4. Dónde vivió. Vivió en mares de Europa: sus fósiles clásicos proceden de la pizarra de

Hunsrück y de Gemünden (Renania, Alemania), y también se ha encontrado en Inglaterra (Cornualles), Bélgica y Luxemburgo, en el macizo de las Ardenas.

5. Tamaño y peso. Era un pez de fondo de unos 30 cm de longitud en los ejemplares típicos. Su peso no se ha estimado con fiabilidad. Lo que la ciencia aún no sabe.

6. Anatomía. Era inconfundible: un cuerpo aplanado y muy acorazado, con aspecto de raya o de sartén ancha, cubierto por un mosaico de placas óseas. No tenía mandíbulas ni aletas pares; la boca, al contrario que en la mayoría de los heterostráceos, miraba hacia arriba. Los ojos eran pequeños y estaban muy separados, en la cara superior del escudo. Detrás de la coraza, el cuerpo se estrechaba en una cola cubierta de escamas.

7. Armas y defensas naturales. Toda su coraza era la defensa: una plancha ósea gruesa y aplanada contra el fondo resultaba muy difícil de agarrar o de voltear para cualquier depredador de la época, y su silueta de «tapete de piedra» lo camuflaba sobre el sedimento.

8. Sentidos. Con los ojos pequeños y altos vigilaba lo que se acercaba desde arriba, su dirección de mayor peligro, y los campos sensoriales de su coraza detectaban vibraciones en el agua y quizá movimientos sobre el fondo cercano.

9. Cómo se movía. Era un nadador pobre y un habitante del fondo: se desplazaría con ondulaciones de la cola, en trayectos cortos sobre el sedimento, apoyándose en su forma de plataforma plana. Nada en su anatomía sugiere vida en aguas abiertas.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Se presume que rebuscaba alimento en el fondo marino: pequeños invertebrados y materia orgánica del sedimento. Su boca orientada hacia arriba es la gran rareza: quizá aspiraba lo que la corriente levantaba sobre él o el «nieve marina» que caía desde la superficie, en lugar de hozar en el lodo como sus parientes de boca ventral.

11. Comportamiento. Su vida sería la de un pez bentónico tranquilo, semienterrado o pegado al fondo de mares poco profundos, en los ricos ecosistemas de la pizarra de Hunsrück, famosos por conservar artrópodos, estrellas de mar y otros peces acorazados junto a él.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe. No existe ninguna evidencia de comunicación en este grupo; lo honesto es dejarlo en blanco.

13. Reproducción y crías. Lo que la ciencia aún no sabe. No se conocen huevos ni juveniles asignados con seguridad a *Drepanaspis*.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe. No hay forma de contar los años de vida en sus placas con los datos actuales.

15. Depredadores, rivales y presas. Sus presas: la pequeña fauna y los restos orgánicos del fondo. Sus depredadores: los peces con mandíbulas y los grandes artrópodos marinos del Devónico inferior, frente a los que solo le valía la coraza. Sus rivales: otros peces de fondo sin mandíbulas que explotaban el mismo sedimento.

16. Adaptaciones. Su adaptación definitoria es el aplanamiento extremo: convertir el cuerpo en una losa viviente le permitía explotar el fondo, resistir las corrientes y presentar a los depredadores el perfil más bajo posible, la estrategia que luego llevarían al extremo los psamosteidos gigantes.

17. Evolución y parientes vivos. *Drepanaspis* pudo ser el ancestro o el pariente basal de los

psamosteidos gigantes del Devónico tardío, de hasta un metro o más de ancho. Los psamosteidos fueron los únicos heterostráceos que sobrevivieron hasta el final mismo del Devónico. Sin descendientes vivos: sus parientes actuales más próximos, en sentido amplio, son lampreas y mixinos.

18. Descubridor del primer fósil. Los primeros fósiles se encontraron en 1887 en la pizarra de Gemünden, en el yacimiento de Hunsrück (Alemania), y los describió Clemens August Schlüter ese mismo año; después los estudió a fondo el paleoictiólogo escocés Ramsay H. Traquair, que hizo las primeras restauraciones a partir de ejemplares articulados.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. Los ejemplares articulados de *D. gemuendenensis* de la pizarra de Hunsrück son mundialmente famosos por su conservación; hay piezas expuestas en museos como el Field Museum de Chicago y el Museo Nacional de Naturaleza y Ciencia de Tokio, además de las colecciones alemanas.

20. Causa de su desaparición. El género desapareció durante el Devónico, pero su linaje —los psamosteidos— fue el más longevo de todos los heterostráceos y solo dejó de existir en el evento de extinción del límite Devónico–Carbonífero (evento Hangenberg). Para el propio género no se conoce una causa específica.

21. Debate científico abierto. Su modo de alimentarse sigue siendo un rompecabezas declarado: un pez de fondo con la boca mirando hacia arriba no encaja en el modelo clásico, y las explicaciones —aspirar partículas en suspensión, aprovechar lo que cae de arriba— continúan siendo hipótesis sin prueba directa †.

22. Dato curioso. Los paleontólogos lo describen como un pez «con forma de sartén»: plano, redondo y acorazado. Y de esa sartén de 30 cm desciende, según una de las hipótesis más citadas, la familia de peces sin mandíbulas más grande que haya existido jamás.

DREPANOPHYCUS

**Drepanophycus spinaeformis* Göppert, 1852*



Ilustración: Drepanophycus en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL



Foto real del fósil: [Ghedo, CC BY-SA 4.0].

1. Nombre y significado. *Drepanophycus* alude a la hoz (*drépanon* en griego) y a la planta: sus hojitas curvadas en forma de pequeña hoz o garra le dan el nombre. El género lo describió Göppert en 1852, y su especie mejor conocida es *Drepanophycus spinaeformis*, «con forma de espinas», por sus hojas cortas y punzantes.

2. Clasificación. Reino Plantae; división Lycopodiophyta (las licofitas); familia Drepanophycaceae, dentro del orden Drepanophycales. Es, por tanto, un pariente muy antiguo de los licopodios actuales, esas plantas bajas de hojas diminutas que hoy viven en bosques húmedos.

3. Cuándo vivió. Vivió del Devónico inferior al tardío según el rango amplio citado para el género (hace unos 420–370 millones de años); las especies clásicas como *D. spinaeformis* son sobre todo del Devónico inferior. Fue una de las primeras plantas terrestres de porte apreciable de la historia.

4. Dónde vivió. Creció en tierra firme, en ambientes húmedos de orillas y llanuras de inundación. Sus fósiles se han encontrado en el este de Canadá y el noreste de Estados Unidos (famosa la flora de Gaspé), China (Yunnan), Rusia (junto al lago Shunet, en Jakasia), Egipto, Escocia y varias partes del norte de Europa y Gran Bretaña.

5. Tamaño y peso. Los tallos medían de varios milímetros a varios centímetros de diámetro y de varios centímetros a más de un metro de longitud, erguidos o arqueados; *D. spinaeformis* alcanzaba unos 80 cm de altura. Para una planta de su época, era casi un arbusto. Su peso no se puede estimar de los fósiles de compresión. Lo que la ciencia aún no sabe.

6. Anatomía. Tenía tallos que se ramificaban en dos (dicotómicamente) de forma ocasional, con raíces verdaderas en la base y un haz vascular central de tipo actinostela, con traqueidas primitivas de engrosamiento anular o helicoidal. Sus hojas eran microfilos —hojitas simples con un solo nervio— cortos, en forma de espina de base ancha y punta roma, dispuestos en espiral o al azar sobre el tallo. Los esporangios nacían de uno en uno sobre la cara superior de las hojas.

7. Armas y defensas naturales. Sin depredadores terrestres de tamaño al principio de su historia, sus «defensas» eran estructurales: hojas firmes y algo espinosas, tejidos con cutícula gruesa y estomas que regulaban la pérdida de agua frente al aire seco de tierra firme.

8. Sentidos. Una planta no tiene sentidos animales: respondía a la luz creciendo hacia ella y a la humedad orientando raíces y tallos rastreros, como hacen las plantas vasculares desde entonces. No hay más que decir sin inventar.

9. Cómo se movía. No se desplazaba: se extendía. Sus tallos rastreros echaban raíces y de ellos brotaban los ejes erguidos, de modo que una sola planta podía ir colonizando la orilla húmeda metro a metro, y sus esporas viajaban con el viento y el agua.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Se alimentaba de la luz: fotosíntesis en tallos y microfilos verdes, con agua y sales absorbidas por raíces verdaderas —una novedad evolutiva enorme frente a las plantas anteriores, que apenas se agarraban al suelo.

11. Comportamiento. Formaba matorrales bajos y densos en las orillas devónicas junto a otras plantas pioneras como *Asteroxylon*, con el que convivía y al que superaba en un rasgo clave: sus hojas tenían nervio verdadero, mientras que las de *Asteroxylon* eran simples expansiones sin vascularizar.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe —y en una planta fósil de hace 400 millones de años, la propia pregunta solo puede responderse en clave química moderna, sin ninguna evidencia directa.

13. Reproducción y crías. Se reproducía por esporas, producidas en esporangios solitarios sobre las hojas (planta homosporada: un solo tipo de espora). Las esporas, dispersadas, germinaban dando la siguiente generación. Sus «crías» eran, por tanto, plantas nuevas nacidas de esporas, no semillas: la semilla aún no se había inventado.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe. No se puede saber cuánto vivía un

individuo; sus tallos rastreros podían seguir extendiéndose mientras el eje original seguía vivo, como en muchos licopodios actuales.

15. Depredadores, rivales y presas. No tenía presas. Sus rivales eran las otras plantas pioneras que competían por la luz y las orillas húmedas; sus enemigos, las crecidas, la sequía y, con el tiempo, los primeros animales terrestres que empezaron a mordisquear plantas. Los esporangios sobre las hojas quedaban, eso sí, expuestos a lo que pasara.

16. Adaptaciones. Su paquete de innovaciones es histórico: raíces verdaderas, tejido conductor eficaz y microfilos con nervio —las primeras hojas verdaderas del linaje de las licofitas—. Con ese equipo, las plantas pudieron por fin crecer más altas y vivir más lejos del agua.

17. Evolución y parientes vivos. Las licofitas siguen vivas hoy: los licopodios, las selaginelas y las isoetes descienden de este gran linaje devónico. Los parientes vivos más cercanos de *Drepanophycus* son los licopodios actuales; incluso sus estomas se han comparado en detalle con los de *Lycopodium japonicum*.

18. Descubridor del primer fósil. Göppert describió el género en 1852; *D. spinaeformis* se descubrió primero en Escocia y después ha aparecido en Rusia, China y Egipto, en trabajos de generaciones de paleobotánicos de tres continentes.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. Los tallos fósiles de *Drepanophycus* de Gaspé (Canadá) y de Escocia son material clásico de las colecciones de paleobotánica; la foto real de esta ficha muestra ejemplares de museo de sus tallos conservados en roca —modestos a la vista, pero son de las primeras «maderas» de la tierra firme.

20. Causa de su desaparición. El género dejó de existir a lo largo del Devónico, reemplazado en sus propios ambientes por licofitas y plantas cada vez más complejas que culminarían en los primeros bosques de árboles verdaderos del Devónico medio y tardío. No hubo un cataclismo: hubo competencia y relevo.

21. Debate científico abierto. La delimitación del género frente a parientes como *Baragwanathia* y *Halleophyton* —de los que se distingue por la posición de los esporangios y la forma y disposición de las hojas— sigue discutiéndose, y varias especies históricas podrían reclasificarse †.

22. Dato curioso. Cuando *Drepanophycus* cubría las orillas, no existía ni un solo árbol en el planeta: este «matorral» de 80 cm era la vegetación más alta de la tierra firme, y los animales terrestres más grandes que lo veían medían unos pocos centímetros.

DROTOPS

**Drotops megalomanicus* Struve, 1990*



Ilustración: Drotops en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL

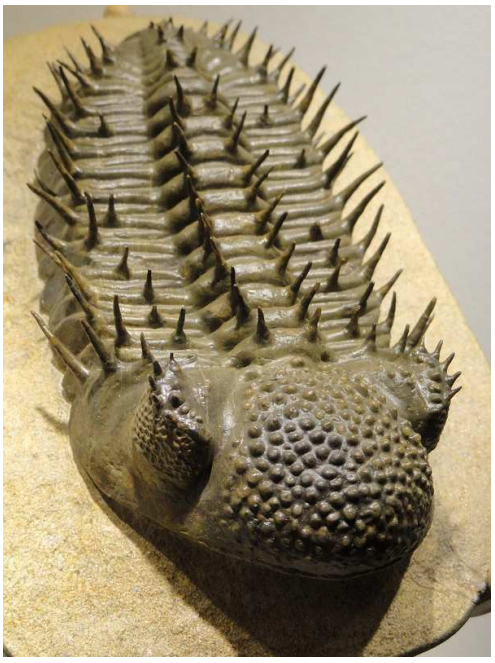


Foto real del fósil: [Daderot, CC0].

1. Nombre y significado. *Drotops* es el «*Phacops* gigante» de Marruecos: un trilobite facópido enorme y cubierto de pústulas. Wolfgang Struve lo describió en 1990 con la especie tipo *Drotops megalomanicus*, cuyo nombre ya anuncia su rasgo definitorio: un tamaño desmesurado para un trilobite de su familia.

2. Clasificación. Reino Animalia; filo Arthropoda; clase Trilobita; orden Phacopida; familia Phacopidae. Es pariente cercano de *Phacops*, del que parece una versión a lo grande; algunos autores lo han tratado como subgénero de *Phacops*, una disputa que se declara en la sección 21 †.

3. Cuándo vivió. Vivió en el Devónico medio, en el piso Eifeliense (hace aproximadamente 393–387 millones de años).

4. Dónde vivió. Vivió en el mar que cubría el actual Marruecos: sus fósiles proceden de la región de Maïder, al suroeste de Erfoud, en yacimientos como Jebel Issoumour (Djebel Issimour), cerca de Alnif, hoy en pleno desierto del Sáhara.

5. Tamaño y peso. Es grande comparado con casi todos los trilobites: puede alcanzar los 20 cm de longitud. Ejemplares bien medidos rondan los 14–17 cm. Su peso en vida no se ha estimado de forma fiable. Lo que la ciencia aún no sabe.

6. Anatomía. Parece un *Phacops* muy grande: cabeza (cefalón) redondeada con la glabela hinchada y cubierta de pústulas grandes y densas, tórax articulado de segmentos que le permitía enrollarse y una cola (pigidio) pequeña. La especie *D. armatus* se distingue de *D. megalomanicus* por las espinas sobre las crestas oculares y a lo largo del tórax. Por debajo llevaba numerosas patas articuladas y branquias, que casi nunca fosilizan.

7. Armas y defensas naturales. Su defensa era doble: un exoesqueleto grueso y pustuloso, difícil de morder, y la capacidad de enrollarse en una bola perfecta —hay fósiles enrollados de *Drotops armatus*—, presentando al depredador solo caparazón, como hacen hoy las cochinillas de la humedad.

8. Sentidos. Su sentido estrella era la vista: ojos esquizocroales grandes —lentes independientes de calcita, sin córnea común— montados sobre estructuras en forma de torreta que le daban un campo de visión de casi 360 grados. Para un animal del fondo, era un sistema de vigilancia excepcional.

9. Cómo se movía. Caminaba sobre el fondo marino con sus múltiples patas, removiendo el sedimento en busca de alimento; ante el peligro, se enrollaba. No era un nadador: su reino era el suelo del mar devónico marroquí.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Como los facópidos en general, se alimentaría de detritos y de pequeños organismos del sedimento —un carroñero y micropredador del fondo—, aunque no se conocen contenidos estomacales directos de este género. Lo que la ciencia aún no sabe al detalle.

11. Comportamiento. El enrollamiento frecuente en sus fósiles sugiere un animal que vivía expuesto a depredadores y respondía haciéndose bola; fuera de eso, su comportamiento social —si se agrupaba o vivía solitario— no ha dejado rastro interpretable.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe. En los trilobites no hay evidencia de comunicación; sus interacciones serían por contacto y por señales químicas en el agua, pura inferencia a partir de artrópodos actuales.

13. Reproducción y crías. Como todos los trilobites, crecía por mudas: las crías nacían minúsculas y, muda a muda, iban añadiendo segmentos al tórax hasta la forma adulta. No se conocen huevos ni series de crecimiento completas asignadas a *Drotops* en concreto.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe. El número de mudas de un trilobite grande como este no se puede contar en los fósiles disponibles.

15. Depredadores, rivales y presas. Sus depredadores eran los nuevos dueños del mar

devónico: peces con mandíbulas —placodermos, tiburones primitivos y peces óseos— capaces de atacar trilobites grandes. Sus presas y su despensa: detritos, gusanos y pequeños invertebrados del fondo. Sus rivales: los demás trilobites y filtradores del mismo sedimento.

16. Adaptaciones. Tamaño, pústulas y ojos en torreta: crecer hasta 20 cm lo sacaba del menú de muchos depredadores pequeños, la ornamentación reforzaba el caparazón, y la vista panorámica le avisaba a tiempo de enrollarse. Un trilobite diseñado para sobrevivir en la era de los peces con mandíbulas.

17. Evolución y parientes vivos. Los trilobites llevaban ya más de 100 millones de años de historia cuando apareció *Drotops*, y su clase entera dejó de existir a finales del Pérmico, sin descendientes. Sus parientes vivos más cercanos, en sentido amplio, son los demás artrópodos: cangrejos, arañas e insectos comparten con él el plan corporal de exoesqueleto articulado.

18. Descubridor del primer fósil. El género lo erigió Wolfgang Struve en 1990 a partir de material marroquí que antes se había citado con nombres de *Phacops* —durante años estos trilobites se vendieron y estudiaron como «*Phacops rana africanus*»—; la especie *D. armatus* la describió el propio Struve en 1995.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. Los *Drotops* de Jebel Issoumour son de los trilobites devónicos más famosos del mundo y figuran en colecciones como las del Houston Museum of Natural Science, el Smithsonian y el Musée des Confluences de Lyon; la foto real de esta ficha muestra un *D. armatus* de museo. También son frecuentes —con desigual autenticidad— en el comercio de fósiles, lo que obliga a mirar cada pieza con lupa.

20. Causa de su desaparición. El género desapareció dentro del declive general de los trilobites durante el Devónico: en las crisis del Devónico tardío desaparecieron casi todas las órdenes de trilobites, y los facópidos no fueron una excepción duradera. No se conoce una causa específica para *Drotops*.

21. Debate científico abierto. La disputa declarada del género: ¿es *Drotops* un género propio o un subgénero de *Phacops*? Struve lo separó en 1990 por su tamaño y su ornamentación, pero su aspecto es el de un *Phacops* a gran escala y la literatura y el comercio han oscilado entre ambos tratamientos †. A ello se suma el debate sobre la autenticidad y la preparación (a veces con partes restauradas) de muchos ejemplares comerciales marroquíes.

22. Dato curioso. Hay *Drotops* fósiles enrollados en bola perfecta del tamaño de una pelota de béisbol: 390 millones de años después, el trilobite sigue en posición de defensa, como si el depredador acabara de pasar.

DUNKLEOSTEUS

**Dunkleosteus terrelli* (Newberry, 1873)*



Ilustración: Dunkleosteus en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL



Foto real del fósil: [Tim Evanson, CC BY-SA 2.0].

1. Nombre y significado. *Dunkleosteus* significa «hueso de Dunkle», en honor de David Dunkle, conservador de paleontología de vertebrados del Museo de Historia Natural de Cleveland. Jean-Pierre Lehman creó el género en 1956 para la especie que John Strong Newberry había descrito en 1873 como *Dinichthys terrelli*, cuyo apellido homenajea a Jay Terrell, coleccionista de los primeros fósiles de Ohio.

2. Clasificación. Reino Animalia; filo Chordata; clase Placodermi (los peces acorazados); orden Arthrodira; suborden Brachythoraci; familia Dunkleosteidae. El género reúne diez especies

nombradas —entre ellas *D. belgicus*, *D. marsaisi* y *D. raveri*—, aunque la validez de varias está en discusión; la mayor y mejor conocida es la especie tipo, *D. terrelli*.

3. Cuándo vivió. Vivió en el Devónico tardío, entre el Frasniense y el Fameniense, hace aproximadamente 382–358 millones de años: fue un protagonista de los últimos mares devónicos, justo antes de la gran crisis del final del periodo.

4. Dónde vivió. Era un pez pelágico de mares abiertos y cálidos. Sus fósiles se han encontrado en Estados Unidos, Canadá, Polonia, Bélgica, Marruecos y Rusia; el yacimiento clásico es la Cleveland Shale (lutita de Cleveland) de Ohio, un fondo marino subtropical pobre en oxígeno que conservó sus corazas de forma excepcional.

5. Tamaño y peso. Aquí va la cautela que manda la ciencia actual: durante décadas se le atribuyeron 6–10 m, pero los estudios modernos de proporciones —en especial el de Engelman (2023), que comparó la longitud órbita–opérculo con cientos de peces vivos y fósiles— estiman unos 3,4 m para un adulto típico de *D. terrelli* y unos 4,1 m para los individuos más grandes conocidos, con un cuerpo corto y profundo, más «compacto» que el de las reconstrucciones clásicas. El peso estimado varía igualmente mucho según el método, del orden de 1 tonelada en las reconstrucciones recientes y hasta varias toneladas en las antiguas: hay que tomarlo como rango en disputa, no como cifra cerrada.

6. Anatomía. Solo la cabeza y el tercio anterior iban acorazados: placas óseas gruesas articuladas, con una «articulación del cuello» móvil entre el cráneo y la coraza torácica que le permitía levantar la cabeza al abrir la boca. El resto del cuerpo, sin coraza, apenas fosiliza, y se reconstruye por los artrodiros completos más pequeños. En vez de dientes tenía placas dentales óseas: dos pares de láminas superiores e inferiores que funcionaban como cuchillas, con dos «colmillos» óseos frontales. El ojo iba protegido por un anillo óseo esclerótico. La cola, conocida por un ejemplar con impresiones de la aleta, era de tipo heterocerca, parecida en silueta a la de un tiburón.

7. Armas y defensas naturales. Era el arma: placas dentales que se afilaban solas al rozar entre sí en cada mordida —como unas tijeras que se mantienen siempre cortantes—, una mordida de una potencia extraordinaria para su tamaño según los modelos biomecánicos clásicos, y una coraza que hacía inútil cualquier ataque contra su cabeza. Las cifras exactas de fuerza de mordida, eso sí, también se están revisando.

8. Sentidos. Tenía ojos grandes y bien protegidos, propios de un cazador visual de aguas abiertas, y el sistema de línea lateral para detectar vibraciones y movimientos cercanos. De olfato y oído interno no tenemos medidas directas: la inferencia viene de su cráneo y de sus parientes fósiles.

9. Cómo se movía. Nadaba en mar abierto con ondulaciones del cuerpo y la cola: no era un velocista de fondo rígido, sino un depredador pelágico potente, capaz de aceleraciones cortas. Su propio peso de coraza lo hacía, en palabras de los especialistas, un nadador relativamente lento pero masivamente poderoso.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Era un superdepredador: comía otros peces —incluidos placodermos acorazados, tiburones primitivos como *Cladoselache* y peces de aletas lobuladas—, además de amonites y grandes artrópodos. Se ha propuesto que abría la boca con gran rapidez y generaba succión para tragar a la presa, aunque ese mecanismo también ha sido cuestionado recientemente; restos de presas regurgitados y semi-digeridos hallados junto a fósiles de Ohio

apuntan a digestiones «a la manera de tiburón».

11. Comportamiento. Se le interpreta como un cazador solitario de la columna de agua, el primer gran depredador ápice vertebrado de los océanos: patrullaba los mares subtropicales por encima de los fondos de la Cleveland Shale, donde su coraza acabaría fosilizando. Juveniles y adultos aparecen en los mismos yacimientos, lo que sugiere que compartían las mismas aguas.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe. No existe evidencia alguna de comunicación en placodermos; un depredador solitario como este probablemente no la necesitaba más allá del encuentro directo.

13. Reproducción y crías. Lo que la ciencia aún no sabe para este género: no se conocen huevos ni embriones de *Dunkleosteus*. En otros placodermos se ha demostrado la fecundación interna y el nacimiento de crías vivas —los peces acorazados inventaron esa estrategia—, pero atribuirla a *Dunkleosteus* en concreto es una extrapolación, no un dato.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe. Las series de crecimiento de cráneos del Museo de Cleveland muestran juveniles y adultos, pero nadie ha podido convertir ese crecimiento en años concretos.

15. Depredadores, rivales y presas. Un adulto sano no tenía depredadores conocidos: era el ápice. Sus rivales eran otros grandes artrodiros y los grandes tiburones primitivos; incluso hay marcas en huesos de *Dunkleosteus* interpretadas como resultado de encuentros con otros *Dunkleosteus*. Sus presas: prácticamente cualquier animal de tamaño medio de aquellos mares.

16. Adaptaciones. Su combinación ganadora: coraza solo donde hace falta (cabeza y pecho), articulación del cuello para abrir la boca levantando el cráneo, y cuchillas óseas autoafilables en lugar de dientes que hubiera que reemplazar. Ingeniería de depredador con piezas de hueso.

17. Evolución y parientes vivos. Los placodermos estuvieron entre los primeros vertebrados con mandíbulas, y *Dunkleosteus* marca uno de sus techos evolutivos. El grupo entero desapareció al final del Devónico sin dejar descendientes directos; los vertebrados con mandíbulas actuales —tiburones, peces óseos y tetrápodos, nosotros incluidos— descienden de otros linajes de peces de aquella misma época.

18. Descubridor del primer fósil. Los primeros restos de Ohio los recogieron coleccionistas como Jay Terrell en los acantilados del río Rocky; John Strong Newberry describió la especie en 1873 como *Dinichthys terrelli*, y Lehman la trasladó al nuevo género *Dunkleosteus* en 1956. La foto real de esta ficha es el cráneo fósil original recogido por Peter Bungart en 1926 en la Cleveland Shale y expuesto en el Museo de Historia Natural de Cleveland.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. Los ejemplares CMNH 5768 y CMNH 5936 del Museo de Historia Natural de Cleveland son las piezas sobre las que se han calculado una y otra vez sus dimensiones, y el cráneo de ese museo es la imagen pública del género; hay cráneos y placas también en museos como el de Historia Natural de Nueva York y el Queensland Museum (Australia), y material europeo y marroquí en colecciones de Polonia, Bélgica y Marruecos.

20. Causa de su desaparición. Desapareció en la crisis del final del Devónico, culminada por el evento Hangenberg en el límite Devónico–Carbonífero (hace unos 358 millones de años), que borró a todos los placodermos. Cambios del nivel del mar, mares sin oxígeno y colapso de las redes tróficas marinas figuran entre las causas debatidas.

21. Debate científico abierto. El debate estrella es su tamaño: las estimaciones publicadas van de unos 3,4–4,1 m (Engelman, 2023, a partir de proporciones craneales) a los 6–10 m clásicos basados en el perímetro de la boca, un método que el propio estudio moderno considera inadecuado para artrodiros; revisiones recientes también han cuestionado la apertura ultrarrápida de la boca y parte de las cifras de fuerza de mordida. En paralelo sigue abierta la validez de varias de sus diez especies.

22. Dato curioso. Sus «dientes» no eran dientes: eran hojas de hueso que se afilaban a sí mismas cada vez que cerraba la boca. *Dunkleosteus* llevaba en la cara unas tijeras que nunca necesitaban afilador —y aun así, con la mitad del tamaño que le daban los libros antiguos, sigue siendo el primer superdepredador vertebrado de mar abierto de la historia.

EASTMANOSTEUS

**Eastmanosteus pustulosus* (Eastman, 1897)*



Ilustración: Eastmanosteus en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL



Foto real del fósil: [Ghedoghedo, dominio público].

1. Nombre y significado. *Eastmanosteus* significa «hueso de Eastman», en honor del paleontólogo Charles R. Eastman, que en 1897 describió la especie tipo como *Dinichthys pustulosus*; en 1964 Obruchev la separó en su propio género. Es el pariente cercano y algo menor del gigante *Dunkleosteus*.

2. Clasificación. Vertebrado con mandíbulas, clase Placodermi (peces acorazados), orden Arthrodira, suborden Brachythoraci, familia Dunkleosteidae, dentro del grupo de los dinictioides. Sus parientes más próximos son *Dunkleosteus* y otros grandes artrodiros devónicos.

3. Cuándo vivió. Vivió durante el Devónico medio y tardío, en sedimentos marinos de hace aproximadamente entre 390 y 360 millones de años. La especie mejor conocida, *E. calliaspis*, procede del Frasniano de Australia.

4. Dónde vivió. Sus fósiles han aparecido en muchas partes del mundo: Norteamérica, Europa, Rusia, China y Australia, siempre en rocas marinas. Eso indica un pez de mar abierto con una distribución casi global para su época.

5. Tamaño y peso. Era un pez mediano a grande: las especies mayores, *E. pustulosus* y *E. licharevi*, se acercaban a los 3 metros de longitud total. *E. calliaspis*, con un cráneo mayor conocido de 27,2 cm, rondaría 1,5 metros. No hay una estimación de peso verificada para el género.

6. Anatomía. Como buen placodermo, llevaba la cabeza y el tercio delantero del cuerpo cubiertos por una armadura de placas óseas, decoradas con un relieve de pequeños tubérculos muy característico. La placa nucal y las suturas en zigzag del techo del cráneo lo distinguen de *Dunkleosteus*; el resto del cuerpo y la cola quedaban sin coraza, flexibles para nadar.

7. Armas y defensas naturales. Sus mandíbulas eran potentes y llevaban bordes óseos afilados que funcionaban como tijeras autoafilables, en lugar de dientes verdaderos. Su defensa era la propia coraza ósea que protegía cabeza y hombros.

8. Sentidos. Tenía ojos protegidos por anillos óseos y, como otros peces, una línea lateral para percibir vibraciones en el agua. El detalle fino de sus sentidos no se ha conservado.

9. Cómo se movía. Nadaba con ondulaciones del cuerpo y la cola, ayudado por las aletas pectorales; todo indica un nadador activo, no un pez de fondo perezoso.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Era un depredador activo: perseguía peces y otros animales marinos y los cortaba con los filos óseos de sus mandíbulas. Su tamaño menor que el de *Dunkleosteus* sugiere que ocupaba un nicho algo distinto, quizá en aguas donde el gigante no entraba bien.

11. Comportamiento. Lo que la ciencia aún no sabe con detalle: se infiere una vida solitaria de cazador, como en sus parientes, pero no hay pruebas directas de manadas ni de cuidados familiares en este género.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe: ningún fósil conserva señales de sonidos ni de exhibiciones; probablemente se comunicaba como otros peces, con postura y movimiento.

13. Reproducción y crías. Los placodermos en general se reproducían con fertilización interna, y en la formación de Gogo (Australia) se han hallado embriones fósiles de otros placodermos; para *Eastmanosteus* en concreto no se han descrito crías ni huevos.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe: nadie ha medido anillos de crecimiento en este género.

15. Depredadores, rivales y presas. Cazaba peces menores, incluidos otros placodermos pequeños y peces de aletas radiadas primitivos. Sus rivales y posibles amenazas eran los placodermos gigantes como *Dunkleosteus* y los primeros tiburones devónicos.

16. Adaptaciones. Su gran adaptación es la combinación de coraza y velocidad: protección pesada delante, cuerpo ligero detrás. Los fósiles australianos de *E. calliaspis* conservan incluso

fibras musculares, estructuras circulatorias y tejido nervioso, entre los tejidos blandos de vertebrados con mandíbula más antiguos conocidos.

17. Evolución y parientes vivos. Los placodermos desaparecieron por completo al final del Devónico y no dejaron descendientes directos; son una rama hermana temprana de todos los vertebrados con mandíbulas actuales, incluidos nosotros.

18. Descubridor del primer fósil. La especie tipo fue descrita por Charles R. Eastman en 1897 dentro del género *Dinichthys*; Dmitry Obruchev creó el género *Eastmanosteus* en 1964 al reconocer sus diferencias.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. El cráneo de *E. calliaspis* se exhibe en el Museo Americano de Historia Natural de Nueva York, y los esqueletos completos de la formación Gogo (Australia Occidental) están entre los dunkleosteidos mejor conocidos del mundo.

20. Causa de su desaparición. Desapareció con la crisis del final del Devónico, la misma que cerró la historia de casi todos los placodermos hace unos 359 millones de años.

21. Debate científico abierto. La posición exacta de la familia Dunkleosteidae dentro de los dinictioides sigue discutiéndose entre estudios morfológicos, y se ha planteado que *E. calliaspis* difiere tanto de sus congéneres que podría merecer un género propio.

22. Dato curioso. Es uno de los pocos peces de hace 375 millones de años del que conocemos hasta los músculos y los nervios fosilizados, gracias a la conservación excepcional de la formación Gogo.

ELDREDGEOPS

**Eldredgeops rana* (Green, 1832)*



Ilustración: Eldredgeops en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL



Foto real del fósil: [Daderot, CC0].

1. Nombre y significado. Durante más de un siglo se le conoció como *Phacops rana*, el «phacops» de Norteamérica. En 1990 Wolfgang Struve lo separó en el género *Eldredgeops*, nombrado en honor del paleontólogo Niles Eldredge; el nombre de especie, *rana*, alude a sus grandes ojos, que recuerdan a los de una rana.

2. Clasificación. Trilobite del orden Phacopida, familia Phacopidae. Es el facópido clásico del Devónico norteamericano, emparentado con el europeo *Phacops*.

3. Cuándo vivió. Vivió en el Devónico medio tardío y el Devónico tardío más temprano, hace

unos 390 a 380 millones de años.

4. Dónde vivió. Sus fósiles abundan en el noreste de Estados Unidos (Nueva York, Ohio, Pensilvania, Michigan, Indiana) y el suroeste de Ontario (Canadá), y también en Marruecos: en el Devónico, Norteamérica y el norte de África estaban unidos en el mismo mar.

5. Tamaño y peso. Era un trilobite relativamente grande: hasta unos 15 cm de longitud (6 pulgadas). Su peso en vida no se ha estimado de forma fiable.

6. Anatomía. Cuerpo dividido en cefalón, tórax de 11 segmentos y un pigidio pequeño. La glabela, hinchada y cubierta de tubérculos, domina la cabeza; pero su rasgo estrella son los ojos esquizocroales: dos torres de lentes separadas y enormes, de hasta 0,5 mm cada lente, sin una córnea común.

7. Armas y defensas naturales. No tenía armas ofensivas; su gran defensa era enrollarse en una bola perfecta, como los actuales bichos bola, dejando fuera solo el exoesqueleto duro. Perfeccionó tanto esa maniobra que muchos fósiles se encuentran todavía enrollados.

8. Sentidos. Su visión era excepcional para un trilobite: cada ojo reunía decenas de lentes grandes y separadas, capaces de formar una imagen compuesta muy nítida. El menor movimiento de sedimento bastaba para disparar su respuesta de enrollamiento.

9. Cómo se movía. Caminaba sobre el fondo marino con sus numerosas patas articuladas y podía desplazarse distancias cortas en busca de alimento.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Se alimentaba de pequeños organismos y restos orgánicos del fondo, que procesaba bajo el cefalón mientras avanzaba sobre el sedimento.

11. Comportamiento. Su comportamiento mejor documentado es el enrollamiento defensivo instantáneo ante cualquier perturbación. Era un animal bentónico, ligado al fondo de los mares someros devónicos.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe: no hay evidencia de comunicación entre individuos; sus interacciones serían químicas y táctiles, como en otros artrópodos marinos.

13. Reproducción y crías. Lo que la ciencia aún no sabe en detalle: como otros trilobites, pasaría por fases larvarias planctónicas y mudas sucesivas, pero no se han descrito sus huevos.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe: no hay estimaciones verificadas para este género.

15. Depredadores, rivales y presas. Sus depredadores serían peces acorazados, cefalópodos y grandes artrópodos de los mares devónicos; sus presas y alimento, pequeños invertebrados y detritos del fondo.

16. Adaptaciones. La combinación de ojos de alta precisión y enrollamiento casi perfecto es su gran adaptación: ver venir el peligro y convertirse en una esfera acorazada en un instante.

17. Evolución y parientes vivos. Los trilobites desaparecieron por completo al final del Pérmico; no tienen descendientes directos. Sus parientes actuales más cercanos entre los artrópodos son lejanos, como los cangrejos herradura dentro de los quelicerados en sentido amplio.

18. Descubridor del primer fósil. Jacob Green describió la especie en 1832 como *Calymene bufo*

rana en su monografía de los trilobites de Norteamérica. Niles Eldredge la estudió a fondo en 1972 y Struve le dedicó el género en 1990.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. Es el fósil estatal de Pensilvania desde el 5 de diciembre de 1988, a petición de escolares. Se exhiben ejemplares enrollados y extendidos en museos como el Museo de Naturaleza y Ciencia de Houston y en incontables colecciones de Norteamérica.

20. Causa de su desaparición. Los facópidos desaparecieron de Norteamérica en el evento Kačák, al final del Devónico medio; el género regresó desde Marruecos a comienzos del Givetiano, pero el linaje se cerró con las crisis del Devónico.

21. Debate científico abierto. Eldredge usó los cambios en las filas de lentes de los ojos de esta especie como una de las evidencias fundadoras de la teoría del equilibrio puntuado (1972), y el ritmo real de esos cambios sigue debatiéndose.

22. Dato curioso. Lleva el nombre de un científico vivo en su época, Niles Eldredge, algo muy poco frecuente: el género se creó en 1990 en su honor por su trabajo con este mismo trilobite.

ELGINERPETON

**Elginerpeton pancheni* Ahlberg, 1995*



Ilustración: Elginerpeton en vida (reconstrucción).

1. Nombre y significado. *Elginerpeton* combina Elgin, la localidad escocesa cercana al yacimiento, con la raíz griega de «reptil» o «animal que se arrastra». La especie *pancheni* honra al paleontólogo Alec Panchen. Fue descrito por Per Erik Ahlberg en 1995.

2. Clasificación. Es un estegocefalo, un tetrápodo troncal de los más primitivos conocidos: familia Elginerpetontidae, que comparte con el género letón *Obruchevichthys*. Junto a este, forma el grupo hermano de todos los demás tetrápodos.

3. Cuándo vivió. Vivió en el Devónico tardío, en el Frasniano tardío, hace unos 375 millones de años. Junto con *Obruchevichthys*, es uno de los tetrápodos troncales más antiguos conocidos.

4. Dónde vivió. Todos sus fósiles proceden de Scat Craig, en Morayshire (Escocia, Reino Unido), de rocas depositadas en un ambiente fluvial y estuarino.

5. Tamaño y peso. El fragmento de mandíbula que sirve de holotipo sugiere una mandíbula completa de unos 40 cm, y el cuerpo total se ha estimado en torno a 1,5 metros de longitud. No hay estimación de peso publicada.

6. Anatomía. Se conoce solo por fragmentos: partes de mandíbula con colmillos coronoides pequeños, fragmentos del cráneo, cinturas escapular y pélvica parciales, un fémur y una tibia de aspecto parecido a la de *Ichthyostega*. No se han encontrado manos ni pies, así que su condición de animal con extremidades se apoya en los huesos de las patas y en los caracteres del cráneo.

7. Armas y defensas naturales. Sus mandíbulas, aunque delgadas, eran un arma seria: un análisis biomecánico reciente les atribuye una fuerza de mordida alta, la tercera entre los estegocefalos comparados, ideal para mordidas rápidas y fuertes.

8. Sentidos. Lo que la ciencia aún no sabe en detalle: los fragmentos del cráneo no conservan las cavidades de ojos ni oídos de forma completa.

9. Cómo se movía. Probablemente era un animal sobre todo acuático que nadaba con el cuerpo y la cola y se apoyaba con sus extremidades en fondos someros, como otros tetrápodos devónicos.

10. Dieta y cómo conseguía comida. El estudio biomecánico de su mandíbula indica un modo de alimentación inusual entre sus parientes: mordidas rápidas y fuertes para capturar presas pequeñas y veloces, como peces juveniles e invertebrados acuáticos.

11. Comportamiento. Lo que la ciencia aún no sabe: solo se conocen fragmentos aislados, sin esqueletos completos ni agrupaciones de individuos.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe.

13. Reproducción y crías. Lo que la ciencia aún no sabe: no se conocen huevos ni juveniles de este género; por parentesco se supone una reproducción ligada al agua, como en los primeros tetrápodos.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe.

15. Depredadores, rivales y presas. Sus presas serían peces pequeños y rápidos de los ríos y estuarios escoceses; sus rivales y posibles depredadores, los grandes peces de aletas lobuladas de los mismos ambientes.

16. Adaptaciones. Su esculpido óseo robusto en la mandíbula parece compensar la delgadez del hueso y reducir las tensiones al morder, una solución de ingeniería muy temprana en la historia de los tetrápodos.

17. Evolución y parientes vivos. Es una rama lateral antiquísima: no es un ancestro directo nuestro, pero muestra que la primera fase de la evolución de los tetrápodos ya incluía una diversidad morfológica y ecológica que antes no se sospechaba. Sus parientes vivos somos todos los tetrápodos actuales.

18. Descubridor del primer fósil. Los primeros huesos de Scat Craig se ilustraron ya en 1991, y Per Erik Ahlberg describió formalmente el género en la revista Nature en 1995.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. El material de Scat Craig, incluida la mandíbula holotipo, se conserva en colecciones británicas vinculadas al Museo de Historia Natural de Londres y a los museos escoceses; no hay un esqueleto montado, porque el animal sigue siendo un puñado de fragmentos.

20. Causa de su desaparición. Desapareció en el Frasniano, antes incluso de las grandes crisis del final del Devónico; las causas concretas no se conocen.

21. Debate científico abierto. Sigue debatiéndose si los huesos de extremidades hallados en Scat Craig pertenecen realmente a *Elginerpeton* o a otro tetrápodo del mismo yacimiento, y su dieta especializada se apoya en modelos biomecánicos que otros especialistas quieren contrastar con más material.

22. Dato curioso. Es uno de los tetrápodos más antiguos del mundo y, aun así, ya tenía una mandíbula «de diseño»: fina, reforzada con escultura ósea y capaz de una de las mordidas más fuertes de su grupo.

ELKINSIA

**Elkinsia polymorpha* Rothwell, Scheckler & Gillespie, 1989*



Ilustración: Elkinsia en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL

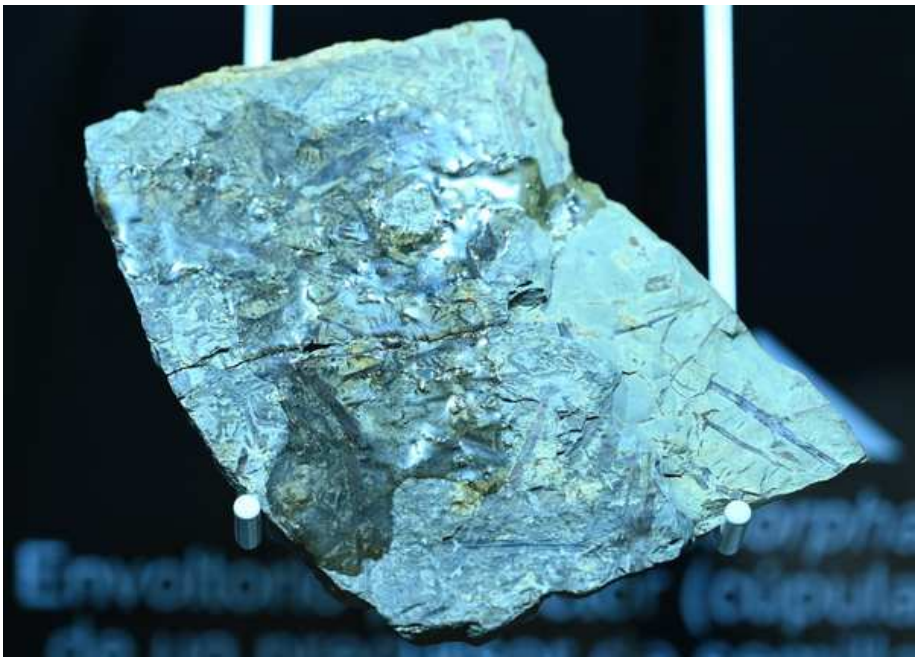


Foto real del fósil: [Krzysztof Ziarnek (Kenraiz), CC BY-SA 4.0].

1. Nombre y significado. *Elkinsia* toma su nombre de Elkins, la ciudad de Virginia Occidental (Estados Unidos) cerca de la cual se recogieron sus fósiles. Es una de las primeras plantas con semilla conocidas, un «helecho con semillas» del Devónico tardío.

2. Clasificación. Planta gimnosperma primitiva del grupo informal de los helechos con semilla (pteridospermas). No era un helecho verdadero: tenía hojas de aspecto de helecho, pero se reproducía con semillas, no solo con esporas.

3. Cuándo vivió. Vivió en el Devónico tardío, en el Fameniano, hace unos 372 a 359 millones de

años, cuando las semillas acababan de aparecer en la historia de la vida.

4. Dónde vivió. Sus fósiles proceden de depósitos del Devónico superior cerca de Elkins, en Virginia Occidental (Estados Unidos), un ambiente de llanura fluvial con una flora diversa.

5. Tamaño y peso. Lo que la ciencia aún no sabe con exactitud: se conocen sobre todo ramas con semillas, frondes y tallos pequeños, y aunque la planta completa fue reconstruida en 1992, su altura total definitiva no está cerrada; era una planta de porte modesto comparada con los árboles de su época.

6. Anatomía. Tenía frondes dimórficas: unas vegetativas, planas, con raquis que se bifurcan hasta cuatro veces y pínnulas de tipo esfenoptéride; y otras fértiles, tridimensionales, que llevaban en sus extremos las cúpulas con óvulos o los órganos de polen. El tallo muestra una protostela central de tres nervios y una corteza externa con esclerénquima de tipo «sparganum».

7. Armas y defensas naturales. Como planta, sus «defensas» eran estructurales: tejidos de sostén (esclerénquima) en la corteza y la protección de sus óvulos dentro de cúpulas lobuladas, una envoltura que resguardaba la futura semilla.

8. Sentidos. Las plantas no tienen sentidos como los animales; su «percepción» era química y lumínica: crecer hacia la luz y responder al agua y a la gravedad. Cualquier detalle más fino es, para una planta fósil, algo que la ciencia aún no sabe.

9. Cómo se movía. No se movía: vivía fija al suelo por sus raíces. Lo que sí viajaba eran sus semillas y su polen, dispersados por el viento y la gravedad en la llanura fluvial.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Se alimentaba de luz: fotosintetizaba en sus frondes verdes y absorbía agua y minerales con las raíces, el modo de vida básico de las plantas vasculares terrestres.

11. Comportamiento. Su «comportamiento» era su estrategia de crecimiento: producir muchas frondes fértiles cargadas de cúpulas y órganos de polen para asegurar la reproducción en un mundo donde la semilla era una tecnología nueva.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe en sentido animal; las plantas sí intercambian señales químicas con su entorno, pero nada de eso puede leerse en sus fósiles.

13. Reproducción y crías. Es su capítulo revolucionario: producía óvulos encerrados en cúpulas (estructuras en forma de copa derivadas de ramas reducidas) y órganos de polen con seis a ocho esporangios fusionados en la base. Tras la fecundación, el óvulo se convertía en semilla: una «cría» empaquetada con su propio alimento y protección, capaz de esperar lejos de la planta madre.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe: no se han medido ciclos de vida en esta planta fósil.

15. Depredadores, rivales y presas. Sus «depredadores» habrían sido los artrópodos terrestres devónicos que mordisqueaban plantas; sus rivales, las demás plantas de la llanura —licopodios, helechos sin semilla y progimnospermas— con las que competía por luz y espacio.

16. Adaptaciones. La semilla misma es la adaptación: emancipó la reproducción del agua, porque el polen llegaba al óvulo por el aire y la nueva planta viajaba protegida dentro de la semilla. Las cúpulas lobuladas y la capa protectora (integumento) con su abertura, el micrópilo,

ya anticipan el diseño de todas las semillas actuales.

17. Evolución y parientes vivos. *Elkinsia* es uno de los primeros capítulos del linaje que hoy domina la tierra firme: las plantas con semilla, desde las coníferas hasta todas las plantas con flores. No es ancestro directo de ninguna especie actual, pero su diseño reproductor es el que heredó todo el grupo.

18. Descubridor del primer fósil. El género fue descrito en 1989 por Gar W. Rothwell, Stephen E. Scheckler y William H. Gillespie, a partir de los abundantes restos de la flora de Elkins; en 1992 se publicó la primera reconstrucción de la planta completa.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. Los restos de cúpulas, óvulos y frondes de la flora de Elkins se conservan en colecciones universitarias y museos de Estados Unidos, y hay ejemplares de *Elkinsia polymorpha* expuestos en exhibiciones europeas de evolución de las plantas, como el de la foto real de esta ficha.

20. Causa de su desaparición. Desapareció al final del Devónico junto a buena parte de su flora; las primeras plantas con semilla sobrevivieron como grupo y se expandieron en el Carbonífero, pero este género temprano no pasó el relevo.

21. Debate científico abierto. Se debate si *Elkinsia* merece el título de «planta con semilla más antigua conocida» —hay óvulos aún más antiguos, como los de *Runcaria*, que podrían ser precursores sin llegar a semilla verdadera— y en qué grupo exacto de gimnospermas primitivas debe encajarse.

22. Dato curioso. Fue la primera planta con semilla del Devónico reconstruida como planta completa, pieza a pieza, a partir de ramas, tallos, raíces, cúpulas y órganos de polen hallados por separado en la misma flora.

ELPISTOSTEGE

**Elpistostege watsoni* Westoll, 1938*

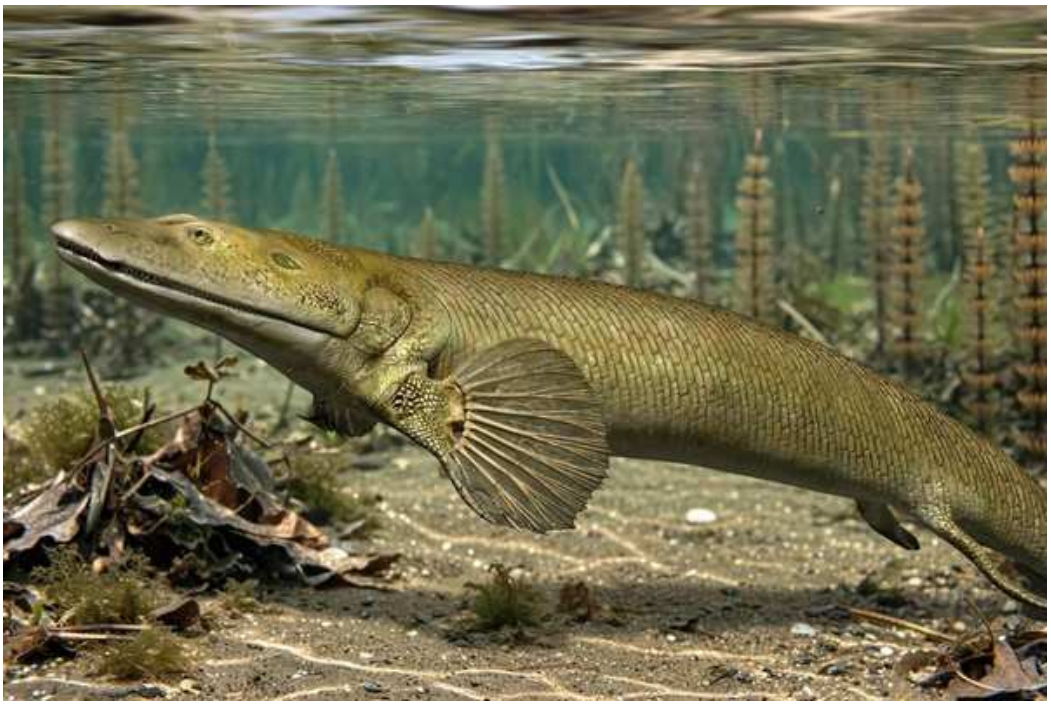


Ilustración: Elpistostege en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL



Foto real del fósil: [Placoderm2, CC BY-SA 4.0].

1. Nombre y significado. *Elpistostege* fue nombrado por Thomas Stanley Westoll en 1938; la especie *watsoni* honra al paleontólogo D. M. S. Watson. Es conocido como el «pez con muñeca y dedos», el eslabón que enseñó al mundo dónde nacieron nuestras manos.

2. Clasificación. Pez de aletas lobuladas tetrapodomorfo del grupo Elpistostegalia, familia Elpistostegidae. Sus compañeros de grupo son *Panderichthys* y *Tiktaalik*, los peces más cercanos a los tetrápodos.

3. Cuándo vivió. Vivió en el Frasniano, en el Devónico tardío, hace aproximadamente entre 380

y 375 millones de años.

4. Dónde vivió. Todos sus fósiles proceden de la formación Escuminac, en el Parque Nacional de Miguasha (Quebec, Canadá), un antiguo estuario de aguas someras, hoy Patrimonio Mundial de la UNESCO.

5. Tamaño y peso. El ejemplar completo descrito en 2020 mide 1,57 metros de la punta del hocico a la cola: es el elpistostegalio completo más grande y mejor conocido. Su peso no se ha estimado de forma fiable.

6. Anatomía. Cabeza larga y baja, de perfil de cocodrilo, con los ojos encima del cráneo plano. La estrella es su aleta pectoral: dentro de ella, todavía cubierta de escamas y radios, ya existe un húmero (brazo), radio y cúbito (antebrazo), filas de huesos de la muñeca y dos filas distales organizadas como dedos. Es el patrón de la mano de los tetrápodos escondido dentro de una aleta de pez.

7. Armas y defensas naturales. Sus armas eran una boca grande con dientes para apresar presas; su defensa, el tamaño, el camuflaje y las escamas que cubrían todo el cuerpo, incluidas las aletas.

8. Sentidos. Ojos dorsales pensados para vigilar desde el fondo o asomar a la superficie, como los de un cocodrilo, y línea lateral para percibir el movimiento en aguas turbias de estuario.

9. Cómo se movía. Era un pez acuático que nadaba con el cuerpo y la cola; sus aletas con «brazo» interno le darían apoyo y flexibilidad para impulsarse en aguas muy someras y quizá sostenerse sobre el fondo, sin llegar a caminar en tierra.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Era un depredador de emboscada de peces y otros animales del estuario, a los que capturaba con un rápido cabeceo desde el fondo.

11. Comportamiento. Se le reconstruye como un cazador paciente de aguas someras, en la frontera entre el río y el mar, esperando presas con solo los ojos fuera del perfil del fondo.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe: no hay registro fósil de sonidos ni exhibiciones en este género.

13. Reproducción y crías. Lo que la ciencia aún no sabe: no se conocen huevos ni juveniles asignados a *Elpistostege*; por parentesco, su reproducción sería acuática como la de otros peces de aletas lobuladas.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe.

15. Depredadores, rivales y presas. En el estuario de Miguasha convivía con el gran *Eusthenopteron* y con placodermos y otros peces de la formación Escuminac, que serían presas, rivales o amenaza según el tamaño de cada individuo.

16. Adaptaciones. Su gran adaptación es el esqueleto de la aleta: tener dedos antes de tener manos. Esas filas de huesecillos daban a la aleta una superficie flexible y apoyable, ventaja en aguas someras que luego la evolución convertiría en la mano de los vertebrados terrestres.

17. Evolución y parientes vivos. *Elpistostege* es potencialmente el taxón hermano de todos los tetrápodos: no es nuestro ancestro directo, pero ningún otro pez muestra tan bien el origen de nuestros dedos. Sus parientes vivos somos los tetrápodos, incluidos los humanos.

18. Descubridor del primer fósil. Westoll lo describió en 1938 a partir de un único fragmento del techo del cráneo hallado en Escuminac, que al principio se creyó de un anfibio primitivo. El ejemplar completo apareció en 2010 en Miguasha: lo encontraron en piezas el guarda naturalista Benoît Cantin y su equipo, con dos fragmentos de cola hallados por turistas, y lo describió el equipo de Richard Cloutier en 2020.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. El ejemplar completo de 1,57 m, el fósil más largo hallado en la formación Escuminac, se exhibe en el Parque Nacional de Miguasha, a menos de 200 metros del lugar donde apareció.

20. Causa de su desaparición. Desapareció durante el Devónico tardío; los elpistostegalios se cierran como grupo antes de las crisis finales del período, y solo el linaje de los tetrápodos siguió adelante.

21. Debate científico abierto. Se debate si las filas distales de su aleta son «dedos» verdaderos en sentido estricto o radiales muy modificados, y si *Elpistostege* es el hermano más cercano de los tetrápodos o lo es *Tiktaalik*; cada nuevo escaneo del ejemplar completo reordena el árbol.

22. Dato curioso. La mano humana nació bajo el agua: los dedos aparecieron primero dentro de la aleta de un pez que todavía tenía radios y escamas, antes de que ningún vertebrado pisara tierra firme.

EOSPERMATOPTERIS

**Eospermatopteris erianus* Dawson, 1871*



Ilustración: Eospermatopteris en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL



Foto real del fósil: [Eduard Solà, CC BY-SA 3.0].

1. Nombre y significado. *Eospermatopteris* significa algo así como «helecho de la primera semilla», un nombre nacido de un error: los primeros investigadores creyeron que era un helecho con semillas. En realidad es un cladoxilópsido, y el nombre designa sobre todo a sus troncos y tocones fósiles: los famosos «tocones de Gilboa».

2. Clasificación. Planta vascular de la clase Cladoxylopsida, orden Pseudosporochnales, pariente lejana de los helechos y las colas de caballo actuales. *Eospermatopteris* es un género de forma: nombra el tronco y la base; la copa de la misma planta se describió como *Wattieza*.

3. Cuándo vivió. Vivió en el Devónico medio, en el Givetiano, hace unos 385 millones de años. Sus tocones forman parte del bosque fósil más antiguo conocido de la Tierra.

4. Dónde vivió. El yacimiento clásico es Gilboa, en el condado de Schoharie (Nueva York, Estados Unidos), una llanura costera junto a un mar interior. Hay registros atribuidos también en otras zonas del estado de Nueva York y de Europa.

5. Tamaño y peso. Era uno de los primeros árboles de verdad: al menos 8 metros de altura, con troncos cuyos tocones miden entre 0,5 y 1,5 metros. Un tronco fósil de 6 metros se estrecha de 47 cm en un extremo a 13 cm en el otro. El peso de un árbol completo no se ha calculado.

6. Anatomía. La base es un bulbo plano con muchas raicillas de anclaje; el tronco, recto, lleva haces de fibras longitudinales que transportaban el agua y daban rigidez a una planta probablemente hueca y débilmente construida, más parecida a un bambú gigante que a un roble. Arriba, la copa (la parte llamada *Wattieza*) desplegaba grandes ramas fotosintéticas sin hojas verdaderas, ordenadas en filas longitudinales, que se desprendían como módulos cuando envejecían.

7. Armas y defensas naturales. Un árbol no tiene armas: su «defensa» era crecer rápido y alto, por encima de las demás plantas, y producir tal cantidad de ramas caídas que el suelo del bosque quedaba cubierto de sus restos.

8. Sentidos. Como toda planta, respondía a luz, gravedad y agua con su crecimiento; ningún sentido más concreto puede leerse en un tocón fósil.

9. Cómo se movía. No se movía: sus tocones se encontraron enraizados y erguidos, en posición de vida. Lo que viajaba eran sus esporas, llevadas por el viento.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Fotosintetizaba con sus ramas verdes —la fotosíntesis ocurría en las ramas, pues no tenía hojas—, y tomaba el agua del suelo húmedo de la llanura costera con su sistema de raíces superficiales.

11. Comportamiento. Su estrategia era la de una planta pionera: crecimiento relativamente rápido, estructura modular y una lluvia constante de ramas desprendidas que generaba mantillo, carbono y refugio para los primeros animales del suelo forestal.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe en sentido animal; sí sabemos que estos bosques ya cambiaban químicamente su entorno, reteniendo carbono y modificando el suelo.

13. Reproducción y crías. Se reproducía por esporas, como los helechos: sin semillas, sin flores y sin conos. Su altura era una ventaja reproductora, porque desde 8 metros las esporas viajan mucho más lejos con el viento.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe: se sospecha un crecimiento rápido y una vida no muy larga para un árbol, pero no hay cifras verificadas.

15. Depredadores, rivales y presas. Apenas había herbívoros capaces de amenazar a un árbol en el Devónico medio; su competencia real eran las demás plantas del primer bosque —otros cladoxilópsidos y plantas vasculares primitivas— por la luz y el espacio.

16. Adaptaciones. Inventó el «diseño árbol» con materiales ligeros: un tronco fibroso y probablemente hueco, raíces de anclaje extendidas y una copa modular reemplazable. Es el ejemplo más antiguo conocido de ese plan corporal en plantas vasculares.

17. Evolución y parientes vivos. Los cladoxilópsidos se extinguieron sin descendientes; sus parientes actuales más cercanos son los helechos y las colas de caballo. Pero su legado es enorme: los primeros bosques enfriaron el planeta al retirar dióxido de carbono de la atmósfera y crearon los suelos donde luego evolucionarían los animales terrestres.

18. Descubridor del primer fósil. Los tocones aparecieron en Gilboa en la década de 1870, y John William Dawson formalizó el género en 1871. Winifred Goldring estudió el bosque fósil en los años veinte del siglo XX y montó su famosa reconstrucción en el Museo del Estado de Nueva York.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. Los tocones de Gilboa se exhiben en el Museo del Estado de Nueva York (Albany), en el museo de Gilboa y junto a la presa de Gilboa. En 2010, unas obras en la presa sacaron a la luz todo un suelo de bosque fósil con más tocones en posición de vida.

20. Causa de su desaparición. Los cladoxilópsidos declinaron en el Devónico tardío, desplazados por los nuevos bosques de *Archaeopteris*, y el grupo dejó de existir antes de que acabara el período.

21. Debate científico abierto. El debate es de identidad: tronco (*Eospermatopteris*) y copa (*Wattieza*) se describieron como plantas distintas durante más de un siglo, hasta que en 2007 Stein y colaboradores publicaron en Nature un ejemplar con la copa unida al tronco. Aún se discute qué nombre debe llevar la planta completa y si todos los tocones de Gilboa son de la misma especie.

22. Dato curioso. Durante más de 130 años, el árbol más antiguo del mundo fue solo un tocón sin cabeza: nadie supo cómo era su copa hasta 2005, cuando dos fósiles del condado de Schoharie resolvieron el enigma.

ERETTOPTERUS

**Erettopterus bilobus* (Salter, 1856)*



Ilustración: Erettopterus en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL



Foto real del fósil: [Jessica Utrup (Yale Peabody Museum), CC0].

1. Nombre y significado. *Erettopterus* es un euriptérido —un «escorpión marino»— de la familia de los pterigótidos. La especie tipo, *E. bilobus*, debe su nombre a su rasgo inconfundible: el telson, la pieza final del cuerpo, dividido en dos lóbulos.

2. Clasificación. Quelicerado del orden Eurypterida, superfamilia Pterygotoidea, familia Pterygotidae. Es el pariente «generalista» de gigantes como *Pterygotus*, *Jaekelopterus* y *Acutiramus*.

3. Cuándo vivió. Vivió del Silúrico al Devónico, con especies repartidas entre hace unos 433 y

387 millones de años; el libro lo incluye por su tramo devónico. En 2023 se describió una especie nueva, *E. qujingensis*, del Silúrico superior de Yunnan (China).

4. Dónde vivió. Se han asignado 19 especies válidas al género, halladas sobre todo en Estados Unidos y Gran Bretaña, y también en Canadá, Escandinavia, Estonia y China. Habitaba mares someros y ambientes costeros.

5. Tamaño y peso. Las especies confirmadas van de unos 60 a 90 cm: *E. waylandsmithi* y *E. serricaudatus* rondaban los 60 cm, *E. bilobus* unos 70 cm y *E. osiliensis* unos 90 cm. Restos fragmentarios de *E. grandis* sugieren ejemplares aún mayores, sin confirmar. El peso no se ha estimado.

6. Anatomía. Cuerpo ovalado y alargado que se estrecha hacia el abdomen, ojos compuestos grandes, en forma de media luna, situados en el borde del caparazón, y unas quelíceras —las pinzas frontales— muy largas, con dientes pequeños y curvados poco diferenciados. El metastoma, la placa ventral, es estrecho, con forma de corazón y una profunda escotadura en V. Su firma única es el telson expandido y bilobulado, distinto de la espina corta de *Pterygotus*.

7. Armas y defensas naturales. Sus armas eran las pinzas quelíceras, alargadas y robustas, hechas para agarrar presas, no para desgarrarlas con precisión de especialista. Como defensa le valían el tamaño, el caparazón quitinoso y la natación.

8. Sentidos. Los estudios de agudeza visual en pterigótidos muestran que la visión de *Erettopterus* era parecida a la del género más primitivo *Slimonia*: buena, pero menos aguda que la de los grandes depredadores visuales *Pterygotus* y *Jaekelopterus*.

9. Cómo se movía. Nadaba con sus patas natatorias en forma de paleta y caminaba por el fondo con patas pequeñas y delgadas, sin espinas; se cree que no era capaz de caminar en tierra firme.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Era un alimentador generalista: capturaba con las pinzas lo que podía —peces pequeños, otros artrópodos, carroña ocasional— en vez de especializarse en una sola presa, a diferencia de sus primos gigantes.

11. Comportamiento. Todo apunta a un depredador activo pero versátil de fondos costeros, menos especializado y probablemente menos veloz que los pterigótidos mayores.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe: los euriptéridos no dejaron registro de sonidos ni señales; sus interacciones serían visuales y táctiles.

13. Reproducción y crías. Lo que la ciencia aún no sabe en este género: por parentesco con otros euriptéridos, pondría huevos en aguas someras y las crías pasarían por mudas sucesivas hasta el tamaño adulto.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe: ningún estudio ha estimado la longevidad de *Erettopterus*.

15. Depredadores, rivales y presas. Sus presas: peces pequeños, trilobites y otros invertebrados. Sus rivales: los demás pterigótidos y euriptéridos de su ecosistema; sus depredadores, los grandes peces del Silúrico y el Devónico y los pterigótidos mayores que él.

16. Adaptaciones. Su telson bilobulado es único en la familia y pudo funcionar como timón o estabilizador al nadar. La combinación de ojos marginales bien desarrollados y pinzas polivalentes lo convirtió en el «todoterreno» de los pterigótidos.

17. Evolución y parientes vivos. Los euriptéridos se extinguieron al final del Pérmico sin descendientes directos; sus parientes vivos más cercanos son los arácnidos —arañas y escorpiones verdaderos— y, en otro ramo, los cangrejos herradura.

18. Descubridor del primer fósil. John William Salter describió la especie tipo en 1856, hallada en Lesmahagow (Escocia), primero como *Himantopterus bilobus*; en 1859, con Huxley, la trasladó al nuevo nombre *Erettopterus*, porque el primero ya estaba ocupado por un género de polillas.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. *E. bilobus* es una especie bien conocida y abundante en Lesmahagow. Ejemplares del género se conservan en el Museo Peabody de Yale (la foto real de esta ficha muestra el telson bilobulado de un *Erettopterus* sp. de esa colección) y en museos británicos y norteamericanos.

20. Causa de su desaparición. El género dejó de existir a lo largo del Devónico, dentro del declive general de los pterigótidos; no se conoce una causa específica para su última especie.

21. Debate científico abierto. *E. bilobus*, pese a ser abundante, no ha recibido una redescripción moderna y la necesita, como otros euriptéridos clásicos; también se debate cuántas de las 19 especies asignadas son realmente válidas y si formas como *E. grandis* alcanzaron tamaños gigantes.

22. Dato curioso. Su identidad se sostiene en una sola pieza: la «cola» de dos lóbulos. Sin el telson, un *Erettopterus* fósil es muy difícil de distinguir de sus primos pterigótidos.

ERIEOPTERUS

**Erieopterus* Kjellesvig-Waering, 1958*



Ilustración: Erieopterus en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL



Foto real del fósil: [Jessica Utrup (Yale Peabody Museum), CC0].

1. Nombre y significado. *Erieopterus* significa «ala (o paleta) de Erie», por el lago Erie y su región de Nueva York, de donde proceden muchos de sus fósiles. Es un euriptérido pequeño del grupo de *Eurypterus*, el «escorpión marino» más famoso.

2. Clasificación. Quelicerado del orden Eurypterida, familia Eurypteridae. Erik Kjellesvig-Waering lo separó de *Eurypterus* en 1958 para reunir las especies con los ojos más juntos entre sí y espinas en las patas natatorias. Como la especie tipo no está cerrada en las fuentes consultadas, esta ficha encabeza solo con el género †.

3. Cuándo vivió. Vivió entre el Silúrico y el Devónico; en Escocia aparece en el Old Red Sandstone devónico junto a *Pterygotus anglicus*, y en Nueva York se le conoce del grupo Manlius y de formaciones cercanas al límite entre ambos períodos.

4. Dónde vivió. Sus fósiles proceden sobre todo del estado de Nueva York (Estados Unidos) —la caliza de Manlius, Honeoye Falls y otras localidades clásicas de euriptéridos— y de Escocia. Habitaba lagunas y aguas salobres muy someras.

5. Tamaño y peso. † Dato escaso: no hay una cifra de longitud total verificada para el género en las fuentes consultadas. Los caparazones fósiles conocidos miden solo unos pocos centímetros de ancho —el de la foto real de esta ficha ronda los 4 cm—, así que hablamos de un euriptérido pequeño, del orden de tamaño de *Eurypterus* (que solía medir entre 13 y 23 cm).

6. Anatomía. Caparazón (prosoma) ovalado con los ojos compuestos reniformes situados cerca el uno del otro, cuerpo segmentado en preabdomen y postabdomen, un par de patas convertidas en paletas natatorias con espinas, y un telson final en forma de espina, al estilo de *Eurypterus*.

7. Armas y defensas naturales. No tenía las grandes pinzas de los pterigótidos: sus apéndices bucales eran modestos y espinosos, útiles para manipular alimento. Su defensa era el caparazón, el camuflaje en el fondo y la huida a nado.

8. Sentidos. Ojos compuestos bien desarrollados en el centro del caparazón, orientados a detectar movimiento en aguas someras muy iluminadas; el resto de sus sentidos serían táctiles y químicos, como en otros quelicerados acuáticos.

9. Cómo se movía. Nadaba remando con las paletas del sexto par de apéndices y caminaba sobre el fondo limoso con las demás patas, el modo de vida típico de los euripteroides.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Como *Eurypterus*, sería un generalista: depredador de pequeños invertebrados y también carroñero oportunista de lo que la laguna depositara en el fondo.

11. Comportamiento. Los yacimientos clásicos de euriptéridos de Nueva York concentran muchos individuos, lo que sugiere que estos animales se reunían en lagunas concretas, quizá para mudar o reproducirse; para *Erieopterus* en concreto es una inferencia, no un hecho demostrado.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe.

13. Reproducción y crías. Lo que la ciencia aún no sabe en este género: los euriptéridos en general se reproducían con huevos y las crías mudaban varias veces hasta adultas.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe.

15. Depredadores, rivales y presas. Presas: pequeños invertebrados de laguna. Depredadores y rivales: euriptéridos mayores como *Pterygotus* —con el que comparte yacimiento en Escocia— y peces acorazados de las mismas aguas.

16. Adaptaciones. Su tamaño pequeño y su cuerpo de euripteroide clásico lo hacían apto para las lagunas salobres cambiantes del límite Silúrico–Devónico, ambientes donde los gigantes no entraban.

17. Evolución y parientes vivos. Es una rama menor del gran tronco de los euriptéridos,

extinguidos al final del Pérmico; sus parientes vivos más próximos son los arácnidos.

18. Descubridor del primer fósil. El género lo creó Erik N. Kjellesvig-Waering en 1958, reordenando especies que llevaban décadas clasificadas como *Eurypterus*. Una de las especies más citadas, *E. microphthalmus*, se había descrito en el siglo XIX dentro de *Eurypterus*.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. La colección del Museo Peabody de Yale guarda numerosos ejemplares de *Erieopterus* fotografiados y liberados en dominio público, entre ellos el caparazón de *E. microphthalmus* de la foto real de esta ficha.

20. Causa de su desaparición. Dejó de existir en el Devónico; no se conoce una causa específica más allá del declive general de las faunas de laguna de su época.

21. Debate científico abierto. Su propia validez como género: nació en 1958 separando especies de *Eurypterus* por detalles de ojos y espinas, y en este grupo los límites entre géneros vecinos han sido revisados una y otra vez (como ocurrió con *Baltoeurypterus*, devuelto a *Eurypterus* en 2006), así que su estatus sigue abierto †.

22. Dato curioso. Debe su existencia como género a unos milímetros: la distancia entre los ojos y unas espinas en las patas bastaron para sacarlo de *Eurypterus*, el género donde se había metido a casi todos los euriptéridos parecidos durante el siglo XIX.

ERROMENOSTEUS

**Erromenosteus lucifer* Jaekel, 1919*



Ilustración: Erromenosteus en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL

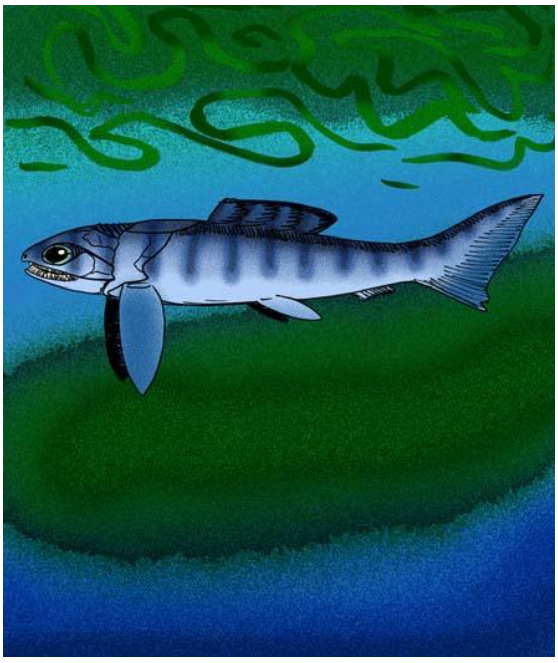


Foto real del fósil: [Apokryltaros, CC BY-SA 3.0, vía Wikimedia Commons].

1. Nombre y significado. *Erromenosteus* es un placodermo de cabeza de bala descrito por Otto Jaekel en 1919. La especie tipo, *E. lucifer*, es su miembro más citado.

2. Clasificación. Pez acorazado, clase Placodermi, orden Arthrodira, grupo Brachythoraci. Hoy se le considera un miembro basal de los dinictioides (Dinichthyloidea); antiguamente se le ubicó en Pachyosteidae, luego absorbida por Selenosteidae.

3. Cuándo vivió. Vivió en el Devónico tardío, en el Frasniano tardío, en las mismas capas del evento Kellwasser que registraron una de las grandes crisis de vida marina del período.

4. Dónde vivió. Todas las especies conocidas proceden de Alemania: Bad Wildungen y Bicken, en las facies Kellwasserkalk del Devónico superior. Era un pez marino.

5. Tamaño y peso. Un placodermo de tamaño medio. Los cráneos conocidos miden entre 6 y 13 cm —el holotipo de *E. lucifer* tiene un cráneo de 12 cm—, lo que sugiere animales de menos de un metro de longitud total; no hay cifras de peso publicadas.

6. Anatomía. Cabeza corta y alta, con la forma redondeada de una bala, protegida por la coraza típica de los artrodiros, y mandíbulas curvadas de tipo triturador: no cortaban como las de *Dunkleosteus*, sino que aplastaban presas duras.

7. Armas y defensas naturales. Su arma era la mandíbula trituradora, capaz de romper conchas y caparazones; su defensa, el cráneo óseo compacto y la coraza de hombros.

8. Sentidos. Lo que la ciencia aún no sabe en detalle: las órbitas y el anillo esclerótico típicos de los artrodiros indican buena vista, pero no hay estudios específicos de sus sentidos.

9. Cómo se movía. Nadaría con ondulaciones del cuerpo no acorazado y la cola, al modo general de los artrodiros de su tamaño.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Su dentición trituradora encaja con una dieta durofaga: moluscos, braquiópodos y otros invertebrados de caparazón duro recogidos del fondo o de las rocas.

11. Comportamiento. Lo que la ciencia aún no sabe: se conocen cráneos aislados de varias especies en las mismas capas, sin datos sobre agrupaciones o conductas.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe.

13. Reproducción y crías. Lo que la ciencia aún no sabe en este género; en otros placodermos de la misma época se ha documentado fertilización interna y crías vivas, pero no hay evidencia directa en *Erromenosteus*.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe.

15. Depredadores, rivales y presas. Sus presas serían invertebrados de concha dura; sus rivales, otros placodermos trituradores del arrecife alemán, y sus depredadores, los grandes artrodiros y tiburones del Frasniano tardío.

16. Adaptaciones. La cabeza en forma de bala con mandíbulas curvas y potentes es una adaptación a la durofagia: un cascanueces acorazado en un mar lleno de presas con concha.

17. Evolución y parientes vivos. Como todos los placodermos, desapareció sin descendientes directos; es una rama basal de los dinictioides, lejanamente emparentada con el linaje que lleva a los vertebrados con mandíbulas actuales.

18. Descubridor del primer fósil. Otto Jaekel describió el género y *E. lucifer* en 1919, a partir de cráneos de las calizas Kellwasser alemanas. Varias de sus especies llegaron desde otros géneros, como *Leiosteus* y *Paraleiosteus*, hoy sinónimos.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. El material tipo alemán —cráneos de Bad Wildungen y Bicken— se conserva en colecciones paleontológicas de Alemania; no hay esqueletos completos montados de este género.

20. Causa de su desaparición. Sus capas son las del evento Kellwasser (finales del Frasniano), una de las crisis de extinción del Devónico tardío: el género no se conoce más allá de ese horizonte.

21. Debate científico abierto. Denison ya advirtió en 1978 que las especies de *Erromenosteus* necesitan una revisión completa, porque muchas se describieron originalmente como ejemplares de otras especies; al menos una, *E. koeneni*, parece un nombre sin descripción válida (*nomen nudum*) y otra, *E. platycephalus*, nunca ha sido ilustrada.

22. Dato curioso. Su nombre de especie, *lucifer*, y su cabeza de bala lo convierten en uno de los placodermos con más personalidad de los arrecifes alemanes, pese a conocerse casi solo por cráneos sueltos.

EUSTHENODON

**Eusthenodon wangsjoi* Jarvik, 1952*

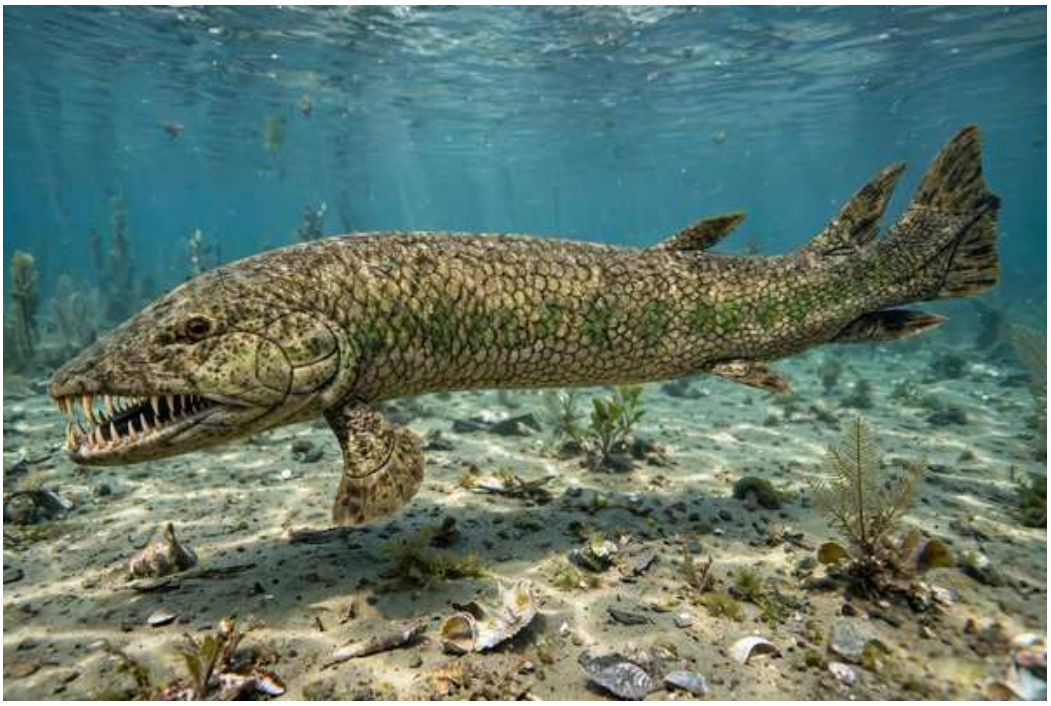


Ilustración: Eusthenodon en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL

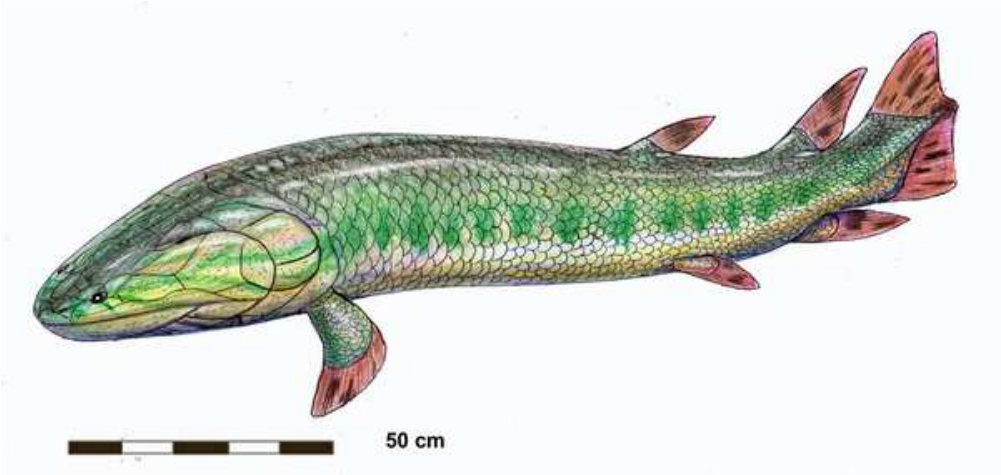


Foto real del fósil: [DiBgd, CC BY-SA 4.0, vía Wikimedia Commons].

1. Nombre y significado. *Eusthenodon* viene del griego y significa «diente fuerte». Erik Jarvik lo nombró en 1952 por la dentición poderosa de este gigante de aletas lobuladas.

2. Clasificación. Sarcopterigio tetrapodomorfo de la familia Tristichopteridae, el grupo de *Eusthenopteron*. Es uno de los tristichoptéridos más derivados, pariente cercano de *Cabonnichthys* y *Mandageria*.

3. Cuándo vivió. Vivió en el Devónico tardío, en el Fameniano tardío, hace unos 365 a 359 millones de años, en los últimos compases del período.

4. Dónde vivió. Es un género cosmopolita del «Old Red Sandstone»: se han recuperado restos en el este de Groenlandia, Australia, Rusia central, Pensilvania (Estados Unidos) y Bélgica. Pocos peces devónicos lograron una distribución tan amplia.

5. Tamaño y peso. Con unos 2,5 metros de longitud, era uno de los peces de aletas lobuladas más grandes de su familia y uno de los mayores peces óseos del Devónico. Su peso no se ha estimado de forma fiable.

6. Anatomía. Cuerpo largo y poderoso cubierto de grandes escamas cosmoides redondeadas, cabeza ancha con mandíbulas llenas de dientes grandes y colmillos, aletas lobuladas carnosas con el esqueleto interno típico de los tetrapodomorfos y las aletas dorsales retrasadas características de los tristichoptéridos gigantes.

7. Armas y defensas naturales. Sus armas eran su tamaño y su dentadura: colmillos capaces de sujetar presas grandes. Un adulto de 2,5 m apenas necesitaría defensas adicionales.

8. Sentidos. Ojos y línea lateral de depredador acuático; no hay estudios específicos sobre su agudeza visual o su oído interno.

9. Cómo se movía. Nadaba con potentes ondulaciones del cuerpo y el apoyo de sus aletas lobuladas, combinando velocidad de crucero y aceleraciones cortas para emboscar.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Era un depredador tope de su ecosistema: peces de aletas lobuladas menores, peces acorazados y cualquier animal acuático que cupiera en sus mandíbulas.

11. Comportamiento. Su expansión por medio mundo sugiere un animal móvil y adaptable, capaz de cruzar barreras que detenían a otros géneros: para los especialistas, su dispersión dependía más de su ecología y movilidad que de la geografía.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe.

13. Reproducción y crías. Lo que la ciencia aún no sabe: no se conocen huevos ni juveniles asignados con seguridad a este género.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe.

15. Depredadores, rivales y presas. En lo alto de la cadena alimentaria, un adulto apenas tendría depredadores; sus rivales serían otros grandes tristichoptéridos como *Hyneria*, y sus presas, el resto de la fauna acuática de los ríos y costas del Fameniano.

16. Adaptaciones. El tamaño gigante dentro de su familia, un cráneo derivado y una ecología depredadora generalista lo convirtieron en un colonizador global en un mundo de continentes aún separados por mares someros.

17. Evolución y parientes vivos. Los tristichoptéridos se extinguieron al final del Devónico; *Eusthenodon* muestra hasta dónde llegó esa familia antes del final. Sus parientes vivos lejanos son los tetrápodos y, dentro de los peces, los celacantos y peces pulmonados.

18. Descubridor del primer fósil. Erik Jarvik describió el género y la especie tipo en 1952, a partir de fósiles de la formación Britta Dal del este de Groenlandia (Gauss Halvø e Ymer Ø) recogidos por las expediciones danesas.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. La serie tipo de *E. wangsjoi*, con cráneos completos y articulados, se conserva en el Museo de Historia Natural de Dinamarca (Copenhague). En 2021 y 2023 se describieron especies nuevas de Pensilvania, *E. bourdoni* y *E. leganihanne*, que ampliaron su mapa americano.

20. Causa de su desaparición. Desapareció con la extinción del final del Devónico (evento Hangenberg), que cerró también la historia de todos los tristichoptéridos.

21. Debate científico abierto. Durante 45 años el nombre *Eusthenodon* se aplicó como una etiqueta amplia a casi cualquier tristichoptérido grande nuevo; los trabajos recientes están rediagnosticando el género y revisando qué restos del mundo le pertenecen de verdad. Ni siquiera la serie tipo ha tenido aún una descripción completa y moderna, tarea que los especialistas están abordando ahora.

22. Dato curioso. Es un pez groenlandés con familia en cuatro continentes: en el Fameniano, *Eusthenodon* ya era una marca global millones de años antes de que existieran los océanos actuales.

EUSTHENOPTERON

**Eusthenopteron foordi* Whiteaves, 1881*

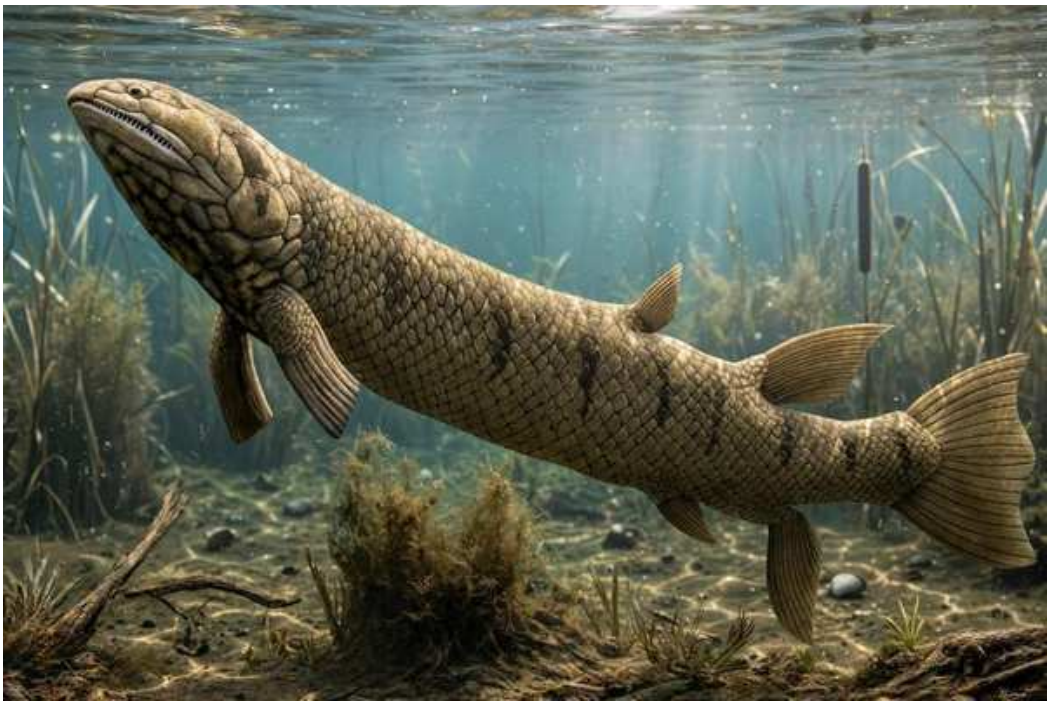


Ilustración: Eusthenopteron en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL

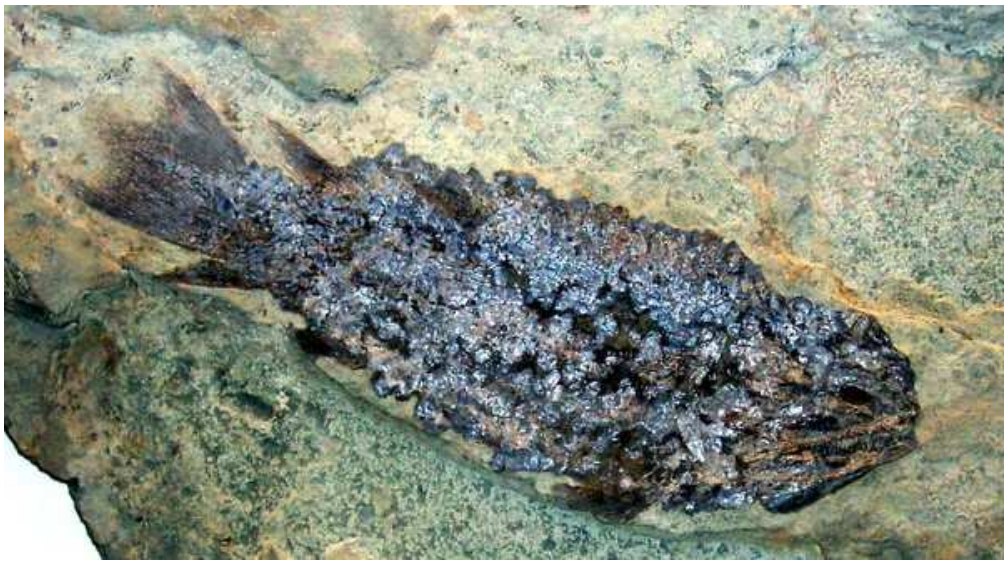


Foto real del fósil: [Ghedoghedo, CC BY-SA 3.0].

1. Nombre y significado. *Eusthenopteron* combina las raíces griegas de «bueno/fuerte» y «aleta». Es EL pez de aletas lobuladas icónico, el que aparece en todos los libros como pariente de los primeros tetrápodos; la especie tipo, *E. foordi*, honra al geólogo Arthur Humphreys Foord.

2. Clasificación. Sarcopterigio tetrapodomorfo de la familia Tristichopteridae. Comparte con los primeros tetrápodos el patrón de huesos del techo del cráneo, las narinas internas (coanas) y los dientes laberintodontos de esmalte plegado.

3. Cuándo vivió. Vivió en el Devónico tardío, sobre todo en el Frasniano, hace unos 385 a 375 millones de años; las especies del género abarcan desde el Givetiano tardío de Letonia hasta el Frasniano de Canadá, Escocia, Inglaterra y Rusia.

4. Dónde vivió. El yacimiento clásico es Miguasha, en la bahía de Scaumenac (Quebec, Canadá), un estuario de la formación Escuminac del que han salido unos 2.000 ejemplares. El género en conjunto se conoce de Europa y Norteamérica.

5. Tamaño y peso. *E. foordi* superaba 1,5 metros de longitud, y la especie mayor, *E. jenkinsi* (2018, de Nunavut), probablemente alcanzó 2,1 metros. Para el género se ha citado un peso en torno a 50 kg, como estimación general.

6. Anatomía. Su fama está en las aletas: la pectoral contiene un húmero, un cúbito y un radio —el plano del brazo humano—, y la pélvica, un fémur, una tibia y un peroné. Cráneo en dos partes articulado por una bisagra interna, dientes de esmalte plegado (laberintodontos) y cola de tres lóbulos. Además, guarda la evidencia fósil más antigua conocida de médula ósea, posible origen de la médula de los tetrápodos.

7. Armas y defensas naturales. Cabeza grande con mandíbulas poderosas y dientes puntiagudos para apresar peces; como defensa, el tamaño y sus gruesas escamas, reforzadas en la base de las aletas.

8. Sentidos. Además de ojos y línea lateral, sus narinas internas conectaban el olfato con la cavidad bucal, un sentido químico pensado para oler el agua que entraba por la nariz, como en los tetrápodos.

9. Cómo se movía. Era estrictamente acuático: nadaba con el cuerpo y la cola, usando las aletas lobuladas como remos y apoyos. Las viejas ilustraciones que lo mostraban arrastrándose fuera del agua han quedado descartadas por la ciencia actual.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Era un depredador de peces menores: hay incluso un estudio clásico que lo documenta cazando al acantodio *Homalacanthus* en la misma formación de Miguasha.

11. Comportamiento. La abundancia de Miguasha —miles de individuos de todos los tamaños— permite algo raro en peces fósiles: estudiar su crecimiento. Los juveniles eran versiones en miniatura del adulto, sin una fase larvaria con metamorfosis al estilo de muchos anfibios: desarrollo directo.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe: ninguna estructura conservada sugiere sonidos ni exhibiciones especiales.

13. Reproducción y crías. Se conocen ejemplares diminutos, el menor de apenas 29 mm, ya con las aletas cubiertas de radios como los adultos, lo que refuerza la idea de un desarrollo directo sin larva nadadora diferenciada. Los huevos en sí no se han encontrado.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe con cifras cerradas, aunque la enorme serie de Miguasha ha permitido estudiar su crecimiento óseo con un detalle excepcional para un pez devónico.

15. Depredadores, rivales y presas. Cazaba peces pequeños como los acantodios; compartía el estuario con *Elpistostege*, placodermos y otros lobe-finned, en una comunidad donde él era uno de los grandes depredadores.

16. Adaptaciones. Su esqueleto de aleta con el patrón «un hueso, dos huesos» es la plantilla sobre la que la evolución construiría brazos y piernas. Y su médula ósea fósil lo convierte en un

testigo del origen de la fábrica de células de todos los tetrápodos.

17. Evolución y parientes vivos. No es un ancestro directo, sino el primo mejor conocido de los primeros tetrápodos: Erik Jarvik dedicó décadas a su anatomía y lo convirtió en el modelo con el que se entiende a todo su grupo. Sus parientes vivos somos los tetrápodos.

18. Descubridor del primer fósil. Joseph Frederick Whiteaves lo describió en 1881, dentro de la gran colección de peces fósiles de Miguasha. Entre los años cuarenta y noventa del siglo XX, Erik Jarvik publicó los estudios detallados que lo hicieron famoso.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. Los ejemplares de Miguasha se exhiben en el Parque Nacional de Miguasha y en museos como el Royal Tyrrell (Canadá); con unos 2.000 especímenes recogidos, es uno de los peces fósiles mejor representados del mundo.

20. Causa de su desaparición. Los tristichoptéridos, incluido *Eusthenopteron*, desaparecieron al final del Devónico tardío, en las crisis que cerraron el período hace unos 359 millones de años.

21. Debate científico abierto. La frontera del género se sigue moviendo: la antigua especie *E. wenjukowi* fue separada como género propio, *Jarvikina*, en 1977, pero la descripción de *E. jenkinsi* en 2018 mostró que *Eusthenopteron* era más variable de lo creído y apoya devolverla al género; otra exespecie, *E. dalgleisiensis*, hoy es el género *Heddleichthys* †.

22. Dato curioso. Guarda dos récords en uno: es el pez icónico de la transición a tierra firme sin haber salido nunca del agua, y conserva la médula ósea fosilizada más antigua que se conoce.

FAVOSITES

**Favosites gothlandicus* Lamarck, 1816*



Ilustración: Favosites en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL



Foto real del fósil: [Wilson44691, dominio público].

1. Nombre y significado. *Favosites* viene del latín *favus*, «panal de abeja», y el sufijo griego *-ites*, «semejante a»: el «parecido a un panal». No es un apodo moderno, es su retrato exacto. Al partir o mirar de frente una colonia, cientos de tubos poligonales apretados unos contra otros dibujan el mismo hexágono perfecto que construyen las abejas. Su especie tipo, *Favosites gothlandicus*, lleva el nombre de Gotland, la isla sueca del Báltico de donde procedía parte del material clásico del género.

2. Clasificación. Reino Animalia; filo Cnidaria (el mismo de las medusas y los corales actuales);

clase Anthozoa; subclase u orden Tabulata; orden Favositida; familia Favositidae; género *Favosites* Lamarck, 1816. Los tabulados son un grupo de corales totalmente desaparecido: ningún coral vivo desciende directamente de ellos. Dentro del género se han descrito decenas de especies, entre ellas *F. goldfussi*, muy estudiada en el Devónico de Polonia y Alemania.

3. Cuándo vivió. El género apareció en el Ordovícico tardío, hace unos 460 millones de años, y sobrevivió hasta el Pérmico tardío, hace unos 273 millones de años: casi 190 millones de años de historia. En este Libro 5 importa su momento devónico, cuando era uno de los corales coloniales más comunes de los mares tropicales y un constructor habitual de los grandes arrecifes de la época, junto a los estromatoporoideos y los corales rugosos.

4. Dónde vivió. Distribución prácticamente mundial: sus fósiles aparecen en todos los continentes excepto la Antártida. Vivía en mares cálidos, someros y bien iluminados por el sol, sobre fondos de caliza y en complejos arrecifales. En el Devónico son célebres los yacimientos de Falls of the Ohio (entre Kentucky e Indiana, EE. UU.), las montañas de Santa Cruz en Polonia y la región del Eifel en Alemania.

5. Tamaño y peso. Era una colonia, no un animal único, así que el «tamaño» es el de la colonia completa (el coralum). Lo habitual eran montículos de pocos centímetros a varias decenas de centímetros de diámetro; las colonias grandes en forma de montículo podían superar el metro, con formas aplanadas, hemisféricas o irregulares. Cada tubo individual (coralito) medía apenas unos 2–3 mm de ancho: la colonia era un gigante construido por miles de piezas diminutas. El peso de una colonia viva concreta no se puede conocer a partir del fósil: lo que la ciencia aún no sabe con precisión.

6. Anatomía. La colonia estaba formada por coralitos prismáticos y poligonales, muy apretados y compartiendo paredes, que crecían radialmente desde la base. Por dentro, cada coralito estaba dividido por pisos horizontales llamados tábulas, la marca de fábrica de los corales tabulados. Las paredes entre coralitos vecinos estaban perforadas por poros murales, pequeños agujeros que conectaban a los pólipos entre sí. En la superficie, cada coralito se abría en un cáliz poco profundo donde vivía el pólipo, con septos cortos y poco desarrollados en comparación con los corales rugosos.

7. Armas y defensas naturales. Como cnidario, cada pólipo disponía de tentáculos con células urticantes, la defensa y herramienta de captura típica del grupo: en vida, la superficie de la colonia era un campo de diminutos tentáculos capaces de picar a quien intentara mordisquearla. Su otra defensa era colectiva y arquitectónica: un esqueleto masivo de calcita, duro como la roca, que hacía de la colonia un bloque casi imposible de romper para la mayoría de los animales de su entorno.

8. Sentidos. Un pólipo de coral carece de ojos, oídos y cerebro: percibe su mundo por contacto, por cambios de luz y por señales químicas disueltas en el agua, a través de una sencilla red nerviosa. Aplicado a *Favosites*, esto es una inferencia a partir de los corales actuales, porque el tejido blando casi nunca se conserva. Lo que la ciencia aún no sabe es el detalle fino de cómo respondía cada pólipo dentro de la colonia.

9. Cómo se movía. No se movía. *Favosites* era un organismo sésil colonial: nacía de una larva que se fijaba al fondo y pasaba toda su vida anclado en el mismo sitio, creciendo hacia arriba y hacia los lados. Su «movimiento» era el crecimiento mismo: cada generación de pólipos construía un piso nuevo sobre el anterior y la colonia avanzaba lentamente sobre el sustrato, milímetro a milímetro, durante años.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Se alimentaba de plancton microscópico y de partículas orgánicas en suspensión. Cada pólipo extendía sus tentáculos urticantes hacia la corriente, atrapaba presas diminutas —larvas y pequeños crustáceos, entre otros— y las llevaba a su boca. Los poros murales permitían además compartir nutrientes entre pólipos vecinos, de modo que la colonia funcionaba como una red alimentaria común: lo que capturaba un rincón podía aprovecharlo otro.

11. Comportamiento. El comportamiento de una colonia de *Favosites* era el de una ciudad que nunca duerme del todo: de día y de noche, según la corriente, los pólipos se abrían para alimentarse y se retraían dentro de sus cálices ante cualquier molestia. Estudios en colonias devónicas polacas han documentado incluso formas de crecimiento que se adaptaban al sustrato y casos de colonias que rodaban sobre el fondo (coralitos rodantes o «coralliths»), arrastradas por el oleaje sin dejar de crecer.

12. Comunicación. Sin cerebro ni órganos de los sentidos, su «comunicación» era química y física: la conexión directa entre pólipos a través de los poros murales permitía compartir alimento y, muy probablemente, coordinar respuestas sencillas como retraerse en cadena cuando una zona de la colonia era molestada. Es una inferencia razonable a partir de los corales coloniales vivos; el registro fósil no conserva esa conducta en acción.

13. Reproducción y crías. Los corales tabulados se reproducían de dos maneras: sexualmente, liberando gametos al agua de los que nacía una larva nadadora (plánula) que, al fijarse al fondo, fundaba una colonia nueva; y asexualmente, por gemación, haciendo crecer pólipos nuevos dentro de la misma colonia. El detalle concreto de *Favosites* no se ha observado en el fósil: se reconstruye a partir de sus parientes corales actuales y de cómo crece su esqueleto.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe con exactitud. Las tábulas y las bandas de crecimiento del esqueleto permiten sospechar vidas largas para las colonias grandes —años o décadas de crecimiento continuo—, pero no existe una cifra verificada para el género, porque cada «individuo» es en realidad una población de pólipos que se renueva sobre el mismo esqueleto.

15. Depredadores, rivales y presas. Sus presas eran el plancton y los animalillos que la corriente acercaba a sus tentáculos. Sus rivales eran el espacio y la luz: competía con otros corales, estromatoporoideos, briozoos y algas por cada centímetro de fondo duro en el arrecife. Como enemigos documentados en el fósil destacan los organismos perforantes y parásitos: en *Favosites goldfussi* del Devónico de Polonia se han encontrado las galerías del parásito *Chaetosalpinx* viviendo dentro de la colonia, y diversas esponjas y gusanos perforaban su esqueleto.

16. Adaptaciones. Su gran invento fue la colonia integrada: tubos poligonales que comparten paredes (máximo aprovechamiento del espacio y de la calcita), poros murales que conectan a los pólipos (una red de reparto de nutrientes) y tábulas que reforzaban cada tubo y permitían al pólipo «subir de piso» a medida que el sedimento y el propio esqueleto crecían bajo él. Esa combinación explica por qué el género duró casi 190 millones de años.

17. Evolución y parientes vivos. *Favosites* pertenece a los tabulados, una de las grandes radiaciones de corales del Paleozoico. No tiene descendientes vivos directos: los corales pétreos actuales (escleractinios) pertenecen a otra rama de los antozoos. Sus parientes vivos más cercanos en sentido amplio son los corales y anémonas modernos, con los que comparte el plan corporal básico del pólipo con tentáculos urticantes.

18. Descubridor del primer fósil. El género fue descrito formalmente por Jean-Baptiste Lamarck en 1816, el gran naturalista francés, a partir de material que incluía ejemplares de Gotland (Suecia), de ahí el nombre de la especie tipo, *F. gothlandicus*. Los fósiles de corales «panal» se conocían y coleccionaban desde antes, pero fue Lamarck quien les dio nombre científico y lugar en la clasificación.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. Las colonias devónicas de Falls of the Ohio (EE. UU.), uno de los bancos de corales fósiles más famosos del mundo, incluyen abundante *Favosites* visible en el propio parque estatal. Un ejemplar de *Favosites goldfussi* se exhibe en el Museo de Historia Natural de Wiesbaden (Alemania), y las colecciones de las montañas de Santa Cruz (Polonia) guardan el material con el que se estudió al género tras la crisis del Devónico tardío. Además es un clásico de las colecciones docentes de paleontología en medio mundo.

20. Causa de su desaparición. El género sobrevivió a la crisis del Devónico tardío (los eventos Kellwasser y Hangenberg), aunque los tabulados quedaron muy tocados y los grandes arrecifes colapsaron; incluso hay faunas de *Favosites* documentadas justo después de la crisis frasniense-fameniense en Polonia. *Favosites* continuó durante el Carbonífero y el Pérmico con menor protagonismo, y desapareció definitivamente en el Pérmico tardío, en el colapso general de los ecosistemas marinos de finales de ese periodo.

21. Debate científico abierto. El debate principal es taxonómico y práctico: se han descrito tantísimas especies de *Favosites* —muchas sobre diferencias mínimas del esqueleto— que los especialistas discuten cuántas son reales y cuántas son simples variaciones de crecimiento de una misma especie según el ambiente. Estudios recientes con láminas delgadas han mostrado que una misma especie, como *F. goldfussi*, cambiaba mucho la forma de su colonia y su estructura interna según las condiciones, lo que obliga a revisar listas enteras de especies antiguas.

22. Dato curioso. El «panal» de *Favosites* es tan perfecto que sus colonias pulidas se venden y coleccionan como piedra ornamental: en la región de los Grandes Lagos de Norteamérica, los favosítidos silicificados conocidos como «piedras Charlevoix» se buscan en las playas como se buscan las ágatas. Un coral de hace 400 millones de años convertido, sin proponérselo, en joya de bolsillo.

FENESTELLA

**Fenestella* Lonsdale, 1839*



Ilustración: Fenestella en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL



Foto real del fósil: [Dwergenpaartje, CC BY-SA 3.0].

1. Nombre y significado. *Fenestella* es el diminutivo latino de *fenestra*, «ventana»: la «ventanita». El nombre describe su esqueleto a la perfección, porque la colonia es una red caliza llena de aberturas rectangulares que parecen las ventanas de una celosía. En el lenguaje de los especialistas esas aberturas se llaman, precisamente, fenestrulas. Pocas veces un nombre científico ha sido tan literal: míralo al trasluz y verás una cortina de encaje llena de ventanitas.

2. Clasificación. Reino Animalia; filo Bryozoa (los «animales musgo»); clase Stenolaemata; orden Fenestrida (también citado como Fenestrata); familia Fenestellidae; género *Fenestella* Lonsdale,

1839. Su especie tipo se cita como *Fenestella antiqua* d'Orbigny, 1852. Ojo con su historia nomenclatural: el nombre se reemplazó en 1935 por *Fenestrellina* por considerarse homónimo de un bivalvo, y fue restituido oficialmente en 1962; la grafía *Fenestrella* quedó rechazada. † La adscripción exacta de muchas especies antiguas sigue en revisión (véase la sección 21).

3. Cuándo vivió. *Fenestella* se conoce desde el Ordovícico medio hasta el Triásico superior temprano (Carniense): un recorrido de más de 200 millones de años. En el Devónico ya era un briozoo frecuente de los mares de plataforma, pero su máxima diversidad llegó después, en el Carbonífero, cuando sus redes cubrían amplias zonas de los fondos marinos. Para el Libro 5 importa esa etapa devónica, en la que convivía con los arrecifes de corales y estromatoporoideos.

4. Dónde vivió. Sus especies se han descrito en sedimentos marinos de todo el mundo. Vivía sobre fondos marinos de aguas relativamente tranquilas y con corriente suficiente para alimentarse, fijado a sustratos duros. El ejemplar de la foto real de esta ficha procede de Couvin (Bélgica), localidad clásica del Devónico de las Ardenas; también son célebres sus faunas del Carbonífero de las islas británicas y de Norteamérica.

5. Tamaño y peso. La colonia completa crecía en forma de abanico o de cono de encaje, y lo que suele fosilizar son fragmentos de milímetros a pocos centímetros: el ejemplar fotografiado en esta ficha y otros clásicos de Couvin rondan 1–2 cm de ancho conservado. Las colonias completas de fenestélidos podían alcanzar varias decenas de centímetros de altura, pero el tamaño máximo seguro y el peso de *Fenestella* en vida son datos que el registro, hecho de fragmentos frágiles, no permite cerrar: en parte, lo que la ciencia aún no sabe.

6. Anatomía. La colonia (zoario) estaba formada por ramas rígidas de calcita que se dividían de vez en cuando en dos (bifurcación), unidas por travesaños más estrechos llamados disepimentos. Entre rama y travesaño quedaban las fenestrulas, aberturas aproximadamente rectangulares. A cada lado de una fenestrula vivían entre dos y ocho individuos (zooides), alineados en dos filas de aberturas con borde a lo largo de cada rama; en ejemplares muy bien conservados esas aberturas aparecen cerradas por tapitas perforadas en el centro. La cara frontal de las ramas podía llevar una fila de pequeños nudos en el centro.

7. Armas y defensas naturales. Un briozoo no tiene armas en sentido propio: su defensa era el propio esqueleto de calcita que encerraba a cada zooide en una camarita dura, dejando fuera solo la corona de tentáculos, que podía retraerse al interior ante una molestia. La colonia en red, rígida pero ligera, también era difícil de «morder» con provecho: escaso alimento por bocado y mucha caliza.

8. Sentidos. Cada zooide percibía el mundo a escala microscópica: contacto, vibraciones y sustancias disueltas, a través de su corona de tentáculos y del sistema nervioso sencillo de los briozoos, sin ojos ni órganos sensoriales complejos. Para *Fenestella* esto es una inferencia desde los briozoos vivos emparentados, porque el fósil solo guarda el esqueleto.

9. Cómo se movía. No se movía: era un organismo sésil colonial. La colonia empezaba cuando una larva nadadora se fijaba a un sustrato duro y se transformaba en el primer zooide (la ancéstrula); a partir de ahí, la colonia «se movía» solo creciendo, añadiendo ramas que se bifurcaban para rellenar el abanico a medida que ensanchaba. El agua, en cambio, sí se movía a través de ella: esa es la clave de su diseño.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Era suspensívoro: se alimentaba de fitoplancton y partículas orgánicas en suspensión. Cada zooide desplegaba su lofóforo, una corona de

tentáculos ciliados, y generaba una microcorriente que atrapaba las partículas y las dirigía a la boca. La forma de red no es decorativa: los estudios de morfología teórica han mostrado que el tamaño de los lofóforos y la distancia entre zooides están ajustados para filtrar el agua que atraviesa las fenestrulas con la máxima eficiencia y sin que unos zooides robaran la corriente de otros.

11. Comportamiento. El comportamiento colonial de *Fenestella* era el de una red de pesca viva y permanente: miles de coronas de tentáculos trabajando a la vez sobre un abanico orientado a la corriente. Al crecer, la colonia mantenía constante la distancia entre aberturas, de modo que todos los zooides conservaban lofóforos del mismo tamaño durante toda la vida de la colonia: una igualdad de diseño que los especialistas han medido directamente en los fósiles.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe en detalle. Los briozoos coloniales poseen conexiones entre zooides y una coordinación básica de la colonia —los zooides de *Fenestella* nacían por gemación dentro de una estructura colonial común—, pero no hay evidencia fósil directa de cómo se coordinaban los individuos de esta especie, y cualquier afirmación más concreta sería inventarla.

13. Reproducción y crías. Como los demás briozoos, combinaba la reproducción sexual —con larvas nadadoras de vida libre que fundaban colonias nuevas al fijarse al fondo— con la asexual por gemación, que es la que construye la colonia: cada zooide nuevo brotaba del anterior. El primer zooide de cada colonia, la ancéstrula, queda a veces conservado en la base, y a partir de él se puede reconstruir, zooide a zooide, cómo se montaba el abanico.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe. No existen marcas de crecimiento en *Fenestella* que permitan contar años como en algunos corales; una colonia podía vivir mientras el crecimiento por gemación compensara las partes dañadas, pero ninguna cifra verificada puede darse para el género.

15. Depredadores, rivales y presas. Sus «presas» eran el plancton y las partículas que filtraba del agua. Sus rivales eran otros suspensívoros sésiles —braquiópodos, otros briozoos, corales y esponjas— que competían por el mismo espacio en el fondo y por la misma corriente cargada de alimento. Sobre sus depredadores concretos hay poca evidencia directa: pequeños animales que pastan sobre briozoos existen hoy y debieron de existir entonces, pero el fósil rara vez guarda esa escena.

16. Adaptaciones. Su adaptación estrella es la fenestrula: una red con agujeros calibrados convierte a la colonia en un filtro que el agua atraviesa en vez de bordear, multiplicando el alimento disponible por zooide. La bifurcación periódica de las ramas mantiene la red regular al crecer, los disepimentos la refuerzan sin añadir apenas peso, y el esqueleto compartido protege a todos con una sola inversión en calcita.

17. Evolución y parientes vivos. *Fenestella* pertenece a los fenestrados, el gran grupo de briozoos en red del Paleozoico y principios del Mesozoico, hoy desaparecido por completo. Los briozoos, sin embargo, siguen muy vivos: miles de especies actuales forman colonias incrustantes o en red fina con el mismo plan corporal de zooides con lofóforo, aunque pertenecen a otros órdenes. *Fenestella* es, en ese sentido, el antepasado ecológico —no el ancestro directo— de los «encajes de mar» modernos.

18. Descubridor del primer fósil. El género fue erigido por William Lonsdale en 1839, en el marco de la obra de Roderick Murchison sobre el sistema silúrico, a partir de material británico.

Lonsdale era uno de los mejores paleontólogos de invertebrados de su época, y *Fenestella* nació, como tantos géneros clásicos, en los primeros años en que la paleontología aprendía a ordenar el registro fósil por capas.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. Los ejemplares de Couvin (Bélgica), como el de la foto real de esta ficha, son la referencia visual clásica del género en el Devónico. Las colecciones del Museo de Historia Natural de Londres guardan series históricas de fenestélidos británicos, y las faunas de Halkyn (Gales) o del valle del Misisipi (EE. UU.) muestran sus redes en pizarras oscuras, donde el esqueleto blanco destaca como un encaje bordado sobre la roca.

20. Causa de su desaparición. El género, en sentido amplio, sobrevivió al Devónico y brilló en el Carbonífero, pero fue decayendo después; sus últimos registros llegan al Triásico superior temprano. No hubo un único golpe: los fenestrados en general perdieron la partida frente a los cambios de los mares del Pérmico y el Triásico y frente a la competencia de otros suspensívoros, y *Fenestella* dejó de existir dentro de ese declive largo del grupo.

21. Debate científico abierto. El gran debate es qué es *Fenestella* exactamente. Como se creó muy pronto en la historia de la paleontología, llegaron a asignársele casi 800 especies de todo el mundo, y los especialistas consideran esa cifra insostenible: muchas han ido pasando a otros géneros de fenestélidos (*Protoretepora*, *Fenestrellina*, *Archimedes* y otros). El problema práctico es que la asignación segura exige ver la estructura interna de las ramas en lámina delgada: dos redes idénticas por fuera pueden pertenecer a géneros distintos por dentro, por lo que buena parte del material antiguo sigue citado como *Fenestella* en sentido amplio (*sensu lato*). †

22. Dato curioso. *Fenestella* estuvo a punto de perder su nombre por un tecnicismo: durante casi tres décadas (1935–1962) la literatura tuvo que llamarlo *Fenestrellina*, porque el nombre ya se había usado para un bivalvo. En 1962 la nomenclatura oficial devolvió *Fenestella* a los briozoos, y así el «encaje de mar» recuperó su nombre de ventanita.

FLEURANTIA

**Fleurantia denticulata* Graham-Smith & Westoll, 1937*



Ilustración: Fleurantia en vida (reconstrucción).

1. Nombre y significado. El nombre específico, *denticulata*, significa «la de los dientecillos», y señala su rasgo más raro: en lugar de las grandes placas dentales trituradoras típicas de muchos peces pulmonados, *Fleurantia* llevaba una dentición de pequeños dentículos puntiagudos. El nombre del género, *Fleurantia*, fue creado por sus descriptores en 1937 sin que la etimología haya quedado tan clara en la literatura divulgativa como la del epíteto; lo que todo el mundo recuerda de este pez es su cabeza larga y sus dientecillos.

2. Clasificación. Reino Animalia; filo Chordata; clase Sarcopterygii (peces de aletas lobuladas); orden Dipnoi (peces pulmonados); familia Fleurantiidae, creada para este género; género *Fleurantia* Graham-Smith & Westoll, 1937, con una sola especie conocida, *F. denticulata*. Pertenece al grupo informal de los dipnoos de cabeza alargada del Devónico medio y tardío, formas como *Griphognathus*, *Rhynchodipterus* o *Soederberghia*, que alargaron el cráneo por caminos evolutivos distintos.

3. Cuándo vivió. Vivió en el Devónico tardío, en el Frasniense medio, hace unos 375 millones de años. Toda su historia conocida cabe en un solo piso geológico y, en la práctica, en una sola formación: es un pez de un momento muy concreto de la «era de los peces», contemporáneo del célebre *Eusthenopteron* y de los primeros pasos de los vertebrados hacia la tierra firme.

4. Dónde vivió. Se conoce por varios ejemplares parcialmente articulados de la Formación Escuminac, en la bahía de Scaumenac (Miguasha, Quebec, Canadá), hoy parque nacional y Patrimonio Mundial de la UNESCO por ser el yacimiento que mejor representa al Devónico. La Escuminac se depositó en un ambiente de estuario, de aguas salobres y tranquilas. Restos posibles del género se han citado también en la localidad devónica de Red Hill, en Nevada (EE. UU.), aunque esa atribución se mantiene como potencial, no segura. †

5. Tamaño y peso. Se conoce solo por ejemplares parcialmente articulados, y en las fuentes consultadas no se localizó una longitud total verificada y consensuada para la especie. Era, por

su cráneo y su plan corporal, un pez pulmonado de tamaño medio dentro de su comunidad, pero asignarle una cifra concreta de centímetros o de peso sería inventarla: en esa precisión, lo que la ciencia aún no sabe.

6. Anatomía. Su rasgo definitorio es el cráneo alargado: un pez pulmonado de «cabeza larga», con el hocico estirado y las suturas craneales transversales profundamente entrelazadas. La dentición era denticulada —dentículos pequeños y puntiagudos en paladar y mandíbulas— y las vértebras presentaban centros en forma de disco, rasgos que la separan de otros dipnoos. En el cuerpo destaca el patrón de aletas: primera aleta dorsal corta, segunda aleta dorsal muy grande y de base larga, aleta anal corta y cola heterocerca, con el lóbulo superior más desarrollado. Las aletas pares eran lobuladas y carnosas, como corresponde a un sarcopterigio.

7. Armas y defensas naturales. Su dentadura de dentículos era su herramienta y su arma: una batería de púas pequeñas para sujetar presas escurridizas en lugar de triturar conchas. Como defensa, contaba con lo que cualquier pez de su tamaño: escamas óseas gruesas sobre el cuerpo, la huida rápida con un coletazo de su cola heterocerca y, según se interpreta de los pulmonados en general, la posibilidad de respirar aire, útil en aguas pobres en oxígeno donde otros peces lo pasaban peor.

8. Sentidos. Como pez, disponía de ojos laterales, olfato en las fosas nasales y línea lateral para percibir vibraciones y movimientos del agua. Estudios recientes del molde interno del cráneo (endocasto) de los dipnoos devónicos, *Fleurantia* incluido en los análisis comparativos de formas de cráneo alargado, muestran que el cerebro de estos peces ya seguía el plan básico del grupo. El detalle de su agudeza visual u olfativa concreta es, con el material disponible, lo que la ciencia aún no sabe.

9. Cómo se movía. Nadaba como un pez de cuerpo flexible: ondulación del tronco y empuje principal de la cola heterocerca, con las aletas lobuladas pares actuando como timones y remos de precisión cerca del fondo. Su segunda aleta dorsal, enorme y de base larga, funcionaba como una quilla estabilizadora durante la natación lenta, el modo de desplazamiento más probable para un cazador de estuario que se mueve entre bancos de peces pequeños e invertebrados.

10. Dieta y cómo conseguía comida. La dentición denticulada sugiere una dieta de presas blandas o escurridizas —peces pequeños, larvas e invertebrados— atrapadas con un mordisco rápido del hocico largo, en vez de la trituración de moluscos duros propia de parientes suyos como *Dipterus*. Es una lectura funcional de su anatomía: el registro directo de su alimentación (contenidos estomacales o coprolitos atribuibles con seguridad) no se conoce.

11. Comportamiento. Se le reconstruye como un pez solitario o poco gregario del estuario de Escuminac, compartiendo aguas con una comunidad excepcional: los placodermos *Bothriolepis* y *Plourdosteus*, el dipnoo *Scaumenacia*, el sarcopterigio *Eusthenopteron* y el elpistostegio *Elpistostege*. En ese ecosistema era un consumidor de nivel medio: cazador de presas pequeñas y, a su vez, pieza del menú de peces mayores; restos de dipnoos tipo fleurantíido han aparecido incluso dentro de coprolitos de grandes sarcopterigios devónicos de otros yacimientos.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe. Ningún pez del Devónico conserva evidencia directa de comunicación, y en *Fleurantia* no hay estructuras especiales —órganos eléctricos, colores fosilizables o aparatos sonoros— que permitan afirmar nada concreto. Como en cualquier pez, la postura, el movimiento y las señales químicas debieron de bastar, pero eso es inferencia general, no un dato del género.

13. Reproducción y crías. Lo que la ciencia aún no sabe en su detalle. No se conocen huevos, nidos ni juveniles atribuidos a *Fleurantia*. Por su parentesco con los pulmonados actuales —que ponen huevos en el agua, a veces con cuidado parental según la especie—, lo verosímil es una puesta acuática en el propio estuario, pero se declara como inferencia: el fósil no lo ha demostrado.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe. No se han publicado conteos de anillos de crecimiento ni estudios de edad para esta especie, conocida por un puñado de ejemplares parciales; cualquier cifra de años sería una invención.

15. Depredadores, rivales y presas. Presas probables: peces pequeños e invertebrados del estuario, a juzgar por su dentición. Rivales: los demás dipnoos y sarcopterigios de Miguasha que explotaban recursos parecidos, empezando por el abundante *Scaumenacia curta*. Depredadores: los peces mayores de la misma comunidad, como los grandes sarcopterigios del tipo de *Eusthenopteron* y *Holoptychius*; la evidencia de coprolitos devónicos con restos de dipnoos fleurantíidos confirma que estos peces formaban parte de la dieta de depredadores mayores en ecosistemas equivalentes.

16. Adaptaciones. Tres adaptaciones cuentan su historia: el cráneo alargado, que convierte la cabeza en una pinza rápida para capturar presas en aguas turbias; la dentición denticulada, que renuncia a triturar y apuesta por sujetar; y la segunda aleta dorsal gigante, una vela estabilizadora para maniobrar despacio y con precisión. A eso se suma la herencia de todo pulmonado: pulmones funcionales además de branquias, un seguro de vida en un estuario donde el oxígeno podía fallar.

17. Evolución y parientes vivos. *Fleurantia* es un dipnoo, y los dipnoos son el grupo vivo más cercano a los tetrápodos: sus parientes actuales son los peces pulmonados de Australia (*Neoceratodus*), Sudamérica (*Lepidosiren*) y África (*Protopterus*). La familia Fleurantiidae, en cambio, no dejó descendientes: fue una rama devónica especializada en cabezas largas que desapareció con su época, mientras la línea general de los pulmonados continuaba hasta hoy.

18. Descubridor del primer fósil. La especie fue descrita en 1937 por W. Graham-Smith y T. Stanley Westoll, en un trabajo titulado «Sobre un nuevo pez dipnoo de cabeza larga del Devónico superior de la bahía de Scaumenac, Canadá», publicado en las Transactions of the Royal Society of Edinburgh. El yacimiento de Miguasha era conocido por la ciencia desde el siglo XIX —el geólogo Abraham Gesner recogió allí los primeros fósiles en 1842—, pero *Fleurantia* esperó casi un siglo a que alguien reconociera sus restos como un género nuevo.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. El material tipo procede de la Formación Escuminac y se conserva en colecciones canadienses vinculadas al yacimiento de Miguasha; un ejemplar con estatus de paralectotipo está digitalizado y es consultable en la plataforma Google Arts & Culture, con su ficha completa de localidad (bahía de Scaumenac, Quebec). El propio Parque Nacional de Miguasha, Patrimonio Mundial, expone la fauna de la Escuminac —incluidos sus peces pulmonados— en su museo del sitio.

20. Causa de su desaparición. *Fleurantia* solo se conoce del Frasniense medio, en la antesala de la gran crisis del Devónico tardío: el evento Kellwasser (en el límite Frasniense–Fameniense) golpeó duramente a las comunidades marinas y de estuario de todo el planeta, y los dipnoos de cabeza larga fueron uno de los experimentos evolutivos que no cruzaron esa frontera. No existe una prueba directa y específica para este género —su registro sencillamente se detiene—, pero el contexto temporal y ecológico apunta a esa crisis.

21. Debate científico abierto. El debate es de familia: la validez y composición de la familia Fleurantiidae está en discusión. Análisis filogenéticos recientes señalan que *Fleurantia* podría estar más cerca de otros dipnoos (como *Andreyevichthys*, hoy colocado en los rinodiptéridos) de lo que sugiere la familia construida a su alrededor, y que las familias clásicas de dipnoos devónicos —Fleurantiidae y Phaneropleuridae— funcionan más como agrupaciones prácticas por parecido que como ramas reales del árbol evolutivo. La posible presencia del género en Red Hill (Nevada), lejos de su yacimiento tipo, también permanece sin confirmar. †

22. Dato curioso. *Fleurantia* vivió puerta con puerta con la historia más famosa del Devónico: en la misma Formación Escuminac, en las mismas capas, yacen *Eusthenopteron* y *Elpistostege*, el «pez con muñeca» pariente cercano de los primeros tetrápodos. Mientras en ese estuario se preparaba la conquista de la tierra firme, este pulmonado de cabeza larga nadaba a pocos metros, como un primo discreto del acontecimiento.

FOORDIA

**Foordia* †*



Ilustración: Foordia en vida (reconstrucción).

1. Nombre y significado. *Foordia* es un nombre de género de planta fósil del Devónico cuyo origen y autoría no pudieron verificarse en las fuentes abiertas consultadas en esta pasada: lo que la ciencia —y esta ficha— aún no sabe de forma segura es a quién honra el nombre ni en qué publicación se erigió formalmente. Se mantiene en el catálogo del Libro 5 como progimnosperma devónica, con la duda declarada (véanse las secciones 2 y 21). †

2. Clasificación. Según el catálogo maestro del Libro 5, *Foordia* es una planta progimnosperma del Devónico, tratada como sinónimo parcial de *Archaeopteris* «en parte»: es decir, al menos parte del material históricamente asignado a *Foordia* correspondería en realidad a la gran progimnosperma *Archaeopteris* Dawson, 1871 (clase Progymnospermopsida, orden Archaeopteridales, familia Archaeopteridaceae). Esa condición de género de forma o sinónimo parcial —un nombre aplicado a fragmentos de una planta mayor, no a una planta completa y autónoma— es el dato clasificatorio central de esta ficha, y se declara con honestidad: su estatus independiente está en duda. †

3. Cuándo vivió. Devónico, en el contexto de las progimnospermas leñosas que levantaron los primeros bosques verdaderos del planeta entre el Devónico medio y el tardío (aproximadamente entre hace 390 y 360 millones de años). Una datación más fina y específica para *Foordia* no pudo verificarse en esta pasada.

4. Dónde vivió. Lo que la ciencia aún no sabe con localidades concretas verificadas para este nombre. Si el material de *Foordia* forma parte del complejo de *Archaeopteris*, su escenario sería el de esa planta: llanuras de inundación, márgenes de ríos y zonas costeras de casi todo el mundo devónico, el hábitat de los primeros bosques. Se declara como contexto del complejo, no como registro propio confirmado.

5. Tamaño y peso. Lo que la ciencia aún no sabe para *Foordia* como entidad propia. A título de contexto del complejo al que se le asocia, *Archaeopteris* fue un árbol de verdad: troncos de más

de un metro de diámetro y alturas estimadas de hasta unos 30 metros, con madera verdadera (la forma fósil *Callixylon*). Atribuir esas cifras directamente a *Foordia* sería incorrecto sin la revisión taxonómica pendiente. †

6. Anatomía. Como género de forma progimnospermo, lo que se fosiliza y se nombra son partes: follaje de tipo helecho y restos leñosos, no la planta entera conectada. En el modelo de *Archaeopteris* —el referente del complejo—, la planta combinaba un tronco de madera parecida a la de las coníferas con frondas grandes de aspecto de helecho, algunas de cuyas hojas modificadas portaban los esporangios. La anatomía específica y diagnóstica de *Foordia*, separada de la de *Archaeopteris*, es precisamente lo que no está establecido. †

7. Armas y defensas naturales. Una planta no tiene armas; sus defensas eran estructurales y químicas en el sentido general de las plantas leñosas devónicas: corteza protectora, madera dura y crecimiento rápido por encima de la competencia. Nada de eso se ha documentado específicamente en material de *Foordia*: en su detalle, lo que la ciencia aún no sabe.

8. Sentidos. Las plantas no tienen sentidos animales ni sistema nervioso. Su «percepción» es fisiológica: respuesta a la luz, a la gravedad y a la humedad, que orientaba el crecimiento de brotes y raíces. En *Foordia*, como en toda planta fósil, ese comportamiento solo puede inferirse del grupo al que pertenece, nunca observarse.

9. Cómo se movía. No se movía: era una planta sésil, arraigada por sus raíces. Su única «dispersión» era la de sus esporas, transportadas por el viento y el agua, capaces de fundar plantas nuevas lejos de la planta madre.

10. Dieta y cómo conseguía comida. No comía: fabricaba su alimento por fotosíntesis, con la luz del sol, el agua que absorbían sus raíces y el dióxido de carbono del aire devónico. Sus frondas de tipo helecho eran su superficie de captación de luz, y su madera verdadera le permitía elevarlas muy por encima de las plantas bajas competidoras: la estrategia ganadora de los primeros bosques.

11. Comportamiento. El «comportamiento» de una planta es su crecimiento: competir por la luz elevando el tronco, desplegar frondas en abanico y colonizar con esporas las orillas despejadas tras cada crecida del río. Para el complejo de *Archaeopteris* se ha propuesto además que la caída anual o periódica de sus frondas alimentó los primeros suelos forestales ricos en materia orgánica, cambiando los ríos y los ecosistemas de su tiempo.

12. Comunicación. Las plantas actuales intercambian señales químicas entre individuos, pero proyectar ese comportamiento a una progimnosperma devónica sería especulación sin base fósil. Lo que la ciencia aún no sabe —y en este caso probablemente no podrá saber nunca desde el registro disponible— es cualquier detalle de señalización entre individuos de este grupo.

13. Reproducción y crías. Las progimnospermas se reproducían por esporas, no por semillas: su madera era moderna, pero su reproducción era todavía la de un helecho. En *Archaeopteris* algunas especies eran heterosporas —producían esporas de dos tamaños—, un paso evolutivo en dirección a la semilla. Los esporangios nacían sobre frondas fértiles especiales. Ese marco general es el aplicable al material del complejo de *Foordia*, sin datos reproductivos propios verificados.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe para *Foordia*. Como contexto, los grandes *Archaeopteris* eran plantas perennes y longevas, los primeros «árboles» capaces de vivir muchos

años añadiendo madera temporada tras temporada; los anillos y la anatomía de su madera (*Callixylon*) lo atestiguan para el complejo, no para este nombre en concreto.

15. Depredadores, rivales y presas. Sin presas: una planta está en la base de la red alimentaria. Sus rivales eran las demás plantas de los primeros bosques —licopodios arborescentes, cladoxilopsidas como las de Gilboa y otros helechos primitivos— en la carrera por la luz. Sus «depredadores» eran los primeros animales herbívoros terrestres y acuáticos —artrópodos en su mayoría— que empezaban a explotar el nuevo recurso verde que los bosques ofrecían; hay evidencias generales de herbivoría en plantas devónicas, pero ninguna atribuida a *Foordia* en concreto.

16. Adaptaciones. Las adaptaciones del grupo al que se asocia son las que cambiaron el planeta: cámbium bifacial capaz de producir madera verdadera hacia dentro y floema hacia fuera (troncos gruesos y altos), raíces profundas que estabilizaban las orillas y meteorizaban la roca, y frondas anchas para captar luz. Si *Foordia* es parte del complejo de *Archaeopteris*, participó de ese paquete; su contribución propia y diferenciable es, de nuevo, lo que la ciencia aún no sabe. †

17. Evolución y parientes vivos. Las progimnospermas se interpretan como parientes cercanos del linaje que daría lugar a las gimnospermas (coníferas, cícadas y demás plantas con semilla): tenían la madera de una gimnosperma y la reproducción por esporas de un helecho, una combinación que hoy no existe en ningún ser vivo. Los parientes vivos más cercanos del complejo son, en sentido amplio, las gimnospermas actuales, con las coníferas a la cabeza por parecido de su madera.

18. Descubridor del primer fósil. Lo que la ciencia aún no sabe en esta pasada: ni el autor ni el año ni el recolector del material original de *Foordia* pudieron verificarse en Wikipedia ni en la literatura abierta consultada, a pesar de la búsqueda específica. Esta ficha se escribe con esa laguna declarada, a la espera de localizar la descripción original (previsiblemente en la literatura paleobotánica clásica del Devónico) en una revisión futura. †

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. Lo que la ciencia aún no sabe: no se localizó ningún ejemplar célebre ni exposición concreta atribuible con seguridad a *Foordia*. Como referencia del complejo, los troncos y frondas de *Archaeopteris* sí se exhiben en grandes museos de historia natural de todo el mundo, pero citarlos como «de *Foordia*» sería falso, así que esta sección queda honestamente en blanco hasta resolver la sinonimia.

20. Causa de su desaparición. Como nombre, *Foordia* desaparece por taxonomía (absorbido en parte por *Archaeopteris*) más que por biología. Como planta del complejo progimnospermo, su final coincide con el de *Archaeopteris*: el linaje se desvaneció en torno al límite Devónico–Carbonífero, en la crisis de finales del Devónico (evento Hangenberg) que desmontó los primeros bosques del planeta; algunos autores han propuesto incluso que la expansión de esos mismos bosques, al alterar suelos, ríos y clima, contribuyó a las condiciones de la crisis.

21. Debate científico abierto. El debate es la propia existencia independiente del género: si *Foordia* es un género válido, un género de forma para una parte concreta de la planta, o un sinónimo parcial de *Archaeopteris* «en parte», como advierte el catálogo del Libro 5. La paleobotánica del Devónico está llena de estos nombres por órganos —un nombre para el tronco, otro para la hoja, otro para la raíz de la misma planta— y resolver cada caso exige encontrar órganos conectados entre sí. La ficha se mantiene en la enciclopedia con la duda declarada, a la espera de una revisión de la literatura primaria que cierre el caso. †

22. Dato curioso. *Foordia* es quizá la ficha más honesta de este libro: un nombre que lleva más de un siglo en los catálogos sin que sea posible contar su historia completa, porque la planta a la que nombra probablemente ya tiene otro nombre más famoso, *Archaeopteris*, el primer gran árbol de la Tierra. En paleobotánica, a veces el fósil más interesante no es el hueso ni la hoja: es el nombre duplicado que revela cómo aprendió la ciencia a reconstruir un ser vivo a partir de sus pedazos.

GAVINIA

**Gavinia syntrips* Long, 1999*



Ilustración: Gavinia en vida (reconstrucción).

1. Nombre y significado. *Gavinia* es un celacanto primitivo descrito por John A. Long en 1999. El nombre específico, *syntrips*, alude al material fósil fragmentario con el que se lo conoció. Es considerado el miembro más primitivo de los celacantiformes.

2. Clasificación. Pez sarcopterigio (de aletas lobuladas), orden Coelacanthiformes, familia Miguashaiidae según la Paleobiology Database. Long lo situó como taxón hermano plesiomórfico de todos los demás celacantiformes (Actinistia).

3. Cuándo vivió. Devónico medio, parte alta (Givetiense, en torno a 387–383 millones de años), según el yacimiento de Mount Howitt y los datos de la Paleobiology Database.

4. Dónde vivió. Sureste de Australia: el sitio fósil de Mount Howitt, en Victoria central (este de Gondwana en su época). Restos aislados del río Pambula, en Nueva Gales del Sur, también fueron referidos a *Gavinia* sp. El ambiente era de agua dulce, de lago.

5. Tamaño y peso. Lo que la ciencia aún no sabe. No se conoce un ejemplar completo: el material incluye un cráneo parcial, una aleta caudal completa, una sección del tronco con aletas medianas y escamas aisladas, por lo que no hay una longitud total verificada.

6. Anatomía. Presentaba un dentario muy largo (alrededor del 36 % de la longitud de la mandíbula inferior), una región de la mejilla alargada y escamas con ornamentación gruesa. Conservaba los rasgos básicos de los celacantos: doble articulación mandibular en tándem, hiomandibular ancho y corto, opérculo grande y profundo, y el órgano rostral, señalado por el gran sistema de poros en los huesos del hocico.

7. Armas y defensas naturales. No tenía armamento especializado conocido. Su defensa habría sido la huida y el camuflaje en el fondo del lago, como en otros peces de su ambiente.

8. Sentidos. El órgano rostral, típico de los celacantos, sugiere un sistema sensorial en el hocico

capaz de detectar señales del entorno cercano. Los detalles concretos en *Gavinia* son limitados por el material disponible.

9. Cómo se movía. Nadaba con sus aletas lobuladas y su aleta caudal completa, con el patrón de nado propio de los celacantos primitivos. No hay estudios biomecánicos específicos para este género.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Lo que la ciencia aún no sabe con certeza. Por su anatomía mandibular y su contexto, se infiere que se alimentaba de presas pequeñas del lago, pero no hay contenido estomacal ni estudio dietario directo publicado para *Gavinia*.

11. Comportamiento. Lo que la ciencia aún no sabe. Se lo interpreta como un pez de lago del Devónico medio, sin evidencia directa de vida en grupo o en solitario.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe.

13. Reproducción y crías. Lo que la ciencia aún no sabe. Los celacantos actuales tienen crías que se desarrollan dentro de la madre, pero no hay evidencia fósil directa de la reproducción de *Gavinia*.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe.

15. Depredadores, rivales y presas. Compartía el lago de Mount Howitt con una fauna diversa de al menos 19 especies de peces descritas, incluidos placodermos, peces pulmonados, acantodios y otros sarcopterigios, que pudieron ser rivales o depredadores según su tamaño. Sus presas concretas no están documentadas.

16. Adaptaciones. Su combinación de rasgos primitivos —dentario largo, mejilla alargada, escamas gruesamente ornamentadas— junto a las novedades de los celacantos lo convierte en una pieza clave para entender el origen del grupo, posiblemente en el este de Gondwana.

17. Evolución y parientes vivos. Es pariente lejano del celacanto actual (*Latimeria*), el célebre «fósil viviente». El análisis filogenético provisional de Long ubicó a *Gavinia* como el celacantiforme más primitivo conocido.

18. Descubridor del primer fósil. Fue descrito por John A. Long en 1999, en los *Records of the Western Australian Museum*, a partir del material de Mount Howitt.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. El material tipo procede de Mount Howitt (Victoria). No hay un ejemplar completo famoso en exhibición ampliamente documentado para este género; el material es sobre todo de estudio.

20. Causa de su desaparición. Lo que la ciencia aún no sabe en detalle. El género solo se conoce del Devónico medio de Australia y desapareció del registro sin una causa específica demostrada.

21. Debate científico abierto. Su posición como celacantiforme más primitivo se basa en un análisis provisional y en material parcial; nuevos hallazgos podrían ajustar su lugar exacto en el árbol del grupo y la hipótesis de un origen en el este de Gondwana.

22. Dato curioso. Aunque es uno de los celacantos más antiguos y primitivos, no apareció en el famoso arrecife de Gogo, sino en un lago de agua dulce de Victoria, al otro lado de Australia.

GEMUENDINA

**Gemuendina stuertzi* Traquair, 1903*



Ilustración: Gemuendina en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL

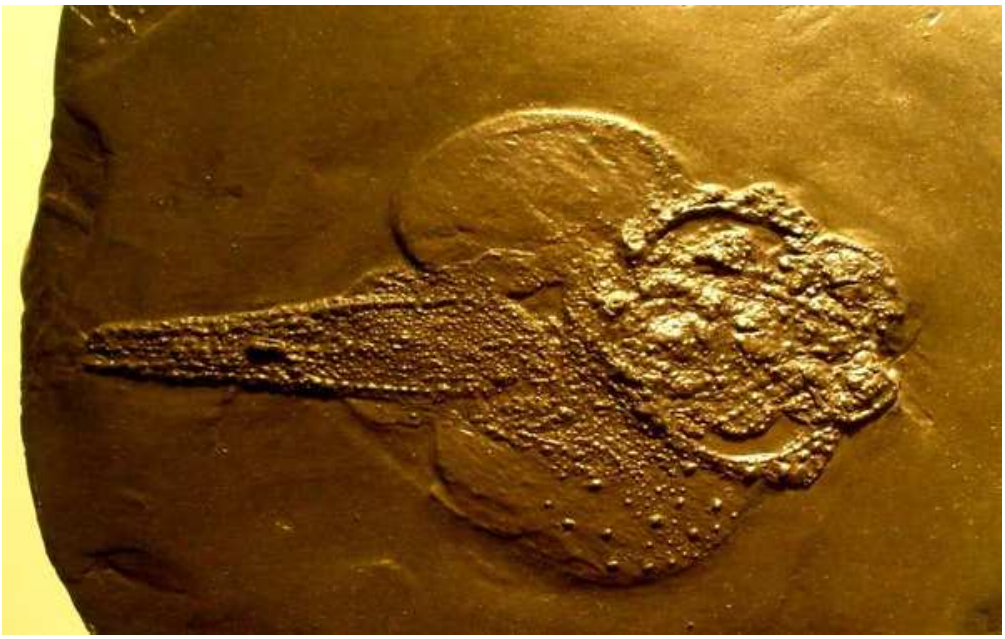


Foto real del fósil: [Ghedoghedo, dominio público].

1. Nombre y significado. *Gemuendina stuertzi* toma su nombre de Gemünden, la localidad alemana donde se descubrió. Es el renánido mejor conocido y el ejemplo clásico de un placodermo con forma de raya.

2. Clasificación. Pez placodermo, orden Rhenanida, familia Asterosteidae. Género y especie descritos por Traquair en 1903. El ejemplar de un metro descrito en 1971 por Erik Stensiö como «*Broilina heroldi*» fue después sinonimizado con *Gemuendina stuertzi*.

3. Cuándo vivió. Devónico inferior, en los mares de Alemania.

4. Dónde vivió. Alemania, en especial el Lagerstätte de Hunsrück, cuyas zonas sin oxígeno permitieron conservar ejemplares intactos y casi perfectos, aunque aplanados.

5. Tamaño y peso. Los ejemplares medían entre 30 y 100 centímetros de longitud. El peso no está calculado de forma verificada.

6. Anatomía. Cuerpo muy aplanado, con enormes aletas pectorales en forma de ala, cabeza vuelta hacia arriba y ojos y narinas en la parte superior de la cabeza, mirando al cielo. A diferencia de otros placodermos, su coraza era un mosaico de placas óseas y escamas no fusionadas, muy frágil. No tenía las placas dentales típicas de los placodermos: en su lugar presentaba escamas-tubérculo en forma de estrella.

7. Armas y defensas naturales. Su defensa era pasar desapercibida sobre el fondo, como una raya actual, y su mosaico de placas y escamas ofrecía una protección ligera. No tenía armas ofensivas especializadas más allá de su boca orientada hacia arriba.

8. Sentidos. Los ojos en la parte superior de la cabeza le permitían vigilar lo que pasaba sobre ella mientras permanecía apoyada en el fondo. Las narinas también miraban hacia arriba.

9. Cómo se movía. Se desplazaba sobre el fondo y nadaba ondulando sus grandes aletas pectorales, de forma parecida —por evolución convergente— a las rayas actuales.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Su boca vuelta hacia arriba le permitía succionar presas que nadaran por encima, en vez de buscar alimento en el sedimento como hacen muchas rayas actuales. Las escamas en forma de estrella la ayudaban a sujetar peces y otros animales que pasaran demasiado cerca antes de tragarlos.

11. Comportamiento. Se interpreta como un pez de fondo, al acecho, que esperaba apoyado en el sedimento a que una presa pasara sobre su cabeza.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe.

13. Reproducción y crías. Lo que la ciencia aún no sabe para esta especie en concreto.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe.

15. Depredadores, rivales y presas. Sus presas eran peces y otros animales pequeños que nadaban sobre el fondo. Sus propios depredadores no están documentados directamente en el registro de Hunsrück.

16. Adaptaciones. Es un caso de libro de evolución convergente: sin ser pariente de las rayas, desarrolló el mismo plan corporal —cuerpo plano, aletas como alas, ojos arriba— para la misma forma de vida en el fondo.

17. Evolución y parientes vivos. No tiene descendientes vivos: los placodermos desaparecieron por completo al final del Devónico. Sus parientes más cercanos son otros renánidos, un grupo pequeño de solo unos pocos géneros conocidos.

18. Descubridor del primer fósil. El género y la especie fueron descritos por Ramsay Heatley Traquair en 1903, a partir de material de Gemünden, en Alemania.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. Los ejemplares de la pizarra de Hunsrück (Bundenbach) son los más célebres por su conservación excepcional; hay ejemplares en

colecciones como la del American Museum of Natural History y en museos alemanes.

20. Causa de su desaparición. Los renánidos desaparecieron dentro de la crisis general que cerró el Devónico para los placodermos; no se conoce una causa específica separada para *Gemuendina*.

21. Debate científico abierto. Se discute cuántos renánidos hubo realmente: se reconocen *Gemuendina* y cuatro parientes más, o siete si las tres especies del género de restos aislados *Ohioaspis* se confirman como renánidos.

22. Dato curioso. Parece una raya, se movía como una raya y cazaba apoyada en el fondo, pero sus ojos y su boca miran hacia arriba: es, en realidad, un pez acorazado disfrazado de raya por pura convergencia.

GEPHUROCERAS

**Gephuroceras* Hyatt, 1884*



Ilustración: Gephuroceras en vida (reconstrucción).

1. Nombre y significado. *Gephuroceras* es el género que da nombre a los gephurocerátidos, un grupo de ammonoideos del Devónico tardío. Su nomenclatura fue objeto de una revisión clásica de Matern en 1929 dedicada a la etapa de Adorf y a este género.

2. Clasificación. Molusco cefalópodo, subclase Ammonoidea, grupo de los gephurocerátidos (familia Gephuroceratidae), dentro del linaje agoniatítido de los ammonoideos devónicos. La especie tipo no se declara en esta ficha por no estar verificada con seguridad en las fuentes consultadas en esta pasada. †

3. Cuándo vivió. Devónico tardío, sobre todo el Frasniense. Los gephurocerátidos son el resultado final del linaje agoniatítido, que culmina en el Frasniense.

4. Dónde vivió. Mares del Devónico tardío; el grupo está bien documentado en Europa, en especial en el Macizo Renano (Alemania), y en faunas frasnienses de otras regiones. Era un animal de nado libre en el mar abierto.

5. Tamaño y peso. No hay una medida única verificada publicada para el género en las fuentes consultadas: el tamaño varía según la especie. Lo que la ciencia aún no sabe con la precisión que exige esta ficha.

6. Anatomía. Concha enrollada en espiral plana, involuta, dividida en cámaras por tabiques cuya unión con la concha dibuja la sutura característica de los gephurocerátidos. El animal vivía en la última cámara, con la cabeza, los ojos y los brazos asomando por la abertura, como en otros ammonoideos.

7. Armas y defensas naturales. Su defensa era la propia concha, una cámara resistente que protegía el cuerpo blando, y la capacidad de regular su flotación llenando y vaciando las cámaras internas.

8. Sentidos. Como cefalópodo, habría contado con ojos desarrollados y sentidos químicos en los brazos, por comparación con sus parientes. No hay tejido blando conservado de este género que lo confirme directamente.

9. Cómo se movía. Nadaba libremente en la columna de agua (era nectónico), propulsándose y ajustando su flotación con el gas de las cámaras de la concha, como se interpreta en general para los ammonoideos.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Se lo interpreta como un depredador de nado libre que capturaba presas pequeñas con sus brazos, en línea con lo que se propone para los ammonoideos devónicos. No hay contenido estomacal conocido de este género.

11. Comportamiento. Lo que la ciencia aún no sabe más allá de su vida como nadador activo en mar abierto.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe.

13. Reproducción y crías. Lo que la ciencia aún no sabe para este género. En los ammonoideos en general, la concha embrionaria se conserva en el centro de la espiral, lo que permite estudiar su desarrollo inicial.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe.

15. Depredadores, rivales y presas. Nadaba en mares poblados por grandes placodermos y otros peces del Frasniense, posibles depredadores suyos, y competía con otros cefalópodos de su época. Sus presas concretas no están documentadas.

16. Adaptaciones. La sutura y la geometría de su concha son el resultado de una larga tendencia evolutiva del linaje agoniatítido, estudiada con parámetros medibles de la concha: tasa de expansión y de solapamiento de la vuelta, anchura del ombligo y grosor de la vuelta.

17. Evolución y parientes vivos. Los ammonoideos desaparecieron por completo mucho después, al final del Cretácico. Sus parientes vivos más cercanos son los calamares, las sepias y los pulpos, y en un segundo plano el nautilo actual.

18. Descubridor del primer fósil. El género fue establecido por Alpheus Hyatt (citado en la literatura como «*Gephuroceras* Hyatt»); la referencia clásica sobre su nomenclatura es el trabajo de Matern de 1929. El año exacto de la descripción original se declara con cautela en la lista de revisión. †

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. Las faunas de gephurocerátidos del Frasniense superior, como la del distrito de Sand en Bergisch Gladbach (Macizo Renano), han dado una diversidad inesperadamente alta del grupo. No hay un ejemplar individual célebre asignado con seguridad a este género en las fuentes consultadas.

20. Causa de su desaparición. El grupo floreció justo antes de los eventos Kellwasser del final del Frasniense, la crisis que transformó los mares del Devónico tardío y en la que desaparecieron muchas faunas de ammonoideos de esa etapa.

21. Debate científico abierto. La diversidad real de los gephurocerátidos del Frasniense superior resultó ser mucho mayor de lo que se creía, lo que indica que el conocimiento de estas faunas sigue siendo fragmentario a escala mundial; la clasificación interna del grupo sigue en revisión.

22. Dato curioso. Su nombre terminó bautizando a todo un linaje: cuando los paleontólogos hablan de «gephurocerátidos», hablan de la familia entera que lleva el nombre de este género.

GLYPTOLEPIS

**Glyptolepis leptopterus* Agassiz, 1844*



Ilustración: Glyptolepis en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL



Foto real del fósil: [Ghedoghedo, CC BY-SA 3.0].

1. Nombre y significado. *Glyptolepis* significa, en esencia, «escama tallada», una referencia directa a sus escamas grandes y fuertemente ornamentadas, su rasgo más reconocible. El género fue establecido por Agassiz en 1843.

2. Clasificación. Pez sarcopterigio, orden Porolepiformes, familia Holoptychiidae. Especies conocidas: *G. leptopterus* Agassiz, 1844 (especie tipo), *G. paucidens* (Agassiz, 1844), *G. baltica* Gross, 1936 y *G. groenlandica* Jarvik, 1972. Antiguas especies como *G. microlepidotus* y *G. quebecensis* hoy tienen género propio (*Gyroptychius* y *Quebecius*).

3. Cuándo vivió. Devónico medio, del Eifeliense temprano al Givetiense según Wikipedia; la Paleobiology Database registra un rango más amplio para el género, del Emsiense al Fameniense, diferencia que se declara tal cual.

4. Dónde vivió. Ambientes de agua dulce. La especie tipo procede de Escocia (areniscas de Caithness, incluidas las Orcadas); *G. baltica* es del Givetiense de Letonia y *G. groenlandica*, del Eifeliense de Groenlandia.

5. Tamaño y peso. Se han medido fósiles de hasta unos 75 centímetros de longitud. El peso no está calculado de forma verificada.

6. Anatomía. Cuerpo robusto, hocico romo y dientes fuertemente plegados, rasgo que comparte con los osteolepiformes. Sus aletas pectorales, largas y en forma de hoja, recuerdan especialmente a las del pez pulmonado australiano actual. *G. groenlandica* se conoce por un cráneo conservado en tres dimensiones, cuyo neurocráneo y molde interno figuran entre los mejor conocidos de cualquier porolepiforme.

7. Armas y defensas naturales. Sus grandes escamas ornamentadas, con una capa dura de cosmina, formaban una cobertura resistente sobre todo el cuerpo. No tenía espinas ni armamento especializado conocido.

8. Sentidos. Lo que la ciencia aún no sabe en detalle para este género, más allá de los sistemas sensoriales típicos de los peces óseos de su época.

9. Cómo se movía. Nadaba impulsándose con su cola y sus aletas lobuladas, con las pectorales largas actuando como remos, un patrón parecido al que se observa en los peces pulmonados actuales.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Se lo interpreta como un depredador de peces y otros animales acuáticos de los lagos devónicos, capturados con sus mandíbulas dentadas. No hay contenido estomacal publicado para el género.

11. Comportamiento. Lo que la ciencia aún no sabe. Se lo reconstruye como un pez activo de lagos y ríos del Devónico medio.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe.

13. Reproducción y crías. Lo que la ciencia aún no sabe.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe.

15. Depredadores, rivales y presas. Compartía las aguas dulces escocesas con otros sarcopterigios, peces pulmonados y placodermos de la cuenca orcadiana, que pudieron ser presas, rivales o depredadores según el tamaño de cada uno.

16. Adaptaciones. Es considerado un pez pulmonado troncal (stem lungfish): su esqueleto de las aletas pares aporta datos clave sobre el origen de los peces pulmonados, y sus aletas pectorales anticipan el diseño de las de *Neoceratodus*, el pulmonado australiano vivo.

17. Evolución y parientes vivos. Sus parientes vivos más cercanos son los peces pulmonados actuales. Dentro de los sarcopterigios, su linaje es el de los porolepiformes, un grupo exclusivamente devónico.

18. Descubridor del primer fósil. El género y su especie tipo fueron descritos por Louis Agassiz a comienzos de la década de 1840, a partir del material escocés de las areniscas rojas antiguas (Old Red Sandstone).

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. Hay ejemplares expuestos en el Naturhistorisches Museum de Viena y en el Museo Nacional de Irlanda (Historia Natural), además del material clásico de Caithness y las Orcadas en colecciones británicas.

20. Causa de su desaparición. Los porolepiformes desaparecieron con las transformaciones del Devónico tardío; no se conoce una causa específica separada para *Glyptolepis*.

21. Debate científico abierto. La extensión real de su rango temporal y geográfico depende de qué especies se acepten dentro del género: varias formas antes incluidas hoy tienen género propio, y el registro amplio de la Paleobiology Database frente al rango más corto de otras fuentes refleja esa discusión.

22. Dato curioso. Su cráneo de Groenlandia fue estudiado desgastándolo por capas, rebanada a rebanada, para reconstruir su cerebro fósil: una técnica paciente que lo convirtió en uno de los peces de su grupo con la anatomía interna mejor conocida.

GOGONASUS

**Gogonasus andrewsae* Long, 1985*



Ilustración: Gogonasus en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL



Foto real del fósil: [Jonathan Chen, CC BY-SA 4.0].

1. Nombre y significado. *Gogonasus* significa «hocico de Gogo», por la Formación Gogo de Australia Occidental, donde apareció primero un hocico aislado. Hoy es uno de los peces devónicos mejor conocidos del mundo.

2. Clasificación. Pez sarcopterigio tetrapodomorfo, del grupo de los osteolepiformes. Género monoespecífico: su única especie es *Gogonasus andrewsae*, descrita por John A. Long.

3. Cuándo vivió. Devónico tardío, Frasniense, hace unos 380 millones de años.

4. Dónde vivió. La Formación Gogo, en la región de Kimberley (Australia Occidental): en su época, un arrecife de coral tropical de unos 1.400 kilómetros de longitud frente a la costa del noroeste de Australia.

5. Tamaño y peso. Era un pez pequeño: medía entre 30 y 40 centímetros de longitud. El peso no está calculado de forma verificada.

6. Anatomía. Su esqueleto muestra rasgos sorprendentemente parecidos a los de un animal de cuatro patas: la estructura de su oído medio y unas aletas con los precursores de los huesos del antebrazo, el radio y el cúbito. Sobre el cráneo tenía unas aberturas espiraculares enormes, casi tan grandes como las de *Tiktaalik* y las de tetrápodos tempranos como *Acanthostega*.

7. Armas y defensas naturales. Tenía grandes colmillos internos en los huesos coronoides de la mandíbula, útiles para sujetar presas. No tenía coraza ni espinas defensivas conocidas.

8. Sentidos. Su oído medio, de diseño avanzado para un pez, y sus grandes espiráculos son parte de lo que lo hace tan especial: sugieren un animal atento tanto al agua como a lo que ocurría en la superficie del arrecife.

9. Cómo se movía. Los investigadores creen que usaba sus aletas pectorales, parecidas a antebrazos, para impulsarse y lanzarse desde el arrecife a capturar presas, en salidas rápidas y cortas.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Era un depredador del arrecife: acechaba entre los corales y se abalanzaba sobre peces y otros animales pequeños, sujetándolos con sus colmillos internos.

11. Comportamiento. Se lo interpreta como un cazador al acecho del arrecife de Gogo, activo y territorial en su rincón de coral, aunque su conducta social no está documentada.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe.

13. Reproducción y crías. Lo que la ciencia aún no sabe.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe.

15. Depredadores, rivales y presas. Es una de las más de 45 especies de peces conservadas en Gogo, un arrecife lleno de placodermos, peces pulmonados y otros sarcopterigios que pudieron ser sus presas, sus rivales o sus depredadores.

16. Adaptaciones. Aunque por fuera parece un tetrapodomorfo generalizado, como *Osteolepis* de Escocia, por dentro evolucionó especializaciones claras hacia el plan corporal de los tetrápodos: por eso hoy ha sustituido a *Eusthenopteron* como modelo mejor conservado de esa transición.

17. Evolución y parientes vivos. No tiene descendientes directos vivos, pero es un pariente cercano de la línea que llevó a los tetrápodos: todos los vertebrados terrestres actuales, incluidos nosotros, comparten con él una parte profunda de su historia.

18. Descubridor del primer fósil. John A. Long lo describió en 1985 a partir de un único hocico (etmosfenoide). El primer cráneo relativamente completo apareció en la expedición de Long a Gogo y fue encontrado por Chris Nelson; otro cráneo casi completo llegó en 1990, hallado por R. E. Barwick.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. El ejemplar estrella es NMV P221807, un esqueleto casi completo hasta la punta de la cola, encontrado el 11 de julio de 2005 por Tim Senden y preparado durante casi cuatro meses con ácido acético por John Long. Se conserva en Museums Victoria (Melbourne).

20. Causa de su desaparición. Desapareció con la crisis del final del Frasniense (eventos Kellwasser), que golpeó con especial dureza a los arrecifes tropicales como el de Gogo.

21. Debate científico abierto. Su caso resolvió una controversia clásica: demostró que los grandes colmillos internos no encajaban en la coana del paladar, como se había propuesto para *Eusthenopteron*, y obligó a revisar cómo se interpretaba la anatomía de todo el grupo.

22. Dato curioso. Durante casi un siglo, el modelo de «pez que se vuelve tetrápodo» fue *Eusthenopteron*; un pez australiano de apenas 40 centímetros, conocido primero por un solo hocico, terminó quitándole el puesto.

GOGOSELACHUS

**Gogoselachus lynbeazleyae* Long, 2015*



Ilustración: Gogoselachus en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL

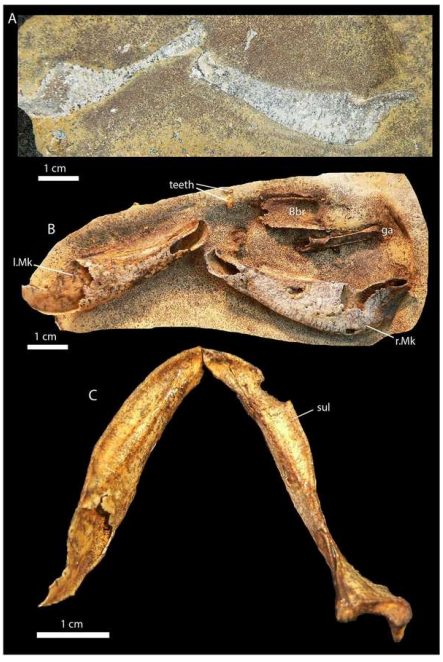


Foto real del fósil: [John A. Long, Carole J. Burrow, Michal Ginter, John G. Maisey, Kate M. Trinajstic, Michael I. Coates, Gavin C. Young y Tim J. Senden, CC BY 4.0].

1. Nombre y significado. *Gogoselachus* significa «tiburón de Gogo», por la Formación Gogo de Australia. El nombre de la especie, *lynbeazleyae*, honra a la neurocientífica Lyn Beazley, embajadora de la ciencia en Australia Occidental.

2. Clasificación. Pez condrictio (de esqueleto cartilaginoso), de posición incierta dentro del grupo (*incertae sedis* en orden y familia). Es uno de los condrictios devónicos mejor conservados y unos 20 millones de años más antiguo que el famoso *Cladoselache*.

3. Cuándo vivió. Devónico tardío, Frasniense temprano, hace unos 380 millones de años.

4. Dónde vivió. La Formación Gogo, en Kimberley (Australia Occidental), un arrecife tropical devónico famoso por conservar peces enteros en tres dimensiones dentro de nódulos de caliza.

5. Tamaño y peso. El material conocido es parcial —mandíbulas completas, cintura escapular, arcos branquiales, dientes y escamas—, por lo que no hay una longitud total medida. Las estimaciones divulgativas lo comparan con un tiburón pequeño, del orden de 60–80 centímetros, pero esa cifra es una estimación indirecta y debe tomarse como tal. †

6. Anatomía. Su rasgo revolucionario está por dentro: su cartílago estaba mineralizado y teselado, y la matriz que unía las células del cartílago contenía restos de células óseas. Sus dientes eran muy inusuales, con grandes cúspides rodeadas de muchas cúspides pequeñas, y sus escamas recordaban a las de los acantodios, los «tiburones espinosos» ancestrales a todos los peces cartilaginosos.

7. Armas y defensas naturales. Sus dientes dentados, con una cúspide central grande y cúspides laterales, estaban hechos para enganchar y sujetar presas que se debatían. Su velocidad era a la vez su arma y su defensa.

8. Sentidos. Como tiburón de nado rápido, habría dependido de la vista y del olfato para localizar presas en el arrecife, por comparación con los condrictios actuales; no hay evidencia directa conservada de sus órganos sensoriales.

9. Cómo se movía. Era un nadador rápido y ágil, un depredador activo del arrecife, no un pez de fondo.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Cazaba otros peces, probablemente placodermos y peces óseos primitivos del arrecife de Gogo, a los que sujetaba con sus dientes de cúspides múltiples.

11. Comportamiento. Se lo interpreta como un depredador solitario y veloz de aguas arrecifales; su conducta social no está documentada.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe.

13. Reproducción y crías. Lo que la ciencia aún no sabe.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe.

15. Depredadores, rivales y presas. Sus presas probables eran los peces del arrecife de Gogo; a su vez, compartía esas aguas con placodermos de mayor tamaño que pudieron ser sus depredadores.

16. Adaptaciones. Su cartílago especial, muy mineralizado, le daba un esqueleto ligero pero resistente: una solución intermedia entre el hueso de sus antepasados y el cartílago blando de los tiburones actuales.

17. Evolución y parientes vivos. Sus parientes vivos son los tiburones, las rayas y las quimeras actuales. Su fósil cambió la historia del grupo: demuestra que los peces cartilaginosos descienden de antepasados con hueso y que perdieron ese hueso por el camino, en lugar de ser un linaje «primitivo» anterior al hueso.

18. Descubridor del primer fósil. John A. Long encontró los restos en 2005 en la Formación

Gogo: fue el primer pez cartilaginoso conocido de Gogo en más de 60 años de trabajo en el yacimiento. La descripción formal, con un equipo internacional, se publicó en 2015 en la revista *PLOS ONE*.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. El holotipo es el ejemplar WAM 09.6.145, conservado en el Western Australian Museum: mandíbulas completas, escápulas, arcos branquiales, escamas y dientes, liberados de la caliza con ácido acético en tres dimensiones, sin aplastar.

20. Causa de su desaparición. Desapareció dentro de las crisis del Devónico tardío que transformaron los arrecifes y las faunas de peces de su época; no se conoce una causa específica separada para esta especie, conocida por un único ejemplar.

21. Debate científico abierto. Su cartílago con restos de células óseas reabrió el debate sobre el origen del esqueleto de los tiburones: si los condrictios perdieron el hueso secundariamente, buena parte de lo que se enseñaba sobre su evolución debía reescribirse.

22. Dato curioso. Casi todo lo que se sabía de los tiburones devónicos venía de dientes sueltos; este tiburón apareció entero dentro de un nódulo partido, con las mandíbulas y hasta las escamas en su sitio, y salió de la roca en tres dimensiones como si lo hubieran guardado en una cápsula.

GONIATITES

**Goniatites* De Haan, 1825*



Ilustración: Goniatites en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL



Foto real del fósil: [Hectonichus, CC BY-SA 3.0].

1. Nombre y significado. Su nombre viene del griego *gonia*, «ángulo», y alude a su firma más famosa: la sutura en zigzag, la línea angulosa donde los tabiques internos se unían a la concha. Es el «goniatite tipo», el género que dio nombre popular a todo un grupo de ammonoideos paleozoicos.

2. Clasificación. Es un cefalópodo ammonoideo de la familia Goniatitidae, dentro de la superfamilia Goniatitaceae y del orden Goniatitida. ATENCIÓN HONESTA: aunque el catálogo de este libro lo presenta como goniatite del Devónico tardío, el género en sentido estricto se

documenta sobre todo en el Carbonífero, y su inclusión en un libro del Devónico debe entenderse con esa salvedad, que se desarrolla en las secciones 3 y 21.

3. Cuándo vivió. Aquí las fuentes no coinciden y hay que decirlo sin forzar nada. La ficha de Wikipedia, apoyada en la Paleobiology Database, da un rango amplísimo, del Devónico tardío al Triásico tardío (aprox. 409,1–205,6 millones de años), y su lista de distribución incluye registros devónicos de la República Checa, España y Estados Unidos. Sin embargo, el material clásico y mejor documentado de *Goniatites* —por ejemplo las zonas de *Goniatites sphaericus* y *Goniatites crenistria*— es del Carbonífero, sobre todo del Mississippiano (Viseense tardío). La explicación más prudente es que el nombre se aplicó históricamente a muchas formas parecidas y que parte de esos registros antiguos y tardíos hoy se reasignan a otros géneros: el corazón temporal del género es carbonífero, con posibles antecedentes devónicos en debate.

4. Dónde vivió. Sus fósiles se han encontrado de forma amplia en Norteamérica, Eurasia y el norte de África, en mares tropicales a subtropicales de la época. Hay localidades clásicas en Irlanda, Alemania, Reino Unido, Marruecos y Estados Unidos, además de los registros devónicos citados para la República Checa y España.

5. Tamaño y peso. Era pequeño para lo que luego serían los ammonites mesozoicos: casi siempre menos de 15 cm de diámetro de concha y, en lo común, menos de 5 cm. El peso en vida no se conoce: Lo que la ciencia aún no sabe.

6. Anatomía. Su concha era generalmente globosa, enrollada en espiral plana, con un ombligo abierto pero estrecho. La superficie solía mostrar un patrón reticulado, formado por líneas longitudinales que cruzan estrías transversales. Por dentro, la concha estaba dividida en cámaras por tabiques; el animal ocupaba la cámara final y las demás le servían para regular la flotación. La sutura tenía el lóbulo ventral bastante estrecho, con una silla media de cerca de la mitad de la altura del lóbulo, y la primera silla lateral era subangular a angular: ese dibujo en zigzag es su documento de identidad.

7. Armas y defensas naturales. No tenía armas conocidas. Su defensa era la propia concha globosa, dentro de la cual podía recogerse, y su capacidad de moverse en la columna de agua para alejarse del fondo y de los depredadores bentónicos.

8. Sentidos. Lo que la ciencia aún no sabe. Por comparación con los cefalópodos actuales se le suponen ojos desarrollados y buen sentido del entorno cercano, pero en *Goniatites* no hay preservación directa que lo confirme.

9. Cómo se movía. Nadaba en mar abierto, expulsando agua para desplazarse, como se infiere para los ammonoideos en general a partir de su concha camerada y de sus parientes vivos más lejanos, los nautilos. No se conserva el aparato propulsor en este género, así que el detalle concreto es una inferencia, no un dato directo.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Lo que la ciencia aún no sabe con certeza para este género. Para los goniatites en general se ha señalado que carecían de los aparatos mandibulares calcificados de los ammonites posteriores, lo que se ha citado como argumento en contra de una dieta de presas de concha dura; lo más prudente es imaginarlo alimentándose de presas pequeñas y blandas que capturaba con sus tentáculos.

11. Comportamiento. Lo que la ciencia aún no sabe. Su amplia distribución sugiere un animal marino capaz de vivir en distintos mares tropicales, pero no hay evidencia directa de si formaba

grupos o llevaba una vida solitaria.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe.

13. Reproducción y crías. Lo que la ciencia aún no sabe para este género. Por el patrón general de los cefalópodos se supone reproducción sexual con huevos, pero ningún resto de *Goniatites* lo demuestra directamente.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe.

15. Depredadores, rivales y presas. Compartía los mares paleozoicos con peces acorazados, tiburones primitivos y otros cefalópodos, que son sus depredadores plausibles; sus presas habrían sido animales pequeños de cuerpo blando. Son relaciones ecológicas inferidas del conjunto de la fauna, no observadas en un fósil concreto de este género.

16. Adaptaciones. Su gran adaptación fue la concha camerada con sutura goniatítica: una estructura interna más compleja que la de los nautiloideos de sutura simple, que le permitía controlar la flotación con una concha ligera y resistente, de forma globosa y compacta.

17. Evolución y parientes vivos. Pertenece a los ammonoideos, el gran linaje de cefalópodos con concha externa que dominaría los mares hasta el final del Cretácico. No queda ningún ammonoideo vivo; sus parientes actuales más cercanos dentro de los cefalópodos son los nautilos, y de forma más lejana calamares y pulpos.

18. Descubridor del primer fósil. No hay un único «descubridor» documentado: el género lo erigió De Haan en 1825, y algunas de sus especies proceden de descripciones anteriores, como la forma esférica descrita por Martin en 1809 que luego sería *Goniatites sphaericus*. Los fósiles de goniatites se conocían y coleccionaban desde los comienzos de la geología moderna.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. Son fósiles guía muy usados para fechar rocas: las calizas del oeste de Irlanda están en algunos niveles llenas de ejemplares bien conservados, y también son clásicos los de las bandas marinas carboníferas de Europa y los de Marruecos. Ejemplares de *Goniatites* se conservan en grandes colecciones europeas y norteamericanas, entre ellas la del Museo de Historia Natural de Londres.

20. Causa de su desaparición. No hay una fecha única aceptada, porque depende de qué especies se acepten dentro del género: si se toma solo el núcleo carbonífero, el género dejó de existir mucho antes de que los goniatítidos como grupo desaparecieran al final del Pérmico, en la mayor extinción del Fanerozoico. La causa concreta de la desaparición del género como tal: Lo que la ciencia aún no sabe.

21. Debate científico abierto. El debate es el propio rango del género: ¿es *Goniatites* un género con una larga historia desde el Devónico, o un género esencialmente carbonífero cuyo nombre se aplicó durante dos siglos a formas devónicas y posteriores que hoy pertenecen a otros géneros? Las bases de datos dan rangos muy amplios, mientras que el trabajo monográfico moderno (como el de Korn y colaboradores sobre el Viseense de Marruecos) trabaja con un género mucho más acotado. Esta ficha lo incluye en el Libro 5 por decisión del catálogo, pero declara la disputa en lugar de forzar un origen devónico seguro.

22. Dato curioso. Su nombre y su fama vienen de un dibujo escondido: la sutura solo se ve cuando falta la capa externa de la concha o en el molde interno, y ese zigzag perfecto sirvió a los geólogos del siglo XIX como una huella dactilar para reconocer y fechar rocas en medio mundo.

GOOLOOGONGIA

**Gooloogongia loomesi* Johanson & Ahlberg, 1998*



Ilustración: Gooloogongia en vida (reconstrucción).

1. Nombre y significado. *Gooloogongia* toma el nombre de Gooloogong, variante de Goolagong, que significa «poza profunda de agua», y también es el nombre del pueblo cercano de Gooloogong, en Nueva Gales del Sur. La especie, *loomesi*, honra a Bruce Loomes, capataz de la excavación de 1993 en Canowindra. Un pez nombrado, literalmente, por una poza profunda y por quien dirigía la pala.

2. Clasificación. Es un pez de aletas lobuladas (sarcopterigio) del grupo de los rizodóntidos, los grandes depredadores fluviales emparentados lejanamente con los primeros tetrápodos. Es un género monoespecífico: solo se conoce la especie *Gooloogongia loomesi*, descrita por Zerina Johanson y Per Ahlberg en 1998.

3. Cuándo vivió. Vivió en el Devónico tardío, en el piso Fameniense, hace unos 360 millones de años.

4. Dónde vivió. Solo se conoce del yacimiento de Canowindra, en Nueva Gales del Sur, Australia: un antiguo ambiente de agua dulce, ríos y pozas de la llanura, hoy convertido en uno de los yacimientos de peces devónicos más famosos del mundo.

5. Tamaño y peso. Era grande para un pez de río: unos 90 cm de longitud. En tamaño y forma general se parece al actual saratoga, el pez de los ríos tropicales del norte de Australia. Su peso en vida no se conoce con precisión: Lo que la ciencia aún no sabe.

6. Anatomía. Como otros peces de aletas lobuladas, tenía aletas pares con una base carnosa y ósea, y una doble fila de dientes en la mandíbula: una fila externa de dientes pequeños y una fila interna de colmillos grandes. Esos colmillos eran afilados y con forma de aguja.

7. Armas y defensas naturales. Sus armas eran los colmillos internos, pensados para sujetar presas escurridizas. Con un matiz importante que da la propia investigación: esos colmillos

probablemente no eran lo bastante fuertes para atravesar la coraza de los pequeños placodermos con los que convivía.

8. Sentidos. Lo que la ciencia aún no sabe en detalle. Como pez depredador de río, se le supone la combinación habitual de vista y línea lateral para detectar movimiento en aguas a menudo turbias, pero no hay estudios específicos de sus órganos sensoriales.

9. Cómo se movía. Nadaba con el cuerpo y la cola, apoyado por sus aletas lobuladas, al modo de los grandes peces fluviales actuales con los que se lo compara. Era un nadador de río, no un pez de fondo acorazado.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Era carnívoro: se alimentaba de otros peces y animales acuáticos que sujetaba con sus colmillos en forma de aguja. La limitación de esos colmillos frente a las corazas sugiere que sus presas habituales eran animales sin armadura pesada.

11. Comportamiento. Lo que la ciencia aún no sabe en detalle. El yacimiento de Canowindra conserva comunidades enteras de peces que quedaron atrapados en ambientes de agua dulce en retroceso, así que *Gooloogongia* formaba parte de una comunidad fluvial rica y diversa; su conducta social, si la tuvo, no se conoce.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe.

13. Reproducción y crías. Lo que la ciencia aún no sabe. No se conocen huevos, crías ni ejemplares juveniles atribuibles con seguridad a esta especie.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe.

15. Depredadores, rivales y presas. En Canowindra convivía con placodermos como *Bothriolepis* y *Remigolepis* y con otros sarcopterigios; era uno de los depredadores grandes de su río, rival de los demás carnívoros del yacimiento y limitado, según sus colmillos, frente a las presas más acorazadas.

16. Adaptaciones. Su adaptación clave era la de un depredador de agua dulce en el trópico devónico de Gondwana: cuerpo de nadador fluvial, aletas lobuladas robustas y una dentadura de dos filas —dientes pequeños fuera, colmillos dentro— para atrapar y retener presas que se debatían.

17. Evolución y parientes vivos. Los rizodóntidos se extinguieron sin descendencia directa, pero pertenecen a los tetrapodomorfos, el gran grupo de peces de aletas lobuladas del que procede el linaje que llevó a los vertebrados con patas. Sus parientes vivos más cercanos en sentido amplio son los celacantos y los peces pulmonados, los otros sarcopterigios supervivientes.

18. Descubridor del primer fósil. Sus fósiles proceden de las excavaciones de Canowindra; la especie se basa en el material recuperado en la campaña de 1993, dirigida en el terreno por Bruce Loomes, y fue descrita formalmente por Zerina Johanson y Per Ahlberg en 1998.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. El material de Canowindra es su único registro conocido, y el yacimiento es hoy la sede del Age of Fishes Museum, dedicado a estos peces devónicos australianos; la investigación del género se apoya en los ejemplares de esa colección y en los estudios publicados por Johanson y Ahlberg.

20. Causa de su desaparición. Desapareció al final del Devónico, en el marco de las extinciones del Devónico tardío que golpearon con especial dureza a los peces de agua dulce y a los

placodermos. La causa concreta aplicada a esta única población conocida: Lo que la ciencia aún no sabe.

21. Debate científico abierto. El debate principal es su posición exacta dentro de los rizodóntidos y sus relaciones con formas como *Sauripterus* y con los tristichoptéridos de Gondwana oriental, comparaciones que Johanson, Ahlberg y colaboradores siguen afinando. También queda abierta la lectura completa de su anatomía: se conoce de un solo yacimiento, y cada nuevo ejemplar de Canowindra puede cambiar el cuadro.

22. Dato curioso. Es de los pocos animales fósiles cuyo nombre científico guarda un topónimo que significa «poza profunda»: el pez quedó bautizado por el tipo de lugar donde vivía… y donde, 360 millones de años después, apareció su fósil.

GORGONICHTHYS

**Gorgonichthys clarki* Claypole, 1892*



Ilustración: Gorgonichthys en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL

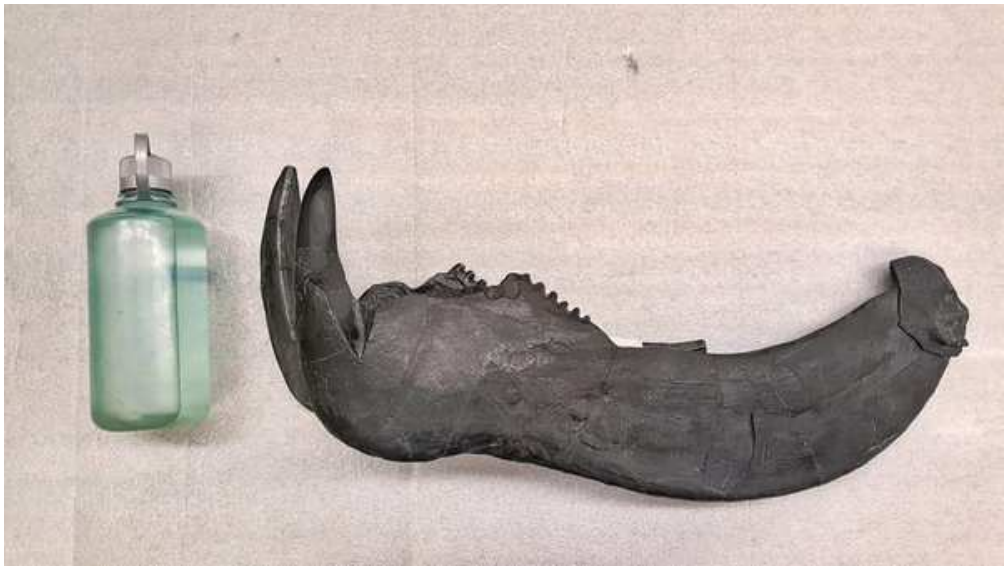


Foto real del fósil: [Paleeoguy, CC BY-SA 4.0].

1. Nombre y significado. Su nombre combina la referencia a las Gorgonas, las criaturas de mirada temible de la mitología griega, con *ichthys*, «pez» en griego: un pez con nombre de monstruo para un depredador con nombre a la altura de su aspecto. La especie tipo y única es *Gorgonichthys clarki*, descrita por Claypole en 1892.

2. Clasificación. Es un placodermo artrodiro, un pez con la mitad delantera del cuerpo encerrada en una coraza ósea. Dentro de los artrodiros pertenece al clado Aspinothoracidi, dentro de Pachyosteomorphi, uno de los dos grandes clados de Eubrachythoraci, y está muy relacionado con la familia Selenosteidae, en la que algunos estudios recientes podrían llegar a incluirlo.

3. Cuándo vivió. Vivió en el Devónico tardío, en el Fameniense superior, en un intervalo aproximado de 371,1 a 359,3 millones de años según la datación recogida en su ficha de referencia.

4. Dónde vivió. Sus fósiles se encuentran en los esquistos de Cleveland (Cleveland Shales) de Ohio, Estados Unidos, unos sedimentos marinos del Devónico tardío famosos en todo el mundo por sus peces fósiles.

5. Tamaño y peso. Era gigante: solo su escudo cefálico alcanzaba hasta 70 cm de longitud, y a partir de ahí se ha estimado un animal comparable en tamaño a *Dunkleosteus*, el superdepredador devónico por excelencia, es decir, de varios metros de longitud total. No existe una cifra única y cerrada de longitud ni de peso: cualquier número exacto sería ir más allá del fósil.

6. Anatomía. Tenía la cabeza y el tórax protegidos por placas óseas gruesas articuladas entre sí, con una articulación entre cabeza y coraza que le permitía abrir mucho la boca. No tenía dientes verdaderos: en su lugar, las placas dentarias de las mandíbulas superior e inferior terminaban en bordes afilados y puntiagudos, como cuchillas de hueso. La mitad trasera del cuerpo, sin coraza, no se conserva tan bien como la delantera.

7. Armas y defensas naturales. Sus armas y su escudo eran la misma estructura: una coraza que lo protegía y unas mandíbulas con bordes cortantes capaces de cercenar presas grandes. Era a la vez el blindado y el depredador de su mar.

8. Sentidos. Lo que la ciencia aún no sabe en detalle. Como depredador grande de mar abierto se le suponen vista y línea lateral desarrolladas, el equipamiento habitual de los artrodiros depredadores, pero no hay un estudio sensorial específico de este género.

9. Cómo se movía. Nadaba impulsándose con la cola y el cuerpo trasero, libre de coraza, mientras la mitad delantera acorazada actuaba como un ariete hidrodinámico. Era un nadador activo de la columna de agua, no un pez de fondo.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Era carnívoro y depredador de presas grandes: sus placas mandibulares afiladas están hechas para atrapar y cortar, no para triturar conchas ni filtrar. Se alimentaría de otros peces, incluidos placodermos más pequeños, a los que sorprendía en aguas abiertas del mar de Cleveland.

11. Comportamiento. Lo que la ciencia aún no sabe. No hay evidencia de vida en grupo ni de cuidado de las crías; la imagen apoyada por su anatomía es la de un gran depredador solitario de mar abierto.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe.

13. Reproducción y crías. Lo que la ciencia aún no sabe para este género. En otros placodermos se ha documentado fecundación interna e incluso embriones fosilizados, pero en *Gorgonichthys* no se ha encontrado nada parecido, así que no debe darse por hecho.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe.

15. Depredadores, rivales y presas. En la cúspide de su ecosistema, su gran rival era *Dunkleosteus*, el otro gigante artrodiro de los esquistos de Cleveland, junto con tiburones primitivos como *Cladoselache*. Sus presas habrían sido los peces más pequeños y medianos de ese

mismo mar. Ya adulto, difícilmente tenía depredadores por encima de él.

16. Adaptaciones. Su adaptación extrema fue llevar el diseño artrodiro al tamaño gigante: coraza craneal de hasta 70 cm, articulación craneal móvil para abrir la boca de golpe y bordes mandibulares cortantes en lugar de dientes, una combinación pensada para emboscar y despiezar presas grandes en un solo ataque.

17. Evolución y parientes vivos. Los placodermos desaparecieron por completo al final del Devónico y no dejaron descendientes directos. Son parientes lejanos, en la base del árbol de los vertebrados con mandíbulas, de todos los peces y tetrápodos actuales; su articulación entre cabeza y tronco y sus placas dentarias fueron un experimento evolutivo que no tuvo continuación.

18. Descubridor del primer fósil. El género y su especie tipo fueron descritos por Claypole en 1892, a partir de material de los esquistos de Cleveland de Ohio, el gran yacimiento de peces devónicos que en esas décadas estaban explotando los paleontólogos norteamericanos.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. Sus restos —escudos cefálicos y placas mandibulares, como los infragnatales que se fotografían con una botella de un litro al lado para dar la escala— se conservan en el Cleveland Museum of Natural History, la institución de referencia para la fauna de los esquistos de Cleveland (uno de sus conjuntos de placas lleva el número de catálogo CMNH 5117).

20. Causa de su desaparición. Se extinguió al final del Devónico, con el colapso que acabó con todos los placodermos, en el marco de las extinciones del Devónico tardío (eventos Kellwasser y Hangenberg). No se conoce una causa específica para este género más allá de ese colapso general de su grupo.

21. Debate científico abierto. Su posición exacta sigue moviéndose: el estudio de Jobbins y colaboradores de 2022 lo encontró más relacionado con *Heintzichthys* que con *Gymnotrachelus*, lo que podría convertirlo en un miembro de pleno derecho de Selenosteidae. También sigue abierto cuánto medía realmente el animal completo, porque la estimación descansa sobre el escudo cefálico y la comparación con *Dunkleosteus*.

22. Dato curioso. Para hacerse una idea de su escala: en la foto de referencia de sus placas de la mandíbula inferior, el objeto que se usa como escala es una botella de agua de un litro, de unos 23 cm. Y aun así, la mandíbula la deja pequeña.

GREENOPS

**Greenops boothi* (Green, 1837)*



Ilustración: Greenops en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL



Foto real del fósil: [Jsnrice, CC BY-SA 4.0].

1. Nombre y significado. *Greenops* honra en su raíz al naturalista Jacob Green, que describió la especie tipo en 1837 con el nombre de *Cryphaeus boothi*; ese nombre genérico resultó estar ya ocupado por un escarabajo descrito por Klug en 1833, así que Delo erigió *Greenops* en 1935. La terminación *-ops* alude, como en otros trilobites, a su cara y a sus llamativos ojos.

2. Clasificación. Es un trilobite del orden Phacopida, subfamilia Asteropyginae, el grupo de facópidos espinosos del Devónico. El género válido actual, tras la revisión de Lieberman y Kloc de 1997, incluye especies como *G. boothi* (la tipo), *G. barberi*, *G. chilmanae*, *G. grabaui* y *G.*

widderensis; varias especies antiguamente asignadas a *Greenops* han pasado a otros géneros como *Kayserops*, *Stummiana* o *Bellacartwrightia*.

3. Cuándo vivió. Vivió en el Devónico medio a tardío, en un intervalo aproximado del Eifeliense al Frasniense, hace unos 398 a 375 millones de años. Su registro principal es del Devónico medio, en el Grupo Hamilton.

4. Dónde vivió. Se conoce sobre todo del Grupo Hamilton del norte del estado de Nueva York y del suroeste de Ontario, en Canadá, donde en la Formación Widder, en Arkona, es con diferencia el trilobite dominante. También se han citado fósiles en Francia, España, Libia, Colombia (Formación Floresta), Venezuela (Formación Caño del Oeste) y varios estados de EE. UU. (Illinois, Indiana, Iowa, Pensilvania). Ojo: un trilobite parecido de Marruecos se etiqueta a menudo, por error, como *Greenops*.

5. Tamaño y peso. Era pequeño: su tamaño medio es de 25 a 40 mm, entre 1 y 1,5 pulgadas. Un depredador de bolsillo con armamento de fortaleza. Su peso en vida sería de apenas unos gramos, aunque no existe una estimación publicada: Lo que la ciencia aún no sabe.

6. Anatomía. Tenía el cuerpo segmentado típico de los trilobites —cefalón, tórax articulado y pigidio o «cola»— y dos rasgos inconfundibles: unos ojos esquizocroales, de lentes separadas, parecidos a ojos compuestos de insecto, y un armamento de espinas: grandes espinas genales en las esquinas del cefalón y espinas cortas y afiladas en la punta de cada segmento del pigidio.

7. Armas y defensas naturales. Sus espinas eran su defensa: convertían un bocado pequeño y blando en un bocado incómodo y pinchudo. La propia literatura lo interpreta así: era presa probable de ammonoideos, cefalópodos rectos, tiburones y placodermos pequeños, y las espinas serían la respuesta evolutiva a esa presión.

8. Sentidos. Su sentido estrella era la vista: los ojos esquizocroales de los facópidos, con lentes individuales grandes y separadas, están entre los ojos más sofisticados de todos los trilobites. Del resto de sentidos no hay evidencia directa.

9. Cómo se movía. Caminaba sobre el fondo marino con sus patas articuladas y podía nadar cortos tramos, como se interpreta para los trilobites en general. No hay icnofósiles atribuidos en concreto a este género.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Lo que la ciencia aún no sabe con certeza. Por el patrón de los trilobites facópidos bentónicos, se lo interpreta como un animal de fondo que se alimentaba de partículas orgánicas, restos y pequeños organismos que encontraba recorriendo el sedimento de un mar cálido y relativamente profundo.

11. Comportamiento. Era un trilobite común, no una rareza: en Arkona domina la fauna de su nivel. Aun así, encontrar un ejemplar completo y articulado es raro; lo habitual son segmentos y colas sueltas, frecuentes sobre todo en los niveles de tormenta del Devónico. Esa abundancia de restos desarticulados habla de mudas y de fondos removidos por temporales, más que de su conducta en vida, que no se conoce en detalle.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe.

13. Reproducción y crías. Lo que la ciencia aún no sabe. Por el patrón general de los trilobites se supone reproducción sexual con huevos y larvas planctónicas, pero no se han descrito estadios larvarios de *Greenops*.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe.

15. Depredadores, rivales y presas. Sus depredadores probables, citados en la literatura y encontrados en los mismos niveles, eran ammonoideos, cefalópodos de concha recta, tiburones y pequeños placodermos. Compartía el fondo con otros trilobites como *Eldredgeops*, *Dipleura* y *Bellacartwrightia*, este último muy parecido pero con las espinas del pigidio mucho mayores.

16. Adaptaciones. Su paquete de adaptaciones era el de un superviviente de fondo marino cálido: ojos de gran rendimiento para detectar movimiento en penumbra, cuerpo articulado capaz de cerrarse sobre sí mismo como otros facópidos y una corona de espinas cefálicas y caudales que desanimaba a cualquier depredador de su tamaño.

17. Evolución y parientes vivos. Los trilobites no tienen descendientes vivos: todo el grupo desapareció al final del Pérmico. Sus parientes actuales más próximos, en sentido amplio dentro de los artrópodos, serían los quelicerados —arañas, cangrejos herradura y escorpiones—, aunque la relación exacta de los trilobites dentro de los artrópodos sigue debatiéndose.

18. Descubridor del primer fósil. La especie tipo la describió Jacob Green en 1837 como *Cryphaeus boothi*, a partir del material norteamericano del Devónico; el género actual, *Greenops*, lo estableció Delo en 1935, y la revisión moderna del grupo es la de Lieberman y Kloc, de 1997.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. Su localidad estrella es Arkona, en Ontario, donde la Formación Widder lo produce en cantidad y donde es el trilobite dominante, con *G. widderensis* como especie emblemática, retratada en la foto real de esta ficha. Ejemplares del Grupo Hamilton se conservan en museos norteamericanos como el Royal Ontario Museum, que publicó la guía clásica de los trilobites de Ontario.

20. Causa de su desaparición. El género dejó de existir dentro de la larga decadencia de los trilobites durante el Devónico tardío, cuando las extinciones de ese periodo redujeron drásticamente la diversidad del grupo. No se conoce una causa específica para *Greenops* más allá de ese colapso general.

21. Debate científico abierto. El debate es taxonómico y geográfico a la vez: qué especies pertenecen de verdad a *Greenops* —la revisión de 1997 ya sacó varias a otros géneros— y cuánto de su supuesta distribución mundial es correcta, empezando por el material marroquí que se vende y etiqueta como *Greenops* sin serlo, y siguiendo por las citas sudamericanas, que requieren revisión especie por especie.

22. Dato curioso. Es tan identificable por la cola como otros animales por la cara: los coleccionistas y los paleontólogos reconocen un *Greenops* por su pigidio rematado en espinas, y es precisamente la cola —no el cuerpo completo— lo que más aparece en las calizas del Devónico.

GROENLANDASPIS

**Groenlandaspis mirabilis* Heintz, 1932*



Ilustración: Groenlandaspis en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL



Foto real del fósil: [Funyu123, CC BY-SA 4.0].

1. Nombre y significado. Su nombre significa, en esencia, «escudo de Groenlandia»: conmemora que los primeros ejemplares de su especie tipo, *Groenlandaspis mirabilis*, se encontraron en Groenlandia. Irónicamente, acabaría siendo uno de los placodermos de distribución más mundial de todo el Devónico.

2. Clasificación. Es un placodermo artrodiro de la familia de los groenlandaspídidos. El género lo erigió Heintz en 1932 y hoy reúne unas ocho especies reconocidas, entre ellas *G. mirabilis*, *G. antarctica*, *G. riniensis*, *G. disjectus*, *G. pennsylvanica*, *G. potyi*, *G. seni* y *G. thorezi*, además de

formas descritas más recientemente como *G. howittensis*.

3. Cuándo vivió. Vivió en el Devónico tardío, en los pisos finales del periodo, justo antes de la desaparición completa de los placodermos.

4. Dónde vivió. Es un género casi global: hay especies en estratos del Devónico tardío de todos los continentes excepto el este de Asia —Groenlandia, Europa, Norteamérica, Sudáfrica, la Antártida y Australia—. Vivía en aguas costeras y fluviales, incluidos ríos y estuarios de aguas turbias y limosas.

5. Tamaño y peso. La mayoría de las especies eran peces pequeños, de una media de solo 7,5 cm de longitud. Pero el género también esconde un gigante discreto: *G. riniensis* llegaba casi al metro, y *G. pennsylvanica* se ha estimado en unos 40 cm. Hay, por tanto, más de diez veces de diferencia entre la especie típica y la mayor. El peso no se ha estimado de forma fiable: Lo que la ciencia aún no sabe.

6. Anatomía. Como todos los artrodiros, tenía una articulación en la parte trasera de la cabeza, entre el escudo cefálico y la coraza torácica, que le permitía echar la cabeza hacia atrás y abrir más la boca. Pero con límites: su cabeza era algo comprimida en comparación con otros artrodiros y el dorso terminaba en un pico bajo, en forma de pirámide, así que probablemente no podía levantar la cabeza tanto como sus parientes. En la boca llevaba placas dentarias pequeñas; en la especie grande, *G. riniensis*, esas placas eran trituradoras, planas y con nódulos, y su escudo cefálico medía unos 40 cm de coraza según la descripción original.

7. Armas y defensas naturales. Su defensa era la coraza ósea de cabeza y tórax, el blindaje estándar de los artrodiros, reforzada en su caso por un camuflaje de color del que se habla en la sección 22. No tenía colmillos ni placas cortantes: no era un depredador de grandes presas.

8. Sentidos. Lo que la ciencia aún no sabe en detalle. Su vida en ríos turbios y limosos, donde la visibilidad es corta, sugiere un papel importante de la línea lateral y del olfato, pero es una inferencia del ambiente, no un dato directo del fósil.

9. Cómo se movía. Nadaba cerca del fondo: la forma del cuerpo de la especie mayor, *G. riniensis*, apunta a un pez bentónico, y el conjunto del género se interpreta como nadador de aguas costeras y fluviales, capaz de moverse entre el litoral y el curso de los ríos.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Sus pequeñas placas dentarias indican que no podía con presas grandes: se alimentaba de presas muy pequeñas o de detritos del fondo, y se ha planteado que en ocasiones pudiera aprovechar bivalvos. En la especie grande, las placas trituradoras sugieren una dieta con presas de concha o caparazón duro, como moluscos, crustáceos u otros artrópodos.

11. Comportamiento. Tenemos una de las mejores fotos de familia de un placodermo gracias a *G. riniensis*: en el yacimiento de Waterloo Farm, en Sudáfrica, aparece una serie completa de crecimiento, de crías a adultos, lo que indica que esa especie pasaba todo su ciclo de vida dentro del estuario. En otros lugares del Devónico tardío se ha sugerido que, mientras muchas crías se quedaban en la zona litoral junto a los adultos, otras podían remontar el río, quizá para alejarse de los depredadores. Era, además, el vertebrado más frecuente de Waterloo Farm.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe.

13. Reproducción y crías. Se conocen crías fosilizadas de *G. riniensis* —la foto real de esta ficha

muestra precisamente una cría de Waterloo Farm—, lo que demuestra que los jóvenes vivían en el mismo estuario que los adultos. El modo concreto de reproducción no se ha documentado en este género: Lo que la ciencia aún no sabe.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe, aunque la serie de crecimiento de Waterloo Farm permite al menos ordenar sus etapas de vida por tamaños.

15. Depredadores, rivales y presas. Sus presas eran animales pequeños de fondo, detritos y, en las especies grandes, invertebrados de caparazón duro. Como pez pequeño en la mayoría de sus especies, él mismo sería presa de los grandes depredadores devónicos —otros placodermos mayores, sarcopterigios y tiburones primitivos—; la posible remontada de los ríos por parte de los jóvenes se ha interpretado justamente como una forma de esquivarlos.

16. Adaptaciones. Su gran adaptación fue la versatilidad: un artrodiro capaz de vivir entre el mar costero, los estuarios y los ríos, de alimentarse de casi cualquier cosa pequeña que ofreciera el fondo y de camuflarse con un patrón de color contra-sombreado en aguas turbias. Esa flexibilidad explica que conquistara casi todo el planeta.

17. Evolución y parientes vivos. Como todos los placodermos, se extinguió sin dejar descendientes directos al final del Devónico. Los groenlandaspídidos representan una de las ramas artrodiras de mayor éxito geográfico del periodo, parientes lejanos —en la base de los vertebrados con mandíbulas— de todos los peces y tetrápodos actuales.

18. Descubridor del primer fósil. El género lo estableció Anatol Heintz en 1932, en su estudio de las faunas de peces devónicos del este de Groenlandia, de donde procedían los primeros ejemplares de la especie tipo, *G. mirabilis*.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. Su yacimiento estrella es Waterloo Farm, cerca de Makhanda (antes Grahamstown), en Sudáfrica, donde *G. riniensis* es el pez fósil más frecuente y donde se conserva su serie completa de crecimiento, incluidas las crías. Material del género se estudia y conserva en museos de varios continentes, en coherencia con su distribución mundial.

20. Causa de su desaparición. Desapareció al final del Devónico, con la extinción completa de los placodermos en el marco de las crisis del Devónico tardío (Kellwasser y Hangenberg). Ni siquiera el género artrodiro más viajero del periodo sobrevivió a ese colapso.

21. Debate científico abierto. Siguen abiertas la lista exacta de especies del género —se siguen describiendo formas nuevas, como la belga *G. potyi* en 2015— y la interpretación de su ecología: hasta qué punto las placas bucales servían para triturar presas duras o solo para presas blandas pequeñas, y cómo se repartían crías y adultos entre el litoral y el río en cada población.

22. Dato curioso. Es uno de los poquísimos placodermos de los que se conoce el color en vida: las células pigmentarias conservadas en sus fósiles indican que tenía la parte trasera roja y la delantera blanco-plateada, en un patrón contra-sombreado que lo camuflaba en las aguas turbias y limosas de sus ríos. Y otro récord amable: *G. riniensis* fue el primer vertebrado fósil con un nombre científico derivado del isiXhosa, la lengua local de su yacimiento sudafricano.

GYPIDULA

**Gypidula* Hall, 1867*



Ilustración: Gypidula en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL

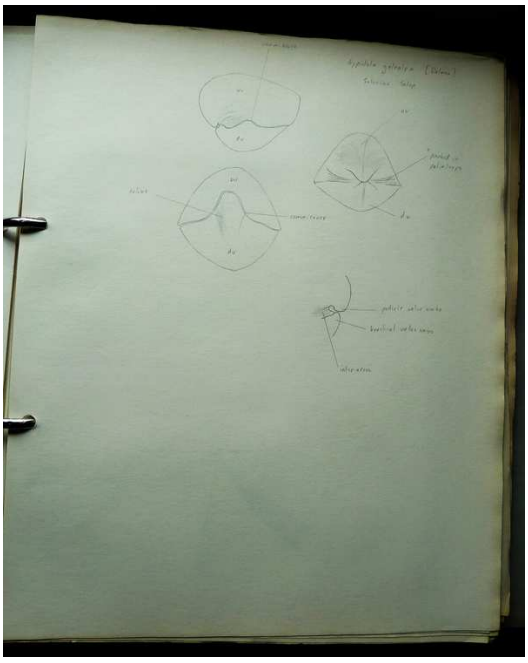


Foto real del fósil: [Notafly, CC BY 4.0].

1. Nombre y significado. Hall erigió *Gypidula* en 1867 sin dejar, en las fuentes consultadas para esta ficha, una explicación clara del origen del nombre, así que su significado exacto es, honestamente, algo que no debe darse por seguro: Lo que la ciencia aún no sabe. La foto real de esta ficha corresponde a *Gypidula galeata*, una de sus especies más citadas.

2. Clasificación. Es un braquiópodo del orden Pentamerida, el grupo de las conchas grandes y fuertemente biconvexas con estructuras internas en forma de cuchara (espondilio). Según la clasificación que se siga aparece en la familia Pentameridae (así en GBIF) o en la familia

Gypidulidae, dentro de la subfamilia Gypidulinae: esa doble ubicación es parte de su debate, y se declara en la sección 21. Como especie tipo se cita *Gypidula typicalis* Amsden, 1953, una designación posterior a la creación del género.

3. Cuándo vivió. Su rango es largo y cruza dos periodos: la Paleobiology Database lo registra desde el Silúrico temprano (primeras apariciones hace unos 443 millones de años) hasta el Devónico tardío (últimas apariciones en el intervalo Fameniense, hasta hace unos 359 millones de años); otros compendios, como la descripción recogida en GBIF, resumen el rango como del Telychiense (Silúrico) al Frasniense (Devónico superior). En este libro entra por su presencia devónica bien documentada, por ejemplo la especie *Gypidula coeymansensis* de las calizas devónicas inferiores de Nueva York.

4. Dónde vivió. Tuvo una distribución muy amplia: Asia, Norteamérica, Europa, el norte de África y Australia, siempre en mares someros de plataforma. En Norteamérica es un fósil recurrente de las calizas silúricas y devónicas de estados como Nueva York, Iowa, Míchigan, Ohio, Misuri y Alaska.

5. Tamaño y peso. No existe una cifra única y fiable de tamaño máximo para el género en las fuentes consultadas: las especies conocidas son conchas de escala centimétrica, propias de un pentamérido mediano, pero dar un número cerrado sería inventarlo. El tamaño y el peso concretos por especie: Lo que la ciencia aún no sabe.

6. Anatomía. Su concha, de calcita, está formada por dos valvas fuertemente biconvexas, de contorno a menudo en forma de lengua, con el umbo de la valva peduncular robusto y curvado. Por dentro guarda la firma de los pentaméridos: un espondilio —una plataforma interna en forma de cuchara donde se anclaban los músculos— y tabiques internos que dividen la cavidad en compartimentos. Como todos los braquiópodos, se alimentaba con el lofóforo, una corona de tentáculos ciliados que llevaba dentro de la concha.

7. Armas y defensas naturales. No tenía armas. Su defensa era pasiva: una concha gruesa y fuertemente convexa que se cerraba herméticamente sobre el animal blando cuando algo lo molestaba, y la vida en bancos densos, donde cada individuo es solo uno entre cientos.

8. Sentidos. Lo que la ciencia aún no sabe. Los braquiópodos actuales carecen de ojos desarrollados y responden sobre todo al tacto y a señales químicas del agua; aplicar ese patrón a *Gypidula* es una inferencia razonable, no un dato del fósil.

9. Cómo se movía. Prácticamente no se movía: era un animal sésil que pasaba su vida adulta fijo al fondo o apoyado sobre el sustrato de las calizas someras. En los pentaméridos, el pedículo que en los jóvenes sirve para sujetarse suele dejar de ser funcional en el adulto, que se mantiene en su sitio por el propio peso y la forma de la concha, con los umbos hacia abajo sobre fondos limosos o arenosos.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Era filtrador: abría ligeramente las valvas y hacía circular el agua con los cilios del lofóforo, reteniendo el plancton y las partículas orgánicas en suspensión de las que se alimentaba. No perseguía ni capturaba nada: su comida llegaba con la corriente.

11. Comportamiento. Su «comportamiento» era el de una colonia sedentaria: los pentaméridos formaban bancos de conchas en calizas de aguas someras, a veces en acumulaciones de cientos de individuos, y *Gypidula* aparece una y otra vez en listados faunísticos como componente habitual de esas comunidades de plataforma. Más allá de eso, su conducta no es observable en el

registro fósil.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe. No hay ninguna evidencia de comunicación entre individuos en los braquiópodos fósiles.

13. Reproducción y crías. Lo que la ciencia aún no sabe para este género. Por el patrón de los braquiópodos actuales se supone reproducción sexual con liberación de gametos al agua y una larva nadadora de vida corta que luego se fija al fondo, pero nada de eso se ha documentado en *Gypidula*.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe.

15. Depredadores, rivales y presas. No tenía presas: era filtrador. Sus depredadores habrían sido los animales capaces de abrir o perforar conchas en los mares silúricos y devónicos —otros invertebrados y peces de fondo—, y sus rivales, los demás filtradores sésiles (otros braquiópodos, briozoos y corales) con los que competía por el espacio en el fondo y el alimento en suspensión.

16. Adaptaciones. Su adaptación era la economía total: una concha gruesa y autoportante, un interior dividido que anclaba una musculatura potente para abrir y cerrar las valvas, y una vida en bancos sobre fondos blandos sin necesidad de moverse ni de gastar energía en buscar comida. Con ese diseño, el linaje se mantuvo en los mares durante más de 80 millones de años.

17. Evolución y parientes vivos. Los pentaméridos se extinguieron en el Devónico, así que *Gypidula* no tiene descendientes directos. Los braquiópodos sí sobreviven hoy —unas pocas centenas de especies, como los rinconélidos y terebratúlidos actuales—, pero son parientes lejanos dentro del mismo filo, la sombra de un grupo que en el Paleozoico dominaba los fondos marinos.

18. Descubridor del primer fósil. El género lo erigió James Hall en 1867, en el volumen IV de su *Palaeontology of New York*, la obra monumental con la que se describió la fauna fósil del Paleozoico norteamericano. Hall trabajó sobre las colecciones recogidas en los levantamientos geológicos del estado de Nueva York, no sobre un único hallazgo personal.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. No tiene un ejemplar único y célebre como otros géneros de este libro: su fama es la del fósil útil y ubicuo, citado en decenas de listas faunísticas estatales de EE. UU. La foto real de esta ficha, de *Gypidula galeata*, procede de las colecciones de paleontología expuestas en Londres; ejemplares del género forman parte de las colecciones de referencia de museos y servicios geológicos norteamericanos y europeos.

20. Causa de su desaparición. Dejó de existir en el Devónico, junto con el resto del orden Pentamerida, que no cruzó al Carbonífero. Su desaparición se enmarca en las crisis del Devónico tardío, que golpearon con dureza a las comunidades de plataforma y arrecife; una causa específica para el género: Lo que la ciencia aún no sabe.

21. Debate científico abierto. Tiene dos frentes honestos. El taxonómico: las clasificaciones modernas no se ponen de acuerdo en si *Gypidula* pertenece a Pentameridae o constituye con sus afines la familia Gypidulidae, y la lista de especies válidas —se han descrito decenas de nombres— sigue revisándose. El cronológico: las fuentes difieren en el final de su rango, que GBIF cierra en el Frasniense y la Paleobiology Database prolonga hasta el Fameniense. Además, es un género sin página propia en Wikipedia, señal de lo poco divulgado que está pese a su abundancia fósil.

22. Dato curioso. *Gypidula* es un campeón de la discreción: acumula más de 600 ocurrencias registradas en la Paleobiology Database y aparece en las listas de fósiles de medio Estados Unidos, pero casi nadie fuera de la paleontología de braquiópodos conoce su nombre. Abundancia total, fama cero.

HALYSITES

**Halysites catenularia* (Linnaeus, 1767) — «coral cadena»*



Ilustración: Halysites en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL



Foto real del fósil.

1. Nombre y significado. *Halysites* viene del griego *halysis*, «cadena», y es un nombre que se explica solo: sus tubos calcáreos crecen uno junto a otro formando cadenas que se dividen y se vuelven a unir, como los eslabones de una red tendida sobre el fondo del mar. Por eso todo el mundo lo conoce como el «coral cadena». La especie tipo, *Halysites catenularia*, refuerza la misma idea: *catenularia* significa «de cadenita».

2. Clasificación. Es un cnidario de la clase Anthozoa, dentro de los corales tabulados (orden Tabulata), familia Halysitidae. El género fue establecido por Gotthelf Fischer von Waldheim en el

siglo XIX (las fuentes consultadas difieren entre 1813 y 1828 como año de la publicación; ver la sección 21). La especie tipo es *Halysites catenularia* (Linnaeus, 1767), descrita originalmente por Linneo en el siglo XVIII. Se conocen alrededor de una decena de especies, como *H. junior*, *H. senior* y *H. regularis*.

3. Cuándo vivió. Es un coral de larga trayectoria: su registro va del Ordovícico tardío a la frontera entre el Silúrico y el Devónico. Wikipedia, a partir de la Paleobiology Database, da un rango de 449,5 a 412,3 millones de años, lo que ya roza el Devónico temprano. Otras fuentes, como la Encyclopaedia Britannica, cierran el género al final del Silúrico (hace unos 419 millones de años). La discrepancia se declara abiertamente en la sección 21; en cualquier caso, su época dorada fue el Silúrico.

4. Dónde vivió. Sus fósiles han aparecido en sedimentos marinos de Norteamérica, Europa, Asia y Australia: fue un género de distribución prácticamente mundial en los mares cálidos y poco profundos de su tiempo. Lugares clásicos son las calizas silúricas de Gotland (Suecia), de Ohio y Kentucky (Estados Unidos) y de Canadá.

5. Tamaño y peso. Las colonias van desde menos de un centímetro hasta varias decenas de centímetros de diámetro. Cada tubo individual (coralito) es diminuto: su abertura mide en torno a 2 milímetros. El peso de una colonia viva no se conoce; solo se conserva su esqueleto de calcita.

6. Anatomía. La colonia está formada por tubos ovalados de calcita, unidos lateralmente en filas de uno solo, como eslabones. Entre tubo y tubo puede intercalarse un tubito más pequeño. Dentro de cada tubo, el pólipo vivía sobre una serie de pisos horizontales llamados tábulas, que dan nombre a todo el grupo de los tabulados. Los septos (las láminas radiales típicas de otros corales) están ausentes o reducidos a espinas diminutas e inconspicuas. Las cadenas, al dividirse y reencontrarse, encierran espacios vacíos que se rellenaban de sedimento.

7. Armas y defensas naturales. Como los demás corales, sus pólipos contaban con células urticantes (nematocistos) en los tentáculos para capturar presas diminutas y disuadir a quien intentara comérselos. Su otra defensa era el propio esqueleto de calcita: una fortaleza mineral compartida por toda la colonia.

8. Sentidos. Un pólipo de coral carece de ojos y de cerebro; percibe el mundo por células sensibles a la luz, al contacto y a las sustancias disueltas en el agua, suficientes para retraer los tentáculos ante una amenaza. No hay datos específicos de *Halysites*: esto se infiere de los corales en general.

9. Cómo se movía. No se movía: la colonia vivía fija al fondo (sésil) desde que la larva se asentaba. Solo la fase larvaria, la plánula, era nadadora y viajaba con las corrientes antes de fundar una colonia nueva.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Se alimentaba de plancton. Cada pólipo asomaba por la boca de su tubo y capturaba con los tentáculos las partículas y los organismos diminutos que pasaban con la corriente, tal como hacen hoy los corales filtradores.

11. Comportamiento. Era un constructor paciente: la colonia crecía tubo a tubo, extendiendo sus cadenas sobre el fondo y contribuyendo, junto a otros corales y estromatoporoideos, a edificar los arrecifes paleozoicos. Competía por el espacio y la luz con sus vecinos del arrecife, creciendo por encima del sedimento que amenazaba con enterrarlo.

12. Comunicación. No existía comunicación entre colonias. Dentro de la colonia, los pólipos

vecinos estaban conectados por tejido vivo sobre el esqueleto compartido, de modo que la colonia funcionaba como un solo organismo integrado.

13. Reproducción y crías. Como en los corales actuales, se supone una doble vía: reproducción sexual con larvas plánulas que el agua dispersaba, y crecimiento asexual por gemación, añadiendo tubos nuevos a la cadena. No hay observación directa posible en un fósil: es una inferencia a partir de sus parientes.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe. Una colonia de coral puede seguir creciendo durante muchos años mientras las condiciones acompañen, pero no existe ningún método para contar los años de vida de *Halysites*.

15. Depredadores, rivales y presas. Sus presas eran el plancton y las partículas orgánicas del agua. Sus rivales eran los demás organismos del arrecife que competían por el mismo espacio sobre el fondo. Como depredadores cabe imaginar peces y artrópodos de los mares silúricos capaces de picotear pólipos, aunque no hay evidencia directa de depredación sobre este género.

16. Adaptaciones. Su gran idea evolutiva es la cadena: al crecer en filas enlazadas en vez de en masas compactas, la colonia dejaba pasar el agua y el sedimento entre los eslabones, ocupaba mucho espacio con poco material calcáreo y podía extenderse rápido sobre fondos blandos donde una masa pesada se hundiría.

17. Evolución y parientes vivos. Los corales tabulados se extinguieron por completo al final del Pérmico. Los parientes vivos más cercanos de *Halysites* son los corales pétreos actuales (escleractinios) y las anémonas, que heredaron el mismo plan corporal de pólipo con tentáculos, aunque pertenecen a linajes distintos.

18. Descubridor del primer fósil. La especie tipo fue descrita por Carlos Linneo en 1767, a partir de material europeo conocido desde los inicios de la historia natural. El género lo formalizó después Gotthelf Fischer von Waldheim. *Halysites* es, de hecho, uno de los corales fósiles conocidos desde hace más tiempo: aparece en los gabinetes de curiosidades del siglo XVIII.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. Los ejemplares de *Halysites catenularia* de Gotland y de Norteamérica son clásicos de los museos de historia natural de Europa y Estados Unidos; la foto real que acompaña esta ficha procede de un ejemplar de colección museística. También es un fósil frecuente en las calizas de Louisville (Kentucky) y en la isla de Gotland.

20. Causa de su desaparición. El género desapareció hacia el final del Silúrico o en los inicios del Devónico, según la fuente que se siga, mucho antes de la gran crisis arrecifal del Devónico tardío. No se conoce una causa única: lo más probable es un declive gradual ligado a cambios en los mares epicontinentales y a la competencia dentro de los arrecifes. La causa exacta: lo que la ciencia aún no sabe.

21. Debate científico abierto. El debate inmediato es cronológico: ¿llegó *Halysites* al Devónico, como sugiere el rango de la Paleobiology Database (hasta 412,3 Ma), o se extinguió al cerrar el Silúrico, como afirma la Encyclopaedia Britannica? A ello se suma la fecha exacta del género de Fischer von Waldheim (1813 frente a 1828 según la fuente). Resolverlo exige revisar los ejemplares más jóvenes atribuidos al género.

22. Dato curioso. Su red de cadenas engañó a más de un coleccionista antiguo: pulido en la roca, *Halysites* parece una malla o una cota de malla en miniatura, y hoy sus secciones pulidas se usan incluso como piedra ornamental.

HARPES

**Harpes macrocephalus* Goldfuss, 1839*



Ilustración: Harpes en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL



Foto real del fósil.

1. Nombre y significado. *Harpes* toma su nombre del griego *harpe*, la hoz o espada curva, en alusión a la forma de su enorme escudo cefálico. Pero quien lo ve lo entiende mejor con una imagen doméstica: su cabeza es una visera gigante, un ala ancha y perforada que rodea el cuerpo como el ala de un sombrero. La especie tipo, *macrocephalus*, significa literalmente «cabeza grande», y no exagera.

2. Clasificación. Es un trilobite del orden Harpetida, familia Harpetidae: uno de los últimos grandes linajes de trilobites, especializado en la vida sobre el fondo. La especie tipo del género es

Harpes macrocephalus Goldfuss, 1839, del Devónico medio de la región alemana del Eifel. La foto real de esta ficha corresponde a *Harpes perradiatus*, una especie marroquí muy citada del mismo género.

3. Cuándo vivió. *Harpes* es un género del Devónico, sobre todo del Devónico inferior y medio (aproximadamente 419–388 millones de años). La familia de los harpétidos resistió hasta el Devónico tardío: los últimos harpétidos conocidos son del Frasniense, ya en plena crisis que diezmó a los trilobites.

4. Dónde vivió. Sus fósiles aparecen en los mares devónicos de Europa (el Eifel alemán es la localidad clásica de la especie tipo) y del norte de África: los ejemplares de Marruecos —Jorf, Hmar Lakhdad, la región de Zagora— son famosos en todo el mundo por su abundancia y su conservación.

5. Tamaño y peso. Era un trilobite pequeño: los ejemplares completos medidos en colecciones rondan los 2 a 4,5 centímetros de largo (un ejemplar de Hmar Lakhdad mide 46 mm de largo por 32 mm de ancho, contando la visera). El peso en vida sería de apenas unos gramos.

6. Anatomía. Casi todo él es cabeza: el cefalón, semicircular y abovedado, está rodeado por un ala ancha (el limbo o «visera») atravesada por hileras de poros diminutos. Los ojos, pequeños, se sitúan hacia atrás sobre el escudo. Detrás de esa desmesura vienen un tórax corto de segmentos articulados y un pigidio (la cola) muy pequeño. Bajo el cuerpo llevaba numerosas patas finas articuladas, como el resto de los trilobites.

7. Armas y defensas naturales. No tenía armas ofensivas. Su defensa era el propio escudo: una visera ancha y curvada que le servía de pala y de casco sobre el fondo blando, además del exoesqueleto mineralizado típico de los trilobites. A diferencia de otros trilobites, no consta que pudiera enrollarse por completo como una cochinilla.

8. Sentidos. Tenía ojos compuestos pequeños, situados en la parte alta y posterior del cefalón, con los que captaría luz y movimiento sobre el fondo. Los poros de la visera han llevado a proponer que el ala cefálica albergaba también funciones sensoriales, aunque su papel exacto se discute (ver la sección 21).

9. Cómo se movía. Caminaba sobre el fondo marino con sus patas articuladas. La gran visera curva pudo funcionar como un esquí o una pala que repartía su peso sobre el lodo blando y le impedía hundirse, de modo parecido a como una raqueta de nieve sostiene a quien camina sobre nieve fresca.

10. Dieta y cómo conseguía comida. La hipótesis más extendida lo presenta como un filtrador o recolector de partículas: con las patas removería el sedimento y conduciría las partículas orgánicas hacia la boca, situada bajo el cefalón, usando la visera como una cámara de filtrado. Los estudios sobre harpétidos y trilobites de visera análoga (como los trinucleidos) apoyan esta idea, sin que sea definitiva.

11. Comportamiento. Se le imagina como un habitante tranquilo del fondo, avanzando despacio sobre el lodo en busca de partículas comestibles entre los granos de sedimento. Como todos los trilobites, crecía mudando el exoesqueleto: las mudas abandonadas son parte de su registro fósil.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe. No hay ninguna evidencia de comunicación entre individuos de *Harpes*; como otros artrópodos marinos, cualquier intercambio sería químico, a través del agua.

13. Reproducción y crías. No se conocen huevos ni crías atribuibles a *Harpes*. Por comparación con otros trilobites, se supone que ponía huevos de los que salían larvas diminutas (protaspis) que pasaban por varias mudas antes de alcanzar la forma adulta con su visera característica.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe. En otros trilobites se ha estimado una vida de algunos años a partir de las series de mudas, pero no existe un estudio así para este género.

15. Depredadores, rivales y presas. Sus «presas» eran las partículas orgánicas y los microorganismos del sedimento. En los mares devónicos, un trilobite de pocos centímetros era alimento potencial de peces acorazados, de cefalópodos y de otros artrópodos mayores; existen ejemplares de harpétidos marroquíes con daños en el borde cefálico que se interpretan como marcas de un encuentro del que el animal salió vivo.

16. Adaptaciones. La visera perforada es su adaptación estrella: una estructura ligera pero resistente que ampliaba su superficie de apoyo sobre el fondo blando, protegía las patas y la boca, y quizá participaba en la alimentación por filtrado. Es uno de los diseños corporales más extremos de todos los trilobites.

17. Evolución y parientes vivos. Los harpétidos fueron uno de los últimos grupos de trilobites en diversificarse, ya en plena decadencia del grupo. Los trilobites no dejaron descendientes: sus parientes vivos más cercanos son los demás artrópodos, como los cangrejos de herradura, las arañas de mar y los crustáceos.

18. Descubridor del primer fósil. La especie tipo fue descrita por el paleontólogo alemán Georg August Goldfuss en 1839, a partir de material del Eifel; el ejemplar tipo figurado por Bronn era un individuo enrollado, y el monte Auberg, junto a Gerolstein, sigue siendo la localidad con más ejemplares completos de *H. macrocephalus*, aunque sean rarísimos en cualquier otro sitio.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. Los *Harpes* de Marruecos (de especies como *H. perradiatus*, el de la foto real de esta ficha) se exhiben en museos de historia natural de todo el mundo y son piezas muy codiciadas por los coleccionistas. Los ejemplares del Eifel pueden verse en colecciones alemanas, como las de Bonn y Gerolstein.

20. Causa de su desaparición. Los harpétidos desaparecieron en el Devónico tardío, en el contexto de las crisis de extinción de ese periodo (los eventos Kellwasser del Frasniense), que golpearon con especial dureza a las faunas del fondo marino. *Harpes* no superó esa etapa de colapso de los ecosistemas arrecifales y de fondo.

21. Debate científico abierto. La función de la visera sigue abierta: ¿filtro para alimentarse, pala para no hundirse en el lodo, órgano sensorial o todo a la vez? También está en revisión la taxonomía de los *Harpes* marroquíes: hay material de Jorf que «aún espera un estudio definitivo» y podría corresponder a especies nuevas o a variantes de *H. perradiatus*.

22. Dato curioso. Su visera está tan desproporcionada que, en un ejemplar típico, el escudo cefálico con su ala puede ocupar más de la mitad de la longitud total del animal: *Harpes* es, literalmente, un trilobite que es casi todo cabeza.

HEDDLEICHTHYS

**Heddleichthys dalgleisiensis* (Anderson, 1859)*



Ilustración: Heddleichthys en vida (reconstrucción).

1. Nombre y significado. *Heddleichthys* combina un nombre propio escocés, Heddle, con el griego *ichthys*, «pez»: es el «pez de Heddle», en homenaje a la tradición geológica escocesa del Old Red Sandstone. Su única especie segura, *dalgleisiensis*, hace referencia a Dalgleish y a los materiales clásicos de la localidad de Dura Den, en Fife (Escocia).

2. Clasificación. Es un pez sarcopterigio (de aletas lobuladas), de la familia Tristichopteridae, el mismo grupo de *Eusthenopteron*. El género lo erigió Daniel Snitting en 2009 (Acta Zoologica 90: 273–284) para un material escocés que antes había dado vueltas por varios géneros: había sido asignado sucesivamente a *Glyptopomus*, a *Gyroptychius* y a *Eusthenopteron* —de ahí que en la literatura antigua aparezca como «*Eusthenopteron dalgleisiensis*»—. Snitting demostró que ninguna de esas asignaciones era válida y le dio género propio. Es un tristichoptérido derivado, el primero descrito en Gran Bretaña.

3. Cuándo vivió. Vivió al final del Devónico, en el Fameniense (aproximadamente 372–359 millones de años), la última edad del periodo, justo antes de la gran extinción que cerró la «era de los peces».

4. Dónde vivió. Solo se conoce de la Formación Dura Den, en el Midland Valley de Escocia. Dura Den es una localidad legendaria del Devónico escocés, famosa desde el siglo XIX por sus peces fósiles conservados en tres dimensiones dentro de nódulos y areniscas.

5. Tamaño y peso. El tamaño total del animal: lo que la ciencia aún no sabe con precisión. El material conocido es sobre todo craneal —el holotipo es un cráneo conservado en tres dimensiones— y no se ha preservado material endoesquelético postcraneal que permita reconstruir la longitud completa. Sus parientes tristichoptéridos derivados eran peces grandes, pero asignarle una cifra concreta a *Heddleichthys* sería inventarla.

6. Anatomía. Snitting lo definió por una mezcla de rasgos derivados y primitivos. Entre los

derivados: colmillos sinfisarios en la mandíbula (dentario), pseudocolmillos en el premaxilar, una aleta caudal simétrica en forma de diamante, una expansión posterodorsal baja del maxilar y la serie pineal (los huesecillos del techo craneal entre los ojos) en forma de cometa y desplazada hacia atrás. Entre los primitivos: el postorbital y el yugal llegan al borde de la órbita, y el parasfenoides conserva una quilla ventral. El cráneo del holotipo se estudió con tomografía computarizada, que reveló los huesos internos (entopterigoides, vómeres, parasfenoides) pese a que los huesos externos están mal conservados y con suturas poco visibles.

7. Armas y defensas naturales. Sus armas eran la boca: colmillos verdaderos en la sínfisis de la mandíbula y pseudocolmillos en el premaxilar, un equipo de depredador hecho para sujetar presas escurridizas. Como defensa, el tamaño y las escamas gruesas propias de los tristichoptéridos.

8. Sentidos. Como los demás peces óseos de su época, dispondría de vista, olfato y línea lateral para percibir vibraciones en el agua. La posición posterior de la serie pineal sugiere que el órgano pineal (sensible a la luz) ocupaba un lugar retrasado en el cráneo, un rasgo que precisamente ayuda a distinguir al género.

9. Cómo se movía. Nadaba como un gran pez de aletas lobuladas: impulso de la cola —simétrica y en forma de diamante, un diseño de nadador activo— y aletas pectorales y pélvicas carnosas, con huesos internos, que funcionaban como remos y estabilizadores.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Era un depredador de peces: los colmillos sinfisarios y los pseudocolmillos premaxilares son la firma de un tristichoptérido que emboscaba o perseguía a otros peces y los retenía entre los dientes. No hay contenidos estomacales conocidos: la dieta se infiere de la dentición.

11. Comportamiento. Lo que la ciencia aún no sabe en detalle. Por su anatomía se le reconstruye como un depredador solitario de las aguas dulces o salobres de Dura Den, en la cúspide de su ecosistema junto a otros grandes sarcopterigios famennienses.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe. Ningún fósil de *Heddleichthys* conserva información sobre comportamiento social o comunicación.

13. Reproducción y crías. Lo que la ciencia aún no sabe. No se conocen huevos, juveniles ni ejemplares en desarrollo de este género; por comparación con otros tristichoptéridos, se supone una reproducción típica de pez óseo con puesta de huevos en el agua.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe. Sin material postcraneal ni estudios de crecimiento en escamas u otolitos, no hay forma de estimarla.

15. Depredadores, rivales y presas. Sus presas serían los peces menores de Dura Den. Como tristichoptérido derivado y grande, ocupaba un nivel alto de la red trófica; sus rivales eran los demás depredadores del mismo ambiente. Depredadores por encima de él: no consta ninguno en su localidad.

16. Adaptaciones. Su rasgo más llamativo es la combinación de novedad y arcaísmo en un mismo cráneo: colmillos y cola de diseño avanzado conviven con huesos de disposición primitiva. Esa mezcla es justo lo que lo convierte en una pieza clave para entender cómo los tristichoptéridos derivados se dispersaron entre continentes al final del Devónico.

17. Evolución y parientes vivos. Los tristichoptéridos están en la rama de los sarcopterigios que

conduce a los tetrápodos: son primos cercanos del linaje que acabaría saliendo a tierra. Sus parientes vivos lejanos son los celacantos y los peces pulmonados. *Heddleichthys* apoya la idea de que, en el Devónico tardío, la dispersión de estos peces entre Gondwana y Laurusia fue amplia: hay tristichoptéridos derivados en casi todos los continentes.

18. Descubridor del primer fósil. El material procede de las colecciones clásicas de Dura Den reunidas en el siglo XIX; la especie había sido nombrada en 1859 (Anderson) y pasó más de un siglo atribuida a otros géneros hasta que Daniel Snitting la reestudió y erigió el género en 2009, con el cráneo tridimensional como holotipo escaneado por tomografía.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. La pieza clave es el holotipo: un cráneo conservado en tres dimensiones procedente de Dura Den, célebre por haberse estudiado con escáner TC. El material de referencia del género se conserva en colecciones geológicas escocesas. No se localizó una foto libre del fósil en esta pasada (ver la lista de revisión).

20. Causa de su desaparición. Como todos los tristichoptéridos, desapareció en la extinción de finales del Devónico (el evento Hangenberg, en el límite Devónico–Carbonífero), que acabó con los grandes peces de aletas lobuladas de agua dulce y con los placodermos. Nadie del grupo cruzó al Carbonífero.

21. Debate científico abierto. Su propia historia es el debate: el material estuvo más de un siglo repartido entre *Glyptopomus*, *Gyroptychius* y *Eusthenopteron*. La validez del género descansa en la combinación única de rasgos que documentó Snitting en 2009; cualquier material nuevo de Dura Den seguirá poniendo a prueba esa separación. Además, su posición exacta dentro de los tristichoptéridos derivados sigue ajustándose con cada análisis filogenético.

22. Dato curioso. Es un pez con tres pasaportes falsos: antes de tener nombre propio en 2009, sus fósiles fueron publicados como miembros de otros tres géneros distintos. Y su cráneo, escondido en la roca durante 360 millones de años, reveló sus huesos internos sin necesidad de romperlo: lo «diseccionó» un escáner de tomografía computarizada.

HELIOLITES

**Heliolites* Dana, 1846*



Ilustración: Heliolites en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL



Foto real del fósil.

1. Nombre y significado. *Heliolites* combina el griego *helios*, «sol», con *lithos*, «piedra»: la «piedra del sol», por el aspecto radiante de sus coralitos, que se abren sobre la superficie de la colonia como pequeños soles con rayos. Es uno de los géneros de coral más grandes y heterogéneos del Paleozoico.

2. Clasificación. Es un cnidario antozoo del grupo de los tabulados, orden Heliolitida y familia Heliolitidae: los heliolítidos son una rama propia, a medio camino en aspecto entre los tabulados y los rugosos. El género lo erigió James Dwight Dana en 1846. Wikipedia lo describe sin rodeos

como «un género grande y heterogéneo», una advertencia de que probablemente agrupa formas que algún día se separarán. Por cautela, esta ficha no fija una especie tipo concreta.

3. Cuándo vivió. Su registro abarca del Ordovícico al Devónico (aproximadamente 485–359 millones de años en el rango completo del género): más de cien millones de años de historia, con especial abundancia en el Silúrico y presencia destacada en el Devónico, por ejemplo en el Miembro Wellin de la Formación Hanonet de Bélgica.

4. Dónde vivió. Cosmopolita: se han encontrado ejemplares en capas del Ordovícico al Devónico de Norteamérica, Europa, África, Asia y Australia. Vivía en mares cálidos y someros, integrado en las comunidades de arrecife y de fondo blando de cada continente paleozoico.

5. Tamaño y peso. Forma colonias masivas, a menudo hemisféricas o en forma de cúpula, que van de unos pocos centímetros a masas considerables según la especie. Cada coralito individual mide apenas unos milímetros. El peso de una colonia viva no se puede conocer: solo queda su esqueleto calcáreo.

6. Anatomía. Su seña de identidad está entre coralito y coralito: un tejido esquelético común y muy desarrollado, el cenenquima, surcado por tubitos verticales; alrededor de cada coralito se cuentan típicamente entre 14 y 17 de esos túbulos. Cada coralito es la copa de piedra donde vivía un pólipo, con sus propios septos cortos. El resultado, en superficie, es una cúpula salpicada de pequeñas «flores» regulares separadas por una red de tubitos.

7. Armas y defensas naturales. Los pólipos se defendían y capturaban alimento con nematocistos, las células urticantes de los cnidarios. La colonia entera ganaba protección con su masa calcárea: un domo de piedra difícil de atacar para cualquier picoteador del arrecife.

8. Sentidos. Sin ojos ni sistema nervioso central: cada pólipo respondía a la luz, al tacto y a la química del agua con células sensoriales repartidas por sus tentáculos y su disco oral. Se ha debatido si los heliolítidos albergaban algas fotosimbiontes, lo que habría hecho a la colonia sensible al ciclo de luz de un modo muy parecido al de los corales actuales (ver la sección 21).

9. Cómo se movía. La colonia era sésil, fija al fondo de por vida. Solo sus larvas nadaban, llevadas por las corrientes hasta asentarse y fundar una colonia nueva.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Cada pólipo capturaba plancton y partículas con los tentáculos. Si se confirma la hipótesis de la fotosimbiosis, la colonia habría tenido una segunda despensa: los azúcares producidos por algas simbiontes dentro de sus tejidos, como ocurre en los corales arrecifales de hoy.

11. Comportamiento. Era un constructor de cúpulas: la colonia crecía hacia arriba y hacia los lados, manteniendo a los pólipos en la superficie iluminada y enterrando bajo nuevo esqueleto las partes viejas. En lugares como Wellin (Bélgica) llegó a ser tan abundante que dominaba tramos enteros del fondo devónico.

12. Comunicación. No hay comunicación entre colonias. Dentro de la colonia, los pólipos estaban unidos por tejido vivo que recorría el cenenquima, integrando el conjunto como un superorganismo.

13. Reproducción y crías. Se infiere el patrón general de los corales: reproducción sexual con larvas plánulas dispersadas por el agua, y crecimiento asexual por gemación de nuevos coralitos sobre la cúpula. No hay datos directos en el fósil.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe. Una cúpula grande representa años —quizá décadas— de crecimiento continuo, pero no existe un reloj fiable para fechar la vida de una colonia concreta.

15. Depredadores, rivales y presas. Sus presas: el plancton. Sus rivales: los demás constructores del arrecife —otros corales, estromatoporoideos, briozoos— que disputaban el mismo espacio y la misma luz. Sobre depredación directa no hay evidencias conservadas para este género.

16. Adaptaciones. El cenenquima tubular es su innovación: un «andamiaje» vivo entre coralitos que daba cohesión a la colonia, permitía formas masivas y hemisféricas y elevaba a los pólipos por encima del sedimento. Con esa arquitectura, *Heliolites* prosperó en ambientes arrecifales y también en fondos menos agitados.

17. Evolución y parientes vivos. Los heliolítidos se extinguieron al final del Devónico y no dejaron descendientes. Sus parientes vivos más próximos son los demás antozoos: corales pétreos y anémonas actuales, herederos del mismo cuerpo de pólipo con simetría radial.

18. Descubridor del primer fósil. El género lo formalizó James Dwight Dana en 1846, en plena era de las grandes expediciones naturalistas. Los corales heliolítidos, sin embargo, se coleccionaban desde antes en las calizas silúricas europeas, donde sus cúpulas llamaban la atención de los primeros geólogos.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. Hay ejemplares expuestos en museos de todo el mundo: la foto real de esta ficha muestra un ejemplar de colección fotografiado por Didier Descouens; también son conocidos los de Gotland (Suecia) y los del Museo de Historia Natural de Shanghai, fotografiado en su vitrina. En Bélgica, el material del Miembro Wellin es referencia obligada para el Devónico.

20. Causa de su desaparición. Los heliolítidos desaparecieron con la crisis de los arrecifes del Devónico tardío: los eventos de extinción del Frasniense–Fameniense (Kellwasser y Hangenberg) derrumbaron los ecosistemas arrecifales de los que *Heliolites* formaba parte, y el género no llegó al Carbonífero.

21. Debate científico abierto. Hay dos frentes: el taxonómico —Wikipedia lo califica de «grande y heterogéneo», y es probable que esconda varios géneros bajo un solo nombre— y el ecológico: estudios recientes (2023) han intentado deducir si los heliolítidos eran fotosimbiontes como los corales actuales, algo que cambiaría la interpretación de su papel en los arrecifes paleozoicos.

22. Dato curioso. Cada «sol» de su superficie está rodeado por un anillo de 14 a 17 tubitos del cenenquima: ese número, contado al microscopio en una lámina delgada de roca, es una de las claves que usan los paleontólogos para reconocer al género.

HELIOPHYLLUM

**Heliophyllum* Dana, 1846 — «coral sol»*



Ilustración: Heliophyllum en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL



Foto real del fósil.

1. Nombre y significado. *Heliophyllum* une *helios*, «sol», con *phyllon*, «hoja» o «lámina»: las «láminas del sol», por sus septos, las láminas radiales que se abren dentro de cada copa como los rayos de un sol de piedra. De ahí su apodo divulgativo de «coral sol». Es uno de los corales rugosos más emblemáticos del Devónico.

2. Clasificación. Es un cnidario antozoo del orden Rugosa, los corales «rugosos» o «de cuerno», grupo hermano lejano de los corales actuales. El género lo erigió James Dwight Dana en 1846. La mayoría de sus especies eran solitarias, aunque también formó colonias. Su especie más famosa

es *Heliophyllum halli* Milne-Edwards & Haime, 1850, el clásico coral del Devónico medio de Nueva York. Por cautela documental, esta ficha no fija la especie tipo del género.

3. Cuándo vivió. Existió predominantemente en el Devónico (aproximadamente 419–359 millones de años), la gran época de los corales rugosos como constructores de arrecife. *H. halli* es característico del Devónico medio (Grupo Hamilton) y se ha citado incluso en la Formación Floresta, en el Altiplano Cundiboyacense de Colombia.

4. Dónde vivió. Tuvo una distribución muy amplia en los mares devónicos: Norteamérica (el estado de Nueva York es su patria clásica, con las formaciones del Grupo Hamilton y las calizas de Columbus, en Ohio), Sudamérica (Colombia) y otros continentes. Es un fósil guía del Devónico medio norteamericano.

5. Tamaño y peso. Las formas solitarias tienen copas de unos pocos centímetros de diámetro y cuernos que alcanzan decenas de centímetros en los rugosos mayores; las colonias forman montículos (la Kentucky Geological Survey lo describe como un coral colonial «en forma de montículo») de decenas de centímetros a más. El peso en vida no se conserva: solo queda el esqueleto de calcita.

6. Anatomía. Cada coralito es una copa (cáliz) de calcita con dos juegos de septos radiales —mayores y menores— que se insertan en un patrón cuádruple característico de los rugosos; en el fondo de la copa se apilan plataformas transversales. El pólipo vivía en lo alto de esa copa, con su corona de tentáculos asomando por la abertura. Los ejemplares solitarios adoptan a menudo forma de cuerno curvado; los coloniales se agrupan en montículos donde cada pólipo ocupa su propio cáliz, visible como un hueco en la superficie.

7. Armas y defensas naturales. Usaba los nematocistos de sus tentáculos para aturdir a sus presas, como señala la propia descripción divulgativa del género: células urticantes que disparan un aguijón microscópico. Su defensa pasiva era la copa de calcita, a la que el pólipo podía retraerse.

8. Sentidos. Sin ojos ni cerebro: percepción por células fotosensibles y táctiles, suficiente para abrir los tentáculos a la captura y cerrarse ante una sombra o un contacto extraño. Es el patrón general de los corales, inferido también para los rugosos.

9. Cómo se movía. Sésil de adulto: el solitario quedaba tumbado sobre su cuerno en el fondo, y la colonia, fija a su montículo. Solo la larva plánula viajaba con las corrientes.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Era un cazador en miniatura: extendía los tentáculos, aturdía con los nematocistos a los pequeños crustáceos y larvas que pasaban, y los conducía a la boca central. También captaría partículas orgánicas en suspensión.

11. Comportamiento. Los estudios sobre *H. halli* en Nueva York pintan un coral oportunista: predominantemente solitario, pero capaz de volverse colonial —en formas ramificadas y en masas— cuando el ambiente lo favorecía. Oliver (1997) interpretó que las poblaciones coloniales del Givetiense derivaron varias veces, de forma independiente, de antepasados solitarios de *H. halli*: no era una sola colonia «inventada» una vez, sino un truco repetido.

12. Comunicación. No existía entre individuos solitarios. En las colonias, los pólipos vecinos compartían la estructura común y crecían coordinados sobre el mismo montículo, sin que pueda hablarse de comunicación en sentido animal.

13. Reproducción y crías. Se infiere el patrón de los corales: puesta de gametos al agua, larva plánula nadadora y metamorfosis sobre el fondo. En las formas coloniales se sumaba el crecimiento por gemación, con nuevos cálices brotando de los viejos, algo bien visible en especies «con brotes» del género.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe. Los anillos de crecimiento de los rugosos han alimentado estudios clásicos sobre la duración del día en el Devónico, pero la vida total de un individuo de *Heliophyllum* no se ha calculado.

15. Depredadores, rivales y presas. Sus presas eran el zooplancton y los pequeños invertebrados que aturdía con los tentáculos. Sus rivales, los demás organismos del fondo devónico que competían por espacio. Como enemigos cabe citar a los peces y artrópodos picoteadores del arrecife; es frecuente encontrar su esqueleto ya sin vida cubierto de incrustantes (briozoos y microcónquidos), lo que cuenta más de su «segunda vida» como sustrato que de sus depredadores.

16. Adaptaciones. Su doble vida —solitario o colonial según el ambiente— es su gran adaptación: flexibilidad ecológica. El esqueleto de calcita con septos fuertes, además, se fosiliza de maravilla, y por eso *Heliophyllum* se convirtió en uno de los fósiles devónicos mejor conocidos.

17. Evolución y parientes vivos. Los rugosos desaparecieron por completo en la extinción de finales del Pérmico. Los corales actuales (escleractinios) no descienden de ellos, aunque ocuparon su lugar: los parientes vivos más cercanos de *Heliophyllum* son los antozoos modernos en conjunto, anémonas incluidas.

18. Descubridor del primer fósil. El género lo erigió Dana en 1846. La especie estrella, *H. halli*, la nombraron Henri Milne-Edwards y Jules Haime en 1850 en honor de James Hall, el gran geólogo de Nueva York, cuyos estudios de los fósiles devónicos del estado pusieron a este coral en todos los manuales.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. *Heliophyllum halli* es «el» coral clásico de las colecciones del Devónico de Nueva York (grupo Hamilton, formación Moscow del condado de Erie, entre otras), conservado en instituciones como el Paleontological Research Institution de Ithaca. La foto real de esta ficha corresponde a un *H. halli* de Bethany Center (Nueva York). También abunda en las calizas de Columbus (Ohio) y aparece en Colombia, en la Formación Floresta de Boyacá.

20. Causa de su desaparición. El género es esencialmente devónico y desapareció en las crisis del Devónico tardío, cuando los arrecifes de rugosos y tabulados se derrumbaron por los eventos de extinción del Frasniense–Fameniense. El orden Rugosa entero sobrevivió más tiempo, hasta el Pérmico, pero *Heliophyllum* no pasó del Devónico.

21. Debate científico abierto. El «complejo *Heliophyllum halli*»: ¿cuántas especies reales se esconden tras ese nombre? Las poblaciones coloniales de Nueva York se han interpretado como derivaciones independientes desde formas solitarias, en una gradación que va de lo infraespecífico a lo específico, y se ha propuesto tratar el conjunto como un «grupo de especies *H. halli*». La frontera entre una especie muy variable y varias especies hermanas sigue discutiéndose.

22. Dato curioso. En inglés lo llaman «horn coral», coral cuerno, por la forma de sus ejemplares

solitarios; en español su apodo de «coral sol» le hace más justicia: córtalo por la mitad y verás un sol de piedra, con decenas de septos-rayo saliendo del centro de la copa.

HEMICYCLASPIS

Hemicyclaspis murchisoni



Ilustración: Hemicyclaspis en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL



Foto real del fósil.

1. Nombre y significado. *Hemicyclaspis* significa «escudo semicircular» o «placa de medio círculo»: basta ver su cabeza, una pala ósea redondeada, para entender el nombre. Es el retrato robot de los primeros vertebrados: un pez sin mandíbulas escondido tras un escudo. La especie más conocida, *H. murchisoni*, lleva el nombre del geólogo Roderick Murchison, el gran sistematizador del Silúrico y el Devónico. La autoridad formal del género no consta en las fuentes abiertas consultadas en esta pasada, por lo que el encabezado lo omite a propósito (ver la lista de revisión).

2. Clasificación. Es un vertebrado sin mandíbulas (agnato) de la clase Osteostraci, orden Atelaspidiformes, familia Ateleaspididae. Está estrechamente emparentado con *Cephalaspis*, el osteostráceo más famoso, y forma parte del grupo de peces acorazados que los paleontólogos consideran el más cercano a los vertebrados con mandíbulas.

3. Cuándo vivió. Vivió entre el Silúrico tardío (Pridoliense) y el Devónico, con su registro clásico en el Devónico inferior (aproximadamente 423–393 millones de años en el rango amplio del género). En la práctica, *Hemicyclaspis* es un emblema del paso del Silúrico al Devónico: la época en que los peces aún no tenían mandíbulas pero ya experimentaban con la natación activa.

4. Dónde vivió. Se conoce de lo que hoy es Europa y Norteamérica. Su localidad emblemática es Ledbury, en Herefordshire (Inglaterra), en las capas del Old Red Sandstone, de donde procede el molde fotografiado para las colecciones británicas; también se ha citado en la región báltica y en Escocia dentro del mismo mundo de mares someros y desembocaduras del «continente de las Areniscas Rojas».

5. Tamaño y peso. Era un pez pequeño: alcanzaba unos 13 centímetros de longitud (5 pulgadas), lo que cabe en la palma de una mano. Su peso en vida sería de unas decenas de gramos, buena parte de ellos concentrados en el escudo óseo de la cabeza.

6. Anatomía. Su cabeza y la parte anterior del cuerpo estaban cubiertas por un escudo cefálico óseo de una sola pieza, con forma de pala o de herradura aplanada, muy acorazado. Los ojos se abrían en la cara superior del escudo y la boca, sin mandíbulas, en la cara inferior. Detrás del escudo, el cuerpo se estrechaba en una cola potente cubierta de escamas, con una aleta dorsal estabilizadora reducida a una gran escama mediana, campos sensoriales laterales en el escudo y bordes inferiores en forma de quilla que mejoraban la hidrodinámica. Tenía un par de aletas pectorales tras el escudo.

7. Armas y defensas naturales. Su defensa era la coraza: un casco óseo continuo que protegía la cabeza y los órganos vitales de cualquier atacante. No tenía dientes ni armas ofensivas: su estrategia era ser un bocado duro y escurridizo, no un cazador.

8. Sentidos. Los osteostráceos poseían órganos sensoriales complejos en los laterales y la superficie del escudo, capaces de percibir vibraciones del agua; en *Hemicyclaspis* los campos sensoriales están más estrechos y diferenciados que en parientes más primitivos. Sumaba la vista de sus ojos dorsales y, presumiblemente, una línea lateral funcional: un buen equipo para un animal del fondo.

9. Cómo se movía. Se le considera mejor nadador que la mayoría de sus parientes: la cola potente, la aleta dorsal estabilizadora y los filos en quilla del escudo le daban estabilidad y empuje. Aun así, era un nadador de trayectos cortos sobre el fondo, no un pez de aguas abiertas: arrancaba, se desplazaba y volvía a posarse.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Sin mandíbulas ni dientes, se alimentaba de partículas: aspiraba o recogía con la boca ventral los restos orgánicos y microorganismos del fondo fangoso, como un pequeño aspirador acorazado que peinaba el lecho en busca de comida.

11. Comportamiento. Probablemente llevaba una vida bentónica y discreta, recorriendo fondos fangosos de mares someros o estuarios, siempre cerca del lecho donde encontraba alimento y donde su escudo, visto desde arriba, se confundía con el sedimento.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe. No hay evidencia alguna de comportamiento

social en este género; lo razonable es imaginarlo solitario, como la mayoría de los osteostráceos conocidos.

13. Reproducción y crías. Lo que la ciencia aún no sabe. No se conocen huevos ni juveniles; por comparación con otros vertebrados primitivos se supone una reproducción externa con puesta en el agua, pero ningún fósil lo confirma para este género.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe. El escudo óseo, que según se cree no crecía durante la vida adulta (se formaba de una pieza), sugiere una pauta de crecimiento distinta a la de los peces actuales, pero no permite contar años.

15. Depredadores, rivales y presas. Sus «presas» eran partículas y pequeños organismos del fango. Sus enemigos en el Devónico inferior eran formidables: euriptéridos (los «escorpiones marinos»), peces acorazados con mandíbulas que ya aparecían en escena y grandes artrópodos del fondo compartían su hábitat. Contra ellos, su casco era la única póliza de seguro.

16. Adaptaciones. Su adaptación clave es de ingeniería: convertir la cabeza en un ala hidrodinámica. El escudo con filos en quilla, la cola potente y la aleta estabilizadora lo transformaron en el osteostráceo «deportivo» de su familia: el mismo plan de pez sin mandíbulas, afinado para nadar mejor.

17. Evolución y parientes vivos. Los osteostráceos son el grupo de peces sin mandíbulas más cercano a los vertebrados con mandíbulas: estudiar su escudo, con las huellas de nervios y órganos sensoriales impresas en el hueso, es estudiar el prototipo de nuestra propia cabeza. No dejaron descendientes directos; sus parientes vivos son todos los vertebrados con mandíbulas, nosotros incluidos, como ramas hermanas lejanas.

18. Descubridor del primer fósil. Sus restos se conocen desde la época heroica de la geología británica del siglo XIX, ligados a los trabajos sobre el Old Red Sandstone y a la figura de Murchison, a quien honra el nombre de la especie. El ejemplar de Ledbury (Herefordshire) conservado como molde en colecciones británicas —incluida una reconstrucción en yeso de 1953— es testimonio de esa larga historia de estudio.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. El molde de *H. murchisoni* de Ledbury, en Herefordshire, es su fósil más fotografiado y reproducido. La foto real de esta ficha muestra un ejemplar de museo fotografiado por Ghedoghedo. Los escudos de osteostráceos de las colecciones británicas (Londres, Edimburgo) incluyen material clásico de este género.

20. Causa de su desaparición. El género desapareció dentro del Devónico, como casi todos los peces sin mandíbulas acorazados, en un mundo donde los peces con mandíbulas —más rápidos, con bocas capaces de morder de verdad— se hacían dominantes. El grupo de los osteostráceos se apagó por completo antes del final del periodo. La causa concreta de la desaparición de *Hemicyclaspis*: lo que la ciencia aún no sabe.

21. Debate científico abierto. La alimentación de los osteostráceos está en plena revisión: estudios recientes sobre la boca de peces sin mandíbulas emparentados sugieren que muchos eran filtradores más especializados de lo que se creía, y no simples recogedores de fango. También sigue abierta la posición exacta de *Hemicyclaspis* dentro de los ateleaspídidos y su relación fina con *Cephalaspis* y *Ateleaspis*.

22. Dato curioso. Su escudo es una caja negra biológica: como el hueso se depositaba alrededor de los tejidos blandos, los fósiles conservan impresiones de nervios y órganos sensoriales.

Gracias a escudos como el suyo sabemos cómo era el «cableado» de la cabeza de un vertebrado de hace 400 millones de años.

HERASMIUS

**Herasmius granulatus* Ørvig, 1966*



Ilustración: Herasmius en vida (reconstrucción).

1. Nombre y significado. *Herasmius* es un placodermo de nombre poco transparente: la literatura consultada no explica su etimología, y sería imprudente inventarla. Lo que sí está claro es el nombre de su especie tipo: *granulatus*, «granulado», por la ornamentación de granos diminutos que cubre las placas de su cráneo, visible al detalle en el fósil.

2. Clasificación. Es un pez placodermo del orden Arthrodira, familia Heterosteidae (también escrita Heterostiidae), el grupo de artrodiros gigantes de cráneo ancho emparentado lejanamente con *Dunkleosteus* dentro de los Dunkleosteoidea. La especie tipo es *Herasmius granulatus* Ørvig, 1966. En 2017 se añadió una segunda especie, *Herasmius dayi* Schultze & Cumbaa, 2017, del Devónico inferior de Canadá.

3. Cuándo vivió. La especie tipo procede de capas de principios del Eifeliense (Devónico medio, hace unos 393 millones de años); la especie canadiense es más antigua, del Emsiense (Devónico inferior). El género, por tanto, abarca el paso del Devónico inferior al medio.

4. Dónde vivió. Se conoce de dos extremos del mundo devónico: los depósitos de agua dulce del Grupo Wood Bay, en la isla de Spitsbergen (archipiélago de Svalbard, Noruega), y los depósitos marinos de la Formación Bear Rock, junto al río Anderson, en los Territorios del Noroeste de Canadá. Ríos y mares someros del norte del supercontinente Laurusia.

5. Tamaño y peso. Era grande, pero menor que su pariente *Heterosteus*: la comparación es segura porque la literatura lo define expresamente como el heterostéido menor, con el cráneo proporcionalmente más ancho y corto. Su longitud total exacta: lo que la ciencia aún no sabe con precisión, porque la especie tipo se conoce por un cráneo incompleto y no por un cuerpo entero.

6. Anatomía. Se conoce sobre todo por el cráneo: ancho, corto y cubierto de placas óseas gruesas con ornamentación granulada, rasgos que comparte con los heterostéidos. Como los demás artrodiros, llevaba la cabeza y el tronco dentro de una coraza de placas articuladas, con la cola y

la parte posterior del cuerpo fuera de la armadura, cubiertas de escamas. A diferencia de *Heterosteus*, sus órbitas no se alzaban sobre proyecciones tan marcadas.

7. Armas y defensas naturales. Su defensa era la coraza cefálica y torácica: placas de hueso macizo difíciles de atravesar. Como arma, la boca de los artrodiros funcionaba con placas óseas afiladas a modo de pico; no tenía dientes verdaderos.

8. Sentidos. Vista desde unos ojos situados en la parte alta del cráneo ancho y plano, y línea lateral para percibir el movimiento del agua: el equipo estándar de un gran pez de fondo y media agua. No hay estudios sensoriales específicos de este género.

9. Cómo se movía. Nadaba impulsándose con la cola, con la coraza rígida actuando como un casco: el patrón de natación de los artrodiros grandes, pensado para trayectos sostenidos más que para esprines. Lo que la ciencia aún no sabe es si era un nadador de fondo o de columna de agua: no hay un estudio funcional específico.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Lo que la ciencia aún no sabe en firme. Para su familia se ha propuesto —a partir de Denison (1978), que lo planteó para *Heterosteus*, *Homosteus* y *Titanichthys*— una alimentación a base de plancton o de partículas en suspensión, acorde con bocas anchas y sin dientes; pero en *Herasmius* no hay evidencia directa, y otros artrodiros de su entorno eran depredadores de presas consistentes.

11. Comportamiento. Lo que la ciencia aún no sabe. Solo su presencia en depósitos de agua dulce (la especie tipo) y marinos (la canadiense) sugiere un pez capaz de moverse entre ambientes costeros y fluviales, algo frecuente en los placodermos norteños del Devónico.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe. No existe ninguna evidencia fósil de comportamiento social o comunicativo en este género.

13. Reproducción y crías. Lo que la ciencia aún no sabe para *Herasmius* en concreto. En otros placodermos —incluso en artrodiros— se ha demostrado fecundación interna y nacimiento de crías vivas, así que es plausible que los heterostéidos compartieran esa biología, pero ningún fósil de este género lo confirma.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe. Con un registro de apenas dos especies y material incompleto, no hay series de crecimiento que permitan estimarla.

15. Depredadores, rivales y presas. Era uno de los peces grandes de su ecosistema: sus presas dependerían de su dieta real (ver la sección 10), y sus rivales eran los demás artrodiros gigantes del Devónico medio, con *Heterosteus* a la cabeza. Un adulto acorazado de su tamaño tendría pocos enemigos naturales.

16. Adaptaciones. Su cráneo ancho y corto, con placas granulosas muy gruesas, es la adaptación típica de los heterostéidos: una cabeza-plataforma, ancha como la de un pez de fondo, montada sobre el plan corporal de un artrodiro. La amplitud craneal se ha relacionado con bocas anchas capaces de ingerir grandes volúmenes de agua o de presas.

17. Evolución y parientes vivos. Los placodermos se extinguieron sin dejar descendientes: *Herasmius* pertenece a una rama entera de vertebrados con mandíbulas que desapareció al final del Devónico. Su interés evolutivo es enorme precisamente por eso: muestra un experimento de «pez gigante acorazado» que la evolución no continuó. Sus parientes vivos más cercanos somos el resto de los vertebrados con mandíbulas, como grupo hermano lejano.

18. Descubridor del primer fósil. La especie tipo fue descrita en 1966 por el paleontólogo Tor Ørvig, especialista en peces fósiles escandinavos, a partir de un cráneo incompleto hallado en Spitsbergen. Medio siglo después, en 2017, Hans-Peter Schultze y Stephen Cumbaa describieron la segunda especie desde Canadá, duplicando el mapa del género.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. Su fósil de referencia es el cráneo tipo de *H. granulatus* del Grupo Wood Bay de Spitsbergen, conservado en las colecciones paleontológicas noruegas. No se localizó foto libre del fósil en esta pasada: las imágenes de Commons bajo su nombre son reconstrucciones, no fotografías del ejemplar (ver la lista de revisión).

20. Causa de su desaparición. Su registro se corta en el Devónico medio, antes incluso de las grandes extinciones del Devónico tardío que acabaron con todos los placodermos. La causa concreta de la desaparición del género: lo que la ciencia aún no sabe; pudo ser un linaje norteño de corta vida, víctima de cambios locales en sus ríos y mares someros.

21. Debate científico abierto. Todo en *Herasmius* está por asentar: su dieta (¿planctívoro como se propuso para su familia o depredador?), su tamaño real y su posición dentro de los heterostéidos. La redescripción moderna de los heterostéidos (Zhu y colaboradores, 2016, a propósito de *Yinostius*) sigue reordenando las relaciones entre *Herasmius*, *Heterosteus* y sus parientes. También su nombre de familia baila entre Heterosteidae y Heterostiidae según el autor.

22. Dato curioso. Es un género con un pie en cada orilla del Atlántico devónico: nació en la literatura desde un cráneo ártico de Spitsbergen y, cincuenta años después, apareció su segunda especie en el Ártico canadiense. Entre ambas localidades hay miles de kilómetros, pero en el Devónico pertenecían al mismo continente y a la misma red de ríos y mares.

HETEROSTEUS

**Heterosteus asmussi* Agassiz, 1844*



Ilustración: Heterosteus en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL

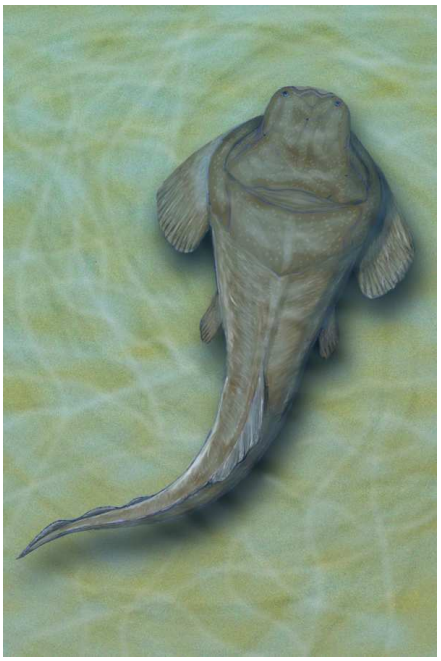


Foto real del fósil: [Creator:Dmitry Bogdanov, CC BY 3.0, vía Wikimedia Commons].

1. Nombre y significado. *Heterosteus* combina el griego *heteros*, «diferente», con *osteon*, «hueso»: el «hueso diferente», un nombre que le viene de su historia de confusión científica —sus primeros restos se tomaron por los de una tortuga—. Es el género que da nombre a toda su familia, los heterostéidos, y uno de los peces acorazados más grandes que han existido.

2. Clasificación. Es un placodermo del orden Arthrodira, suborden Brachythoraci, familia Heterosteidae, dentro de la superfamilia Dunkleosteoidea: es, por tanto, un pariente del famoso *Dunkleosteus*. El género lo erigió Hermann Asmuss en 1856. La especie tipo es *Heterosteus*

asmussi Agassiz, 1844. Se reconocen además *H. ingens* y *H. rhenanus*.

3. Cuándo vivió. Vivió en el Devónico medio, en la edad Givetiense (aproximadamente 387–382 millones de años), el momento de máximo esplendor de los grandes artrodiros en los ríos y lagos del viejo continente Laurusia.

4. Dónde vivió. Sus restos se han encontrado en Europa (la región báltica es su tierra clásica, con material de Estonia y Letonia) y en Groenlandia. Casi todas las especies proceden de depósitos de agua dulce; la excepción es la alemana *H. rhenanus*, conocida por fragmentos de un depósito marino.

5. Tamaño y peso. Es el mayor de su familia y uno de los artrodiros más grandes: para la especie tipo, *H. asmussi*, se ha estimado una longitud corporal de hasta 6 metros. Un animal de ese tamaño, con la mitad delantera envuelta en hueso macizo, pesaría del orden de una tonelada o más; la cifra exacta de peso es una estimación, no una medida.

6. Anatomía. Su coraza de cabeza y tronco estaba formada por placas óseas enormes y muy gruesas — tan grandes que los primeros naturalistas las confundieron con restos de otros animales—. El cráneo era ancho y aplanado, y se distingue del de *Herasmius* por un detalle inconfundible: las órbitas se alzaban sobre proyecciones algo alargadas, como pequeños pedúnculos, de modo que los ojos miraban desde lo alto de dos cortas «torres». Como todos los artrodiros, la parte posterior del cuerpo quedaba fuera de la coraza, cubierta de escamas, y la boca se armaba con placas óseas cortantes en lugar de dientes verdaderos.

7. Armas y defensas naturales. Su defensa era su masa: una coraza de hueso macizo y un tamaño de camión pequeño lo ponían a salvo de casi cualquier contemporáneo. Como arma potencial, el pico de placas óseas de su boca; aunque si la hipótesis planctívora es correcta, esa boca pudo servir más para engullir agua cargada de organismos que para desgarrar presas.

8. Sentidos. Los ojos, elevados sobre sus pedúnculos en lo más alto del cráneo plano, apuntan a un animal que vigilaba lo que ocurría por encima y a su alrededor mientras el cuerpo permanecía cerca del fondo: una disposición comparable a la de peces actuales de vida bentónica. Sumaba la línea lateral propia de los peces.

9. Cómo se movía. Nadaba con la cola, único tramo flexible tras la coraza rígida. Por su tamaño y su coraza masiva se le reconstruye como un nadador de crucero lento y poderoso, más parecido a un buque que a un esprintador.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Según la propuesta clásica de Denison (1978), *Heterosteus* pudo ser planctívoro, como *Homosteus* y el gigante *Titanichthys*: un coloso acorazado que se alimentaba de organismos diminutos en suspensión, engullendo agua con su boca ancha. Es una hipótesis basada en la estructura de su boca y cráneo, no una observación directa.

11. Comportamiento. Lo que la ciencia aún no sabe en detalle. Su presencia repetida en depósitos de agua dulce lo pinta como un habitante de ríos y lagos del Devónico medio, que quizá recorría grandes masas de agua interiores del continente Laurusia.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe. Nada en su registro fósil informa sobre comportamiento social.

13. Reproducción y crías. Lo que la ciencia aún no sabe para este género. En otros placodermos se ha probado la fecundación interna con crías que nacían vivas; es razonable suponer algo

parecido en un artrodiro de su grupo, pero ningún fósil de *Heterosteus* lo demuestra.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe. Un animal que tarda en alcanzar los 6 metros probablemente vivía muchos años, pero sin estudios de crecimiento en sus placas no hay cifra defendible.

15. Depredadores, rivales y presas. Un adulto de *Heterosteus* no tenía depredadores conocidos: era uno de los animales mayores de sus ríos y lagos. Sus «presas», si era planctívoro, serían nubes de pequeños organismos acuáticos. Sus rivales por el alimento y el espacio eran los otros grandes artrodiros de su época.

16. Adaptaciones. Su adaptación extrema es la combinación imposible: tamaño de gigante más dieta de filtrador. Si la hipótesis es correcta, *Heterosteus* ocupaba el mismo nicho que hoy ocupan el tiburón ballena o la mantarraya: el gigante pacífico que vive de lo más pequeño. Y sus ojos en pedúnculo, únicos frente a su pariente *Herasmius*, le daban vigilancia panorámica sin exponer el cuerpo.

17. Evolución y parientes vivos. Es el género tipo de los Heterosteidae, dentro de los Dunkleosteoidea. Los placodermos se extinguieron por completo al final del Devónico, así que no tiene descendientes: sus parientes vivos son los demás vertebrados con mandíbulas como grupo hermano lejano. Su caso demuestra que la «estrategia tiburón ballena» ya existía 380 millones de años antes de los tiburones ballena.

18. Descubridor del primer fósil. Su historia de descubrimiento es un enredo delicioso: material suyo fue descrito ya en 1837 como si fuera de *Trionyx*, una tortuga de caparazón blando, y después recibió nombres tan dispares como *Ichthyosauroides*, *Asterolepis asmussi* o *Chelonichthys asmusii*. Agassiz nombró la especie *asmussi* en 1844 —en honor del paleontólogo estonio Hermann Asmuss— y fue el propio Asmuss quien en 1856 erigió el género *Heterosteus* para estos peces gigantes del Báltico.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. Las grandes placas de los heterostéidos bálticos, extraíbles de las areniscas devónicas meteorizadas de la región, han llegado a confundirse en el imaginario local incluso con huesos de mamut. El material clásico se conserva en colecciones de la región báltica y de museos europeos. No se localizó foto libre del fósil en esta pasada: lo que circula en Commons bajo su nombre es una reconstrucción artística, no una fotografía (ver la lista de revisión).

20. Causa de su desaparición. *Heterosteus* desapareció tras el Devónico medio, en el declive general de los grandes artrodiros dulceacuícolas, antes del golpe final que las extinciones del Devónico tardío asestaron a todos los placodermos. La causa concreta de su desaparición: lo que la ciencia aún no sabe.

21. Debate científico abierto. Empezando por el nombre: hay una controversia viva sobre si debe escribirse *Heterosteus* o *Heterostius*, porque según el Código Internacional de Nomenclatura Zoológica el sufijo «-ostius» no debería corregirse a «-osteus»; parte de la literatura moderna usa *Heterostius*. A eso se suma el debate sobre su dieta —¿planctívoro pacífico o depredador?— y la revisión constante de qué especies pertenecen realmente al género.

22. Dato curioso. Antes de ser un pez, fue una tortuga: sus huesos pasaron por la literatura científica disfrazados de tortuga de caparazón blando, de ictiosaurio y de otros peces acorazados, hasta que Asmuss puso orden en 1856. Pocas fichas de esta enciclopedia pueden presumir de un

caso de identidad equivocada tan completo.

HEXACRINITES

**Hexacrinites* Austin, 1843*



Ilustración: Hexacrinites en vida (reconstrucción).

1. Nombre y significado. Su nombre une la raíz griega *hexa*, «seis», con *krinon*, «lirio», el apodo clásico de los crinoideos: los «lirios de mar». La referencia más probable es el aspecto de su cáliz, armado con placas de contorno hexagonal. No era una flor: era un animal, pariente de las estrellas de mar.

2. Clasificación. Equinodermo de la clase Crinoidea (los crinoideos o lirios de mar), dentro de los camerados monobátridos, familia Hexacrinitidae. Los camerados se reconocen por un cáliz rígido, con las placas firmemente unidas y los brazos integrados en la parte baja de la corona. La especie tipo del género no se ha podido confirmar con seguridad en esta pasada, por lo que la ficha se encabeza solo con el género.

3. Cuándo vivió. Vivió en el Devónico, y la gran mayoría de sus especies son de ese periodo. Como excepción documentada, se ha descrito una especie en el Carbonífero inferior (Misisipiano) de Illinois, Estados Unidos, el primer registro del género por encima del Devónico; la mayor parte del grupo, en cualquier caso, es devónica.

4. Dónde vivió. Sus restos clásicos proceden de los mares cálidos y poco profundos que cubrían lo que hoy es Devon, en el suroeste de Inglaterra, en especial de la caliza de Torquay. También se conoce de otros puntos de Europa y de Norteamérica: era un animal exclusivamente marino, fijo al fondo de las plataformas y arrecifes devónicos.

5. Tamaño y peso. Lo que la ciencia aún no sabe con precisión para este género. Los ejemplares conocidos son sobre todo cálices (la «copa» del animal) de pocos centímetros, comparables a los de otros crinoideos camerados de su época; la altura total en vida, con el tallo completo y la corona abierta, no se conoce con seguridad porque el conjunto rara vez se conserva entero.

6. Anatomía. Tenía el cuerpo típico de un crinoideo con tallo: una base que lo fijaba al sustrato, un tallo formado por piezas calcáreas apiladas como monedas, y arriba el cáliz, una copa rígida

de placas hexagonales bien soldadas que protegía los órganos internos. Del cáliz salían los brazos, ramificados y con flecos finos (pínnulas), que abiertos formaban un abanico filtrador con la boca en el centro.

7. Armas y defensas naturales. No tenía armas: su defensa era el propio esqueleto. El cáliz de placas calcáreas gruesas y fuertemente unidas funcionaba como una pequeña fortaleza que resguardaba las partes blandas, y el tallo le permitía mecerve con la corriente sin desprenderse del fondo.

8. Sentidos. Lo que la ciencia aún no sabe en detalle. Como los crinoideos actuales, carecía de ojos y de cabeza verdadera; percibía su entorno de forma muy simple, por contacto y por cambios en la corriente y la luz, sin órganos sensoriales especializados que hayan dejado rastro en el fósil.

9. Cómo se movía. Era un animal sésil: una vez fijado al fondo, pasaba la vida en el mismo sitio. Sus únicos movimientos eran el vaivén del tallo con la corriente y la apertura y cierre lento de los brazos para filtrar o protegerse. No caminaba ni nadaba.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Se alimentaba por filtración. Con los brazos extendidos en forma de abanico frente a la corriente, atrapaba plancton y partículas orgánicas diminutas; unos surcos con cilios a lo largo de los brazos llevaban ese alimento, envuelto en mucus, hasta la boca, situada en lo alto del cáliz.

11. Comportamiento. Vivía formando parte de los «jardines» de crinoideos que cubrían los fondos devónicos junto a corales y braquiópodos. Orientaba su abanico hacia la corriente dominante para aprovechar el paso continuo de alimento, como hacen hoy los lirios de mar.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe. No hay ninguna evidencia de comunicación entre individuos; como animal sésil y sin órganos sensoriales complejos, lo más probable es que no existiera nada parecido a una comunicación activa.

13. Reproducción y crías. Lo que la ciencia aún no sabe para este género en concreto. Por comparación con los crinoideos actuales, lo esperable es que liberara sus células reproductoras al agua, donde se producía la fecundación, y que de ellas nacieran larvas nadadoras que, tras un tiempo a la deriva, se fijaban al fondo y construían su tallo y su cáliz.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe. Ningún estudio ha podido medir cuánto vivía un individuo de *Hexacrinites*; por su tamaño y modo de vida se supone una vida de años, no de décadas largas, pero es solo una inferencia a partir de sus parientes.

15. Depredadores, rivales y presas. No cazaba presas: su «presa» era el plancton que traía la corriente. Sus enemigos eran los peces y otros animales de los arrecifes devónicos capaces de arrancar o triturar crinoideos, y su rivalidad era por el espacio y por las mejores posiciones frente a la corriente, compitiendo con corales, braquiópodos y otros crinoideos.

16. Adaptaciones. Su gran adaptación es el cáliz camerado: una copa rígida de placas hexagonales fusionadas que protegía los órganos vitales mucho mejor que el cáliz flexible de otros crinoideos. A eso se suma el abanico de brazos con pínnulas, una red filtradora muy eficaz en aguas con corriente constante.

17. Evolución y parientes vivos. Pertenece a los camerados, uno de los grandes grupos de crinoideos del Paleozoico. Los crinoideos no desaparecieron del todo: hoy sobreviven unos

cientos de especies de lirios de mar (con tallo, en aguas profundas) y plumas de mar (sin tallo), parientes lejanos de *Hexacrinites*. Sus parientes vivos más cercanos en el árbol de los equinodermos son las estrellas de mar y los erizos.

18. Descubridor del primer fósil. El género lo erigió en 1843 Thomas Austin, naturalista inglés dedicado al estudio de los crinoideos fósiles británicos, a partir de material de las calizas devónicas de Inglaterra.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. Los yacimientos clásicos están en Devon, Inglaterra: de la caliza de Torquay (Devónico medio) proceden numerosos cálices y varias especies nominales, entre ellas *Hexacrinites interscapularis*, que dominaba entre los monobátridos de la zona. Esos cálices son la forma habitual en que el género llega hasta nosotros, porque el resto del animal se desarticulaba con facilidad tras dejar de existir.

20. Causa de su desaparición. Lo que la ciencia aún no sabe en concreto. El género desapareció del registro durante el Paleozoico, en un mundo donde los arrecifes devónicos primero colapsaron con las crisis del Devónico tardío y los crinoideos camerados fueron perdiendo terreno después; no se conoce una causa única y demostrada para este género.

21. Debate científico abierto. *Hexacrinites* es un género poco trabajado en las últimas décadas: faltan revisiones modernas de sus especies, varias descritas en el siglo XIX solo a partir de cálices, y está por confirmar qué especies son válidas y cuál debe considerarse la especie tipo. También se debate si el registro del Carbonífero inferior de Norteamérica pertenece realmente a este género.

22. Dato curioso. Aunque parezca una planta y su nombre signifique «lirio», *Hexacrinites* era un animal con boca, tubo digestivo y brazos: un «lirio» que, en vez de hacer la fotosíntesis, pescaba su comida del agua con un abanico de plumas calcáreas.

HEXAGONARIA

**Hexagonaria* Gürich, 1896 — la piedra Petoskey*



Ilustración: Hexagonaria en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL

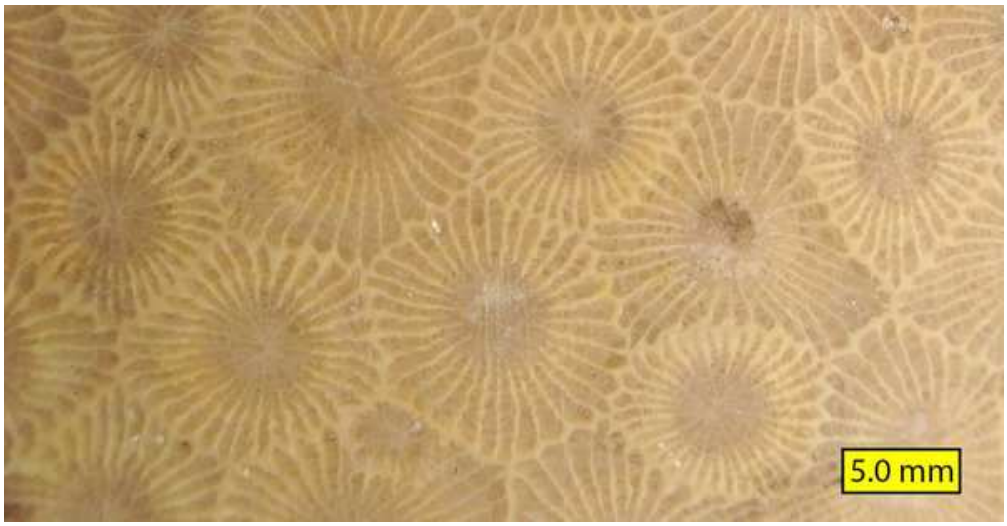


Foto real del fósil.

1. Nombre y significado. Su nombre describe exactamente lo que se ve al cortar uno de sus fósiles: cada individuo de la colonia (cada coralito) tiene un contorno hexagonal, como las celdas de un panal. En Estados Unidos es famosísimo porque sus fósiles pulidos son la «piedra Petoskey», la piedra oficial del estado de Michigan.

2. Clasificación. Cnidario antozoo del grupo de los corales rugosos (orden Stauriida), un linaje de corales hoy completamente desaparecido que no es el mismo que el de los corales actuales. Era un coral colonial: miles de pólipos genéticamente iguales vivían juntos formando una sola masa esquelética.

3. Cuándo vivió. Vivió en el Devónico, sobre todo en el Devónico medio, hace aproximadamente entre 390 y 380 millones de años en sus yacimientos más famosos del Grupo Traverse, en la

cuenca de Michigan. El rango completo del género abarca buena parte del periodo devónico.

4. Dónde vivió. Habitaba mares tropicales poco profundos y llenos de luz. Sus fósiles abundan en Michigan y en otros estados del medio oeste de Estados Unidos (Iowa, Indiana, Ohio), y también aparecen en Canadá y otros puntos por los que se extendían aquellos arrecifes devónicos.

5. Tamaño y peso. Cada coralito medía solo entre unos 2 y 20 milímetros de diámetro según la especie (en la especie de la piedra Petoskey, *H. percarinata*, unos 10 mm), pero la colonia completa formaba masas redondeadas de decenas de centímetros que podían seguir creciendo capa sobre capa mientras hubiera pólipos vivos en la superficie.

6. Anatomía. La colonia era un esqueleto de calcita compartido: cada pólipo ocupaba su propio tubo (coralito), dividido por dentro con láminas radiales llamadas septos —entre unas 26 y 44 según la especie— que sostenían al animal blando. Vistos desde arriba, los coralitos apretados dibujan el patrón de hexágonos que da nombre al género y a la piedra Petoskey.

7. Armas y defensas naturales. Como los corales actuales, sus pólipos se defendían y cazaban con tentáculos provistos de células urticantes (nematocistos). Su otra defensa era colectiva: el esqueleto masivo de la colonia, duro como la roca, hacía muy difícil arrancar a sus habitantes.

8. Sentidos. Lo que la ciencia aún no sabe en detalle. Un pólipo de coral carece de ojos y de cerebro; responde a la luz, al contacto y a las sustancias disueltas en el agua con una red nerviosa muy simple. En *Hexagonaria* no se conserva ninguna estructura sensorial especial.

9. Cómo se movía. No se movía: la colonia permanecía fija al fondo durante toda su vida. Solo los pólipos se movían, extendiendo y retrayendo sus tentáculos, y las larvas, que nadaban libremente antes de asentarse y fundar una colonia nueva.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Cada pólipo extendía sus tentáculos para atrapar zooplancton diminuto que pasaba con la corriente, paralizándolo con sus células urticantes y llevándolo a la boca, en el centro del cuerpo. Es posible que, como muchos corales actuales, también aprovechara parte de la energía de algas microscópicas asociadas, pero eso no se ha podido demostrar en este género fósil.

11. Comportamiento. Vivía en arrecifes junto a otros corales rugosos y tabulados, braquiópodos y crinoideos, construyendo comunidad capa sobre capa. La colonia crecía añadiendo pólipos por gemación: un pólipo se dividía y el esqueleto sumaba un hexágono más al conjunto.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe. No hay evidencia de comunicación entre pólipos más allá de las respuestas coordinadas más básicas de un coral colonial, como retraerse cuando algo roza la colonia.

13. Reproducción y crías. Se reproducía de dos maneras, como los corales de hoy: por gemación, para hacer crecer la colonia, y sexualmente, liberando larvas nadadoras (plánulas) que viajaban con las corrientes, se asentaban en un fondo adecuado y se convertían en el primer pólipo de una colonia nueva.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe para este género. Una colonia de coral puede seguir creciendo mientras su superficie siga viva, potencialmente durante muchos años, pero ningún fósil permite ponerle una cifra a *Hexagonaria*.

15. Depredadores, rivales y presas. Sus presas eran los animalitos del zooplancton. Sus enemigos: peces y otros habitantes del arrecife capaces de mordisquear pólipos o triturar esqueleto, y sobre todo la competencia por el espacio y la luz con otros corales y organismos del arrecife, una lucha lenta pero constante.

16. Adaptaciones. Su diseño colonial era la gran adaptación: miles de pólipos compartiendo un esqueleto masivo y apretado, sin huecos desaprovechados, capaz de resistir el oleaje de los mares someros y de seguir creciendo aunque una parte de la colonia quedara dañada.

17. Evolución y parientes vivos. Los corales rugosos desaparecieron por completo al final del Pérmico, mucho después del Devónico. Los corales que hoy forman arrecifes, los escleractinios, son parientes lejanos dentro de los antozoos, pero no descendientes directos de *Hexagonaria*: construyeron sus arrecifes de forma independiente.

18. Descubridor del primer fósil. El género lo erigió en 1896 el geólogo alemán Georg Gürich. La especie más famosa, *Hexagonaria percarinata*, se convirtió después en el fósil emblemático de Michigan gracias a los estudios de Erwin C. Stumm sobre los corales del Grupo Traverse, publicados a mediados del siglo XX.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. Las piedras Petoskey se recogen en las orillas de los lagos Michigan y Hurón y en canteras del norte de Michigan; pulidas, muestran los hexágonos con total claridad. Otro lugar célebre es la Garganta Fósil del Devónico (Devonian Fossil Gorge) de Iowa, donde *Hexagonaria* forma parte del arrecife expuesto bajo el aliviadero de Coralville Lake.

20. Causa de su desaparición. El género se extinguió dentro de la gran crisis que golpeó los arrecifes a finales del Devónico (eventos Kellwasser y Hangenberg), cuando los mares perdieron oxígeno, el nivel del mar osciló bruscamente y los sistemas arrecifales colapsaron en todo el planeta.

21. Debate científico abierto. La identificación de las especies de *Hexagonaria* fuera de la cuenca de Michigan es complicada: las tablas clásicas de Stumm (1970), basadas en el diámetro de los coralitos y el número de septos, solo diagnostican bien las especies de Michigan, y las de otras regiones pueden solaparse con ellas. Cuántas especies reales tiene el género sigue siendo una pregunta abierta.

22. Dato curioso. Es uno de los pocos fósiles con rango oficial: en 1965 la piedra Petoskey —un fósil de *Hexagonaria percarinata*— fue declarada piedra oficial del estado de Michigan, y cada primavera los buscadores recorren sus playas tras el deshielo para encontrar ejemplares recién destapados por el hielo.

HIBBERTOPTERUS

**Hibbertopterus scouleri* (Hibbert, 1836)*



Ilustración: Hibbertopterus en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL



Foto real del fósil.

1. Nombre y significado. El género, creado por Erik Kjellesvig-Waering en 1959, honra a Samuel Hibbert, el naturalista que había descrito la especie tipo más de un siglo antes como *Eurypterus scouleri*, uniendo su apellido a la palabra griega *pteron*, «ala», terminación clásica en los euriptéridos. La foto real de esta ficha muestra precisamente un ejemplar de esa especie, *H. scouleri*, conservado en París bajo su nombre antiguo.

2. Clasificación. Artrópodo quelicerado del grupo de los euriptéridos (los llamados «escorpiones marinos», aunque este vivía en agua dulce), familia Hibbertopteridae, dentro del suborden

Stylonurina: los euriptéridos sin remos natatorios. Es el estilonurino más grande conocido.

3. Cuándo vivió. Aquí está una de sus particularidades: aparece en el Devónico tardío (hay registros en Bélgica, Escocia y Estados Unidos) y continúa en el Carbonífero, con fósiles en Escocia, Irlanda, Chequia y Sudáfrica. En este libro se incluye por su origen devónico, pero fue un superviviente que cruzó la frontera entre ambos periodos; su familia, los hibbertoptéridos, llegó incluso hasta el final del Pérmico.

4. Dónde vivió. A diferencia de la mayoría de los euriptéridos, habitaba aguas dulces: pantanos, ríos lentos y llanuras de inundación. Se conoce de Europa (Bélgica, Escocia, Irlanda, Chequia), de Norteamérica y de Sudáfrica, siempre asociado a ambientes continentales de aguas tranquilas.

5. Tamaño y peso. Era un gigante ancho y pesado. Un caparazón de *H. scouleri* del Carbonífero de Escocia mide 65 cm de anchura, lo que da un animal de unos 180–200 cm de longitud total: no el más largo de los euriptéridos, pero sí uno de los más macizos, con una masa comparable a la de los mayores artrópodos conocidos. Las huellas atribuidas a *H. wittebergensis* en Sudáfrica sugieren individuos de hasta unos 250 cm, aunque sus fósiles corporales más grandes rondan los 135 cm.

6. Anatomía. Cuerpo muy ancho y redondeado, con un gran caparazón cefálico en forma de herradura, ojos pequeños y patas caminadoras robustas en lugar de remos para nadar. Sus apéndices delanteros llevaban láminas especializadas en forma de peine o rastrillo. Cerraba el cuerpo un telson (la «cola») corto en comparación con el de otros euriptéridos.

7. Armas y defensas naturales. Su defensa era el tamaño y la coraza: un exoesqueleto grueso y un cuerpo de hasta dos metros disuadían a casi cualquier vecino. No tenía pinzas gigantes como los pterigótidos ni aguijón: era un gigante pacífico en armamento, especializado en otra cosa.

8. Sentidos. Tenía ojos compuestos sobre el caparazón, modestos para su tamaño, y un sistema de cerdas y órganos sensoriales en las patas y apéndices con los que «palpaba» el sedimento: para un animal que comía barriendo el fondo, el tacto era probablemente más importante que la vista.

9. Cómo se movía. Caminaba sobre el fondo con sus patas, sin poder nadar al carecer de remos. Y hay una prueba espectacular de que también salía a tierra firme, al menos por cortos periodos: una pista fósil de Escocia, de 6 metros de longitud y unos 95 cm de anchura, atribuida a un *Hibbertopterus* de unos 1,6 m; es la mayor pista terrestre de un artrópodo conocida, con el surco central que dejó su telson al arrastrarse, en un avance lento y a tirones.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Practicaba la «alimentación por barrido», la más avanzada entre los euriptéridos: avanzaba rastrillando el sedimento blando con las láminas de sus apéndices delanteros, levantando pequeños invertebrados y empujándolos hacia la boca. Los fósiles muestran que la técnica cambiaba con la edad: los jóvenes tenían órganos de rastrillo sencillos y los adultos, peines complejos capaces de atrapar a las presas en vez de limitarse a empujarlas.

11. Comportamiento. Era un animal de fondo, lento y metódico, que recorría las orillas fangosas de pantanos y ríos peinando el sedimento. La pista terrestre escocesa sugiere excursiones ocasionales fuera del agua, quizá entre charcas, algo excepcional para un euriptérido.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe. No se conoce ninguna estructura que sugiera comunicación; como la mayoría de los artrópodos solitarios de fondo, probablemente se guiaba

por el contacto y por señales químicas del agua.

13. Reproducción y crías. Lo que la ciencia aún no sabe en detalle para este género. Por comparación con otros euriptéridos y quelicerados, se supone una fecundación en el agua o en la orilla y puestas de huevos de las que nacían juveniles parecidos a los adultos, que crecían mudando el exoesqueleto; de hecho, se interpreta que su forma de alimentarse cambiaba a lo largo de esas mudas.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe. En un artrópodo de crecimiento por mudas y tamaño gigante, lo razonable es una vida de varios años hasta alcanzar los dos metros, pero ningún fósil permite asegurarlo.

15. Depredadores, rivales y presas. Sus presas eran pequeños invertebrados del sedimento: crustáceos diminutos, larvas y otros animalitos del fango. Un adulto de dos metros apenas tendría enemigos naturales; los juveniles, en cambio, compartían las charcas con peces y otros euriptéridos que sí podían aprovecharse de ellos.

16. Adaptaciones. Su adaptación estrella es doble: los apéndices-peine para barrer el fondo, un sistema de alimentación único entre los euriptéridos, y la capacidad de desenvolverse en agua dulce e incluso arrastrarse fuera de ella brevemente, algo que le abrió los pantanos continentales donde no competía con los grandes euriptéridos marinos.

17. Evolución y parientes vivos. Los euriptéridos se extinguieron al final del Pérmico, y los hibbertoptéridos fueron de los últimos en desaparecer. Sus parientes vivos más cercanos son los cangrejos herradura y, en un sentido amplio, los arácnidos (arañas y escorpiones verdaderos, con los que comparte el grupo de los quelicerados).

18. Descubridor del primer fósil. Samuel Hibbert describió la especie en 1836 como una especie de *Eurypterus*. El género propio, *Hibbertopterus*, no se creó hasta 1959, cuando Kjellesvig-Waering reconoció que aquel animal ancho y barredor de fondos no encajaba en ningún género conocido.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. Destacan el gran caparazón escocés de 65 cm de anchura de *H. scouleri*, los ejemplares de museos europeos (la foto de esta ficha es un espécimen del Museo Nacional de Historia Natural de París) y la pista terrestre de 6 metros hallada en Escocia en 2005, récord absoluto entre las huellas de artrópodos en tierra.

20. Causa de su desaparición. El género desapareció del registro durante el Carbonífero, sin una causa demostrada; su familia aguantó hasta la gran crisis de finales del Pérmico. Lo que sí está claro es que sobrevivió a la extinción del final del Devónico que acabó con tantos grupos marinos, refugiado en sus pantanos de agua dulce.

21. Debate científico abierto. Se debate cuánto hay de cierto en las tallas extremas atribuidas por las huellas sudafricanas (hasta ~250 cm) frente a los fósiles corporales (máximo ~135 cm en esa especie), y también la posición exacta de los hibbertoptéridos dentro de los euriptéridos: su anatomía es tan peculiar que en el pasado se llegó a pensar que representaban un orden distinto de quelicerados.

22. Dato curioso. El euriptérido «marino» más famoso por sus paseos lo hacía… en agua dulce y a pie: *Hibbertopterus* dejó en Escocia la pista de caminata de artrópodo más grande jamás encontrada, seis metros de huellas con el surco de su cola arrastrándose por el barro, como la firma de un gigante que salió a estirar las patas hace más de 300 millones de años.

HOLLARDOPS

**Hollardops mesocristata* Le Maître, 1952*



Ilustración: Hollardops en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL



Foto real del fósil.

1. Nombre y significado. Pierre Morzadec creó el género en 1997 y lo cerró con la terminación *-ops*, del griego «ojo» o «cara», muy frecuente en los trilobites de grandes ojos. Su especie tipo se había descrito en 1952 desde Argelia como *Asteropyge mesocristata*; el epíteto *mesocristata* alude a una cresta situada en la parte central de su cabeza.

2. Clasificación. Trilobite del orden Phacopida, familia Acastidae (las antiguas asteropiginas). Es pariente de los famosos facópidos marroquíes, y géneros que se crearon casi a la vez que él, como *Modellops* y *Philipsmithiana* (ambos de 1997), se consideran hoy sinónimos suyos.

3. Cuándo vivió. Vivió en el Devónico inferior y el arranque del medio, hace aproximadamente entre 407 y 390 millones de años: sus fósiles aparecen en el Emsiense superior de Europa occidental y desde el Emsiense inferior hasta el Eifeliense más bajo del norte de África.

4. Dónde vivió. Habitaba los mares cálidos de la plataforma continental del margen de Gondwana: se conoce de Marruecos (en especial de la región de Maider, en yacimientos como Jbel Issimour y Jbel Oufatène), de Argelia (la Ougarta y el Sahara argelino) y de Europa occidental (Francia y España).

5. Tamaño y peso. Era un trilobite pequeño: su longitud oscilaba entre unos 3 y 9 centímetros según la especie y el ejemplar. Su peso en vida sería de apenas unos gramos, como corresponde a un artrópodo marino de ese tamaño con un exoesqueleto fino.

6. Anatomía. Tenía el cuerpo dividido en las tres partes clásicas: cefalón (cabeza), tórax y pigidio (cola). Sus ojos eran esquizocroales, los ojos compuestos avanzados típicos de los facópidos, con lentes separadas. La glabela, el lóbulo central de la cabeza, se elevaba ligeramente, y de los laterales del cefalón salían espinas genales que llegaban hacia atrás hasta, más o menos, el sexto segmento torácico. Dos rarezas lo definen: tenía solo 10 segmentos torácicos (casi todos sus parientes acástidos tienen 11) y el pigidio llevaba 5 pares de apéndices laterales en forma de espinas o lengüetas.

7. Armas y defensas naturales. Sus defensas eran pasivas: un exoesqueleto calcificado, las espinas genales de la cabeza y las espinas del pigidio, que complicaban la vida a cualquier pez que intentara tragárselo entero. Como otros trilobites, es probable que pudiera curvar el cuerpo para protegerse, aunque su capacidad de enrollamiento completo no está demostrada.

8. Sentidos. Estaba muy bien equipado: unos ojos esquizocroales desarrollados, con buena visión en casi todas direcciones, y un detalle descubierto recientemente: una hilera de pequeños hoyuelos a lo largo del borde del exoesqueleto, que se interpreta que alojaban cerdas sensoriales (setas) con las que el animal vigilaba de cerca lo que ocurría a su alrededor.

9. Cómo se movía. Caminaba sobre el fondo marino con sus numerosas patas articuladas, situadas bajo el tórax, removiendo la capa superior del sedimento con su cefalón en forma de pala mientras avanzaba. No era un nadador: su vida transcurría pegada al suelo.

10. Dieta y cómo conseguía comida. La revisión científica más reciente (Van Viersen y Kloc, 2022) lo interpreta como carroñero o depredador oportunista: avanzaba «arando» con la cabeza la capa superficial del sedimento en busca de pequeños organismos, restos y partículas comestibles que iba llevando a la boca, situada bajo el cefalón.

11. Comportamiento. Era un habitante activo del fondo, que pasaba el tiempo recorriendo el sedimento en busca de alimento guiándose por la vista y por las cerdas sensoriales del borde del cuerpo. Los yacimientos marroquíes lo encuentran junto a otros trilobites y braquiópodos de la misma comunidad de plataforma.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe. No se conoce señal ni estructura alguna de comunicación en los trilobites; en *Hollardops* tampoco. Su mundo social, si lo tuvo, se nos escapa por completo.

13. Reproducción y crías. Lo que la ciencia aún no sabe para este género en concreto. En los trilobites en general, las hembras liberaban huevos de los que nacían larvas diminutas (estadio protaspis) que crecían mudando el exoesqueleto y añadiendo segmentos hasta alcanzar la forma adulta; no se han identificado puestas ni juveniles atribuibles con seguridad a *Hollardops*.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe. Por comparación con artrópodos marinos actuales de su tamaño, se puede sospechar una vida de pocos años, con numerosas mudas, pero ningún fósil de este género permite medirla.

15. Depredadores, rivales y presas. Sus presas y su carroña eran los pequeños invertebrados del sedimento. Sus enemigos eran los peces con mandíbulas que ya patrullaban los mares devónicos, además de nautiloideos y otros artrópodos mayores; sus rivales, los demás trilobites y

carroñeros del mismo fondo.

16. Adaptaciones. Su combinación ganadora era sensorial y mecánica: ojos esquizocroales de alta calidad, una corona de cerdas sensoriales para controlar el entorno inmediato y un cefalón en forma de pala para trabajar el sedimento. Y una rareza evolutiva: reducir a 10 el número de segmentos torácicos, algo excepcional en su familia.

17. Evolución y parientes vivos. Los trilobites desaparecieron por completo al final del Pérmico, sin descendientes. Sus parientes vivos más cercanos son los demás artrópodos: en un sentido amplio, *Hollardops* está emparentado con los cangrejos herradura y con el resto de los quelicerados y crustáceos actuales, pero ningún animal vivo es «un trilobite».

18. Descubridor del primer fósil. La especie tipo la describió la paleontóloga Dorothée Le Maître en 1952, a partir de material de Argelia, dentro del género *Asteropyge*. En 1997, Pierre Morzadec la separó en su propio género, *Hollardops*, al revisar los trilobites asteropiginos del Devónico de la Ougarta argelina.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. Marruecos es su tierra clásica: los ejemplares de la Formación Tazoulait, de Jbel Issimour y Jbel Oufatène (región de Maider, cerca de Alnif), se cuentan entre los trilobites devónicos más buscados del mundo y pueden verse en museos como el Museo de Ciencias Naturales de Houston, que exhibe ejemplares de ambas localidades. En 2022 se describieron varias especies nuevas del género procedentes de Marruecos.

20. Causa de su desaparición. Lo que la ciencia aún no sabe en detalle. El género no pasó del Devónico: desapareció en un periodo en el que los trilobites ya llevaban tiempo perdiendo diversidad frente a los nuevos peces con mandíbulas y a los cambios de nivel del mar, mucho antes de la extinción final del grupo en el Pérmico.

21. Debate científico abierto. La taxonomía del género sigue moviéndose: en 2022 se le incorporó como sinónimo el género *Pennarbedops* y se describieron especies nuevas, y aún se discute dónde acaban *Hollardops* y dónde empiezan géneros vecinos como *Greenops*. También se debate si era sobre todo carroñero o un depredador activo de pequeños invertebrados.

22. Dato curioso. *Hollardops* es un trilobite «con antenas en el borde»: los diminutos hoyuelos alineados en el filo de su exoesqueleto alojaban cerdas con las que, según los especialistas, el animal «escuchaba» el fondo a su alrededor, un sistema de vigilancia perimetral de hace 400 millones de años.

HOLOPTYCHIUS

**Holoptychius nobilissimus* Agassiz, 1839*



Ilustración: Holoptychius en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL



Foto real del fósil.

1. Nombre y significado. Su nombre viene del griego *holos*, «entero» o «completo», y *ptyche*, «pliegue»: el «pliegue completo», en referencia a las líneas de crecimiento de su característica cubierta de escamas. Lo bautizó en 1839 Louis Agassiz, el gran pionero del estudio de los peces fósiles.

2. Clasificación. Pez óseo de aletas lobuladas (sarcopterigio) del orden Porolepiformes, familia Holoptychiidae. Los porolepiformes fueron uno de los grandes grupos de peces de aletas carnosas del Devónico, emparentados lejanamente con los tetrápodos y con los peces pulmonados.

3. Cuándo vivió. Vivió en el Devónico tardío, en los pisos Frasniense y Fameniense, hace aproximadamente entre 383 y 365 millones de años según el registro atribuido al género.

4. Dónde vivió. Fue un auténtico cosmopolita: se han encontrado sus fósiles en América del Norte (incluido el Ártico canadiense y Quebec), América del Sur y gran parte de Europa (Escocia, Bélgica y otros países). Habitaba tanto aguas marinas costeras como ríos y lagos de agua dulce.

5. Tamaño y peso. El tamaño típico rondaba los 50 cm de longitud, pero el género guardaba sorpresas: el ejemplar más grande conocido podría haber alcanzado unos 2,5 metros, lo que lo convierte en uno de los peces de aletas lobuladas más grandes de su tiempo. Su peso, para los ejemplares comunes, sería de unos pocos kilos.

6. Anatomía. Cuerpo hidrodinámico y cubierto de escamas redondeadas y superpuestas con una capa dura pero flexible, que funcionaba como una cota de malla. Además de los dientes pequeños de las mandíbulas, llevaba dientes como colmillos en el paladar. Su aleta caudal era asimétrica, con el lóbulo principal en la parte inferior; para compensar el empuje hacia abajo que eso producía, las aletas pectorales se insertaban en una posición alta del cuerpo.

7. Armas y defensas naturales. Sus armas eran la dentadura —colmillos palatales incluidos— y la velocidad. Su defensa, la armadura flexible de escamas con capa dura, que según los estudios histológicos recientes podía ayudarle a resistir los ataques de otros peces depredadores de aletas lobuladas.

8. Sentidos. Tenía ojos bien desarrollados y el sistema de línea lateral típico de los peces, una red de canales sensoriales capaz de detectar vibraciones y movimientos en el agua: el equipo estándar de un depredador que localiza presas sin verlas con claridad en aguas turbias.

9. Cómo se movía. Nadaba con ondulaciones del cuerpo y de la aleta caudal; la forma de sus escamas y de su silueta indica que podía nadar deprisa, con aceleraciones bruscas propias de un cazador de emboscada que pasa de estar quieto a abalanzarse en un instante.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Era un depredador que se alimentaba de otros peces óseos. Se le considera un cazador de emboscada, con un modo de vida parecido al del arapaima actual: esperar oculto o patrullando despacio y lanzarse con un movimiento explosivo sobre la presa, sujetándola con los colmillos del paladar.

11. Comportamiento. Probablemente solitario y territorial en sus zonas de caza, frecuentaba tanto los ambientes marinos someros como los sistemas fluviales y lacustres, algo que se deduce de la enorme variedad de yacimientos en los que aparece en tres continentes.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe. Los peces actuales se comunican con posturas, colores y vibraciones, pero nada de eso se conserva en los fósiles de *Holoptychius*, así que cualquier afirmación sería inventada.

13. Reproducción y crías. Lo que la ciencia aún no sabe para este género. No se conocen huevos ni juveniles atribuidos con seguridad; por comparación con otros sarcopterigios, lo más probable es una puesta de huevos en el agua sin cuidado parental, pero es una inferencia, no un dato.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe. Un pez depredador de medio metro podría vivir varios años, y los gigantes de más de dos metros serían individuos viejos, pero no se han publicado estudios de edad a partir de sus escamas o huesos que lo confirmen.

15. Depredadores, rivales y presas. Sus presas eran los demás peces de los mares y ríos devónicos. Sus rivales y enemigos: los grandes placodermos depredadores como *Dunkleosteus*, los tiburones primitivos y otros sarcopterigios grandes con los que compartía el puesto de

cazador en la cúspide de su ecosistema.

16. Adaptaciones. Su paquete de adaptaciones era el de un depredador completo: escamas con una capa dura y flexible que combinaba protección y ligereza, colmillos en el paladar para que nada escapara una vez cerrada la boca, y unas aletas pectorales altas que equilibraban la extraña geometría de su cola asimétrica.

17. Evolución y parientes vivos. Los porolepiformes se extinguieron al final del Devónico sin dejar descendientes. Los parientes vivos más cercanos de *Holoptychius* son los demás sarcopterigios supervivientes: los celacantos y los peces pulmonados, y en un sentido amplio todos los tetrápodos, incluidos nosotros.

18. Descubridor del primer fósil. El género lo describió Louis Agassiz en 1839, en la época fundacional de la paleontología de peces, a partir del material que luego daría nombre a la especie tipo, *Holoptychius nobilissimus*.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. Su especie *H. jarviki* está representada por un fósil expuesto en el Field Museum de Chicago, procedente del célebre yacimiento de Miguasha, en Quebec (Canadá). En 2013 se describió una especie nueva, *H. bergmanni*, a partir de fósiles del Frasniense de la isla de Ellesmere, en el Ártico canadiense, durante la revisión moderna del género.

20. Causa de su desaparición. Desapareció con las crisis del final del Devónico (los eventos Kellwasser y Hangenberg), que golpearon con especial dureza a los grandes vertebrados acuáticos: los porolepiformes no sobrevivieron al colapso de aquellos ecosistemas.

21. Debate científico abierto. La taxonomía del género está en plena limpieza: a lo largo de casi dos siglos se nombraron muchas especies de *Holoptychius* a partir de escamas aisladas, y la revisión moderna considera dudosas a la mayoría; solo unas pocas especies —entre ellas *H. nobilissimus*, *H. flemingi*, *H. jarviki* y *H. bergmanni*— se apoyan en restos diagnósticos de verdad.

22. Dato curioso. *Holoptychius* guardaba sus mejores dientes donde nadie los veía: en el paladar. Cuando cerraba la boca sobre una presa, los colmillos del paladar la retenían como los dientes de una trampa, de modo que escapar era casi imposible; esa dentadura oculta es una de las señas de identidad de los porolepiformes.

HORNEOPHYTON

**Horneophyton lignieri* (Kidston & Lang, 1920)*



Ilustración: Horneophyton en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL



Foto real del fósil.

1. Nombre y significado. Ojo, porque esta «bestia» es una planta: una de las primeras plantas terrestres de la historia. Su primer nombre, *Hornea*, se lo dieron Kidston y Lang en 1920 a partir de los fósiles del sílex de Rhynie; como ese nombre ya lo usaba una planta con flores de la familia Sapindaceae, en 1938 Barghoorn y Darrah lo rebautizaron como *Horneophyton*: «la planta de Horne», en honor al geólogo John Horne, que había trabajado la geología de la zona. La foto real muestra su base subterránea, el cormo, conservada dentro del sílex.

2. Clasificación. Planta terrestre primitiva de la clase Horneophytopsida, un grupo propio

creado para ella y sus parientes más cercanos por Kenrick y Crane en 1997. Su posición es especial: se la considera un posible «eslabón» entre los briófitos (como las hepáticas antocerotas, las hornworts) y las plantas vasculares verdaderas, porque su tejido conductor era demasiado simple para contar como tejido vascular auténtico.

3. Cuándo vivió. Vivió en el Devónico inferior, hace unos 407 millones de años, en la época en la que las plantas apenas estaban aprendiendo a vivir en tierra firme.

4. Dónde vivió. Solo se conoce con seguridad del yacimiento de Rhynie, en Aberdeenshire, Escocia, uno de los ecosistemas terrestres fósiles más famosos del mundo. Crecía sobre suelo arenoso rico en materia orgánica, en zonas húmedas o encharcadas junto al sistema de fuentes termales de Rhynie, cuyas aguas cargadas de sílice acabaron conservándola célula a célula.

5. Tamaño y peso. Era diminuta: el esporófito (la generación que produce esporas) tenía tallos desnudos de hasta unos 20 cm de altura y apenas 2 mm de grosor, anclados en un cormo subterráneo de hasta 6 mm de diámetro. Su gametófito, la otra generación de su ciclo de vida, medía unos 6 cm. Hablar de peso no tiene sentido en una planta tan menuda: serían gramos escasos.

6. Anatomía. Su cuerpo era de una sencillez asombrosa: tallos lisos, sin hojas ni raíces verdaderas, que se ramificaban en horquilla. Por el centro corría un cordón fino de tejido conductor de agua, sin los engrosamientos en espiral típicos del xilema verdadero. Tenía estomas (poros para intercambiar gases), aunque escasos. En la base, el cormo bulboso llevaba rizoides, pelillos que lo anclaban al suelo y absorbían agua. Su órgano reproductor era único en todo el reino vegetal, vivo o fósil: esporangios con lóbulos ramificados, cada uno con una columnela central, como los de las antocerotas pero ramificados.

7. Armas y defensas naturales. Una planta no tiene armas, y esta tampoco: sin espinas, sin toxinas conocidas y sin corteza. Su «defensa» era su estilo de vida discreto y su capacidad de rebrotar desde el cormo subterráneo si la parte aérea se dañaba.

8. Sentidos. No tenía sentidos: las plantas no ven ni oyen. Respondía a su entorno de forma química y mecánica —creciendo hacia la luz y manteniendo abiertos o cerrados sus pocos estomas según la humedad—, que es todo lo que una planta de hace 407 millones de años podía hacer.

9. Cómo se movía. No se movía: vivía fija al suelo donde germinaba. Su manera de «viajar» era la dispersión: las esporas, liberadas por una hendidura en lo alto de cada lóbulo del esporangio, viajaban con el viento y la humedad hasta nuevos suelos húmedos donde germinar.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Su «dieta» era luz, agua y aire: fabricaba su alimento por fotosíntesis en los tallos verdes, y absorbía agua y minerales del suelo húmedo a través de los rizoides del cormo. Un detalle precioso: en sus primeras etapas, el esporófito joven dependía de su gametófito progenitor para alimentarse, como ocurre en las antocerotas actuales; ya adulto, con el cormo desarrollado, se independizaba.

11. Comportamiento. Crecía como individuos aislados y dispersos por el suelo húmedo, no formando masas densas, y completaba un ciclo de vida de dos generaciones alternas: el gametófito (libre, de unos 6 cm, identificado como el taxón *Langiophyton mackiei*) producía los gametos —la especie era dioica: gametos masculinos y femeninos en gametófitos separados— y de su unión nacía el esporófito de tallos desnudos.

12. Comunicación. No tenía comunicación en sentido animal. Como mucho, las plantas modernas intercambian señales químicas con el suelo y con los hongos asociados, pero en *Horneophyton* no hay evidencia directa de nada parecido: lo que la ciencia aún no sabe, y quizá no sabrá nunca de un fósil.

13. Reproducción y crías. Se reproducía por esporas, como los helechos y los briófitos: los esporangios ramificados de las puntas de los tallos contenían meiosporas de tipo trilete, decoradas con pequeñas protuberancias cónicas, que al germinar daban gametófitos nuevos. No tenía semillas, ni flores, ni frutos: nada de eso existía todavía en el planeta.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe. Una planta de este tipo probablemente completaba su ciclo en una o pocas estaciones favorables, con el cormo como órgano de reserva, pero el fósil no guarda calendarios: no se puede medir.

15. Depredadores, rivales y presas. No tenía presas. Sus «enemigos» habrían sido los primeros animales terrestres que mordisqueaban plantas —en Rhynie convivía con pequeños artrópodos, algunos de los cuales se alimentaban de esporas y tejidos vegetales— y sus rivales eran las demás plantas primitivas del mismo suelo: *Rhynia*, *Aglaophyton* y otros pioneros que competían por la luz y los rincones húmedos.

16. Adaptaciones. Su diseño era un laboratorio de la conquista de la tierra: estomas para respirar sin desecarse, un cordón conductor central para mover el agua hacia arriba, un cormo de reserva con rizoides para agarrarse a un suelo sin raíces en el mundo, y un esporangio ramificado que multiplicaba su producción de esporas. No era todavía una planta vascular completa; era el experimento intermedio.

17. Evolución y parientes vivos. No tiene descendientes directos conocidos: los horneofitópsidos fueron una rama temprana y efímera. Sus parientes vivos más cercanos serían, por un lado, las antocerotas (hornworts), con las que comparte la forma del esporangio y el cormo, y por otro, el conjunto de las plantas vasculares. Por eso se la presenta tan a menudo como un «eslabón perdido» entre ambos mundos.

18. Descubridor del primer fósil. La describieron en 1920 Robert Kidston y William H. Lang, los pioneros de la flora de Rhynie, con el nombre de *Hornea lignieri*. El cambio a *Horneophyton* llegó en 1938, cuando Elso Barghoorn y William Darrah advirtieron el conflicto de nombres.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. *Horneophyton* es uno de los organismos más abundantes del sílex de Rhynie, conservado con detalle celular dentro de la roca silícea; las secciones pulidas de ese sílex (como la de la foto real de esta ficha, con los cormos y sus rizoides) se estudian y exhiben en museos y colecciones universitarias británicas. Pocos fósiles de plantas permiten ver tan bien a un ser vivo de hace 407 millones de años.

20. Causa de su desaparición. Lo que la ciencia aún no sabe con exactitud. El género solo se conoce de Rhynie, así que su desaparición pudo ser simplemente el fin de aquel ecosistema termal concreto, en un mundo donde las plantas vasculares verdaderas, más altas y mejor equipadas, avanzaban sin parar.

21. Debate científico abierto. Su posición en el árbol de la vida sigue discutiéndose: ¿es una planta vascular primitiva, una antocerota gigante o algo intermedio? Su tejido conductor sin engrosamientos y su esporangio con columnela, único entre todas las plantas, la mantienen en una clase propia. También se debate si *Langiophyton* es realmente su gametófito, aunque es la

interpretación más aceptada.

22. Dato curioso. *Horneophyton* inventó un órgano que ninguna otra planta, viva o fósil, ha vuelto a tener: un esporangio ramificado en lóbulos con columnela central. Fue una solución única en 400 millones de años de evolución vegetal, y desapareció con ella: la naturaleza probó el diseño una sola vez y no lo repitió.

HOWITTICHTHYS

**Howittichthys* Long & Holland, 2008*



Ilustración: Howittichthys en vida (reconstrucción).

1. Nombre y significado. Su nombre significa «el pez de Howitt»: une el monte Howitt, la localidad australiana de donde proceden sus fósiles, con la palabra griega *ichthys*, «pez». Es uno de los géneros más jóvenes de este libro: no se describió hasta 2008. La especie tipo no se ha podido confirmar con seguridad en esta pasada, por lo que la ficha se encabeza solo con el género.

2. Clasificación. Pez óseo de aletas lobuladas (sarcopterigio) tetrapodomorfo. Y aquí llega su peculiaridad: John A. Long y Timothy Holland lo describieron en 2008 como un posible elpistostegálido, es decir, un miembro del grupo de peces más cercano a los tetrápodos (el de *Tiktaalik* y *Panderichthys*); otras clasificaciones lo han acercado a los tristichoptéridos. Su posición exacta sigue en debate, y algunas bases de datos lo tratan directamente como un género de clasificación dudosa dentro de los tetrapodomorfos.

3. Cuándo vivió. Vivió en el Devónico de Australia. Su yacimiento, el monte Howitt, pertenece a estratos de edad givetiense–frasniense (Devónico medio–tardío), y la fauna de peces del lugar se ha correlacionado sobre todo con el Frasniense, hace unos 380 millones de años.

4. Dónde vivió. Solo se conoce del monte Howitt, en Victoria, en el sureste de Australia, entonces parte del supercontinente Gondwana. El lugar era un ambiente de agua dulce (un lago y su entorno) que ha dado una de las faunas de peces devónicos mejor conservadas del hemisferio sur.

5. Tamaño y peso. Lo que la ciencia aún no sabe. El género se conoce por material limitado del monte Howitt y no se ha publicado una reconstrucción completa con una talla segura; sus parientes tristichoptéridos y elpistostegálidos iban de unas decenas de centímetros a varios metros, pero atribuirle una cifra concreta sería inventarla.

6. Anatomía. Lo que se conserva permite reconocerlo como un tetrapodomorfo de aletas

lobuladas: un pez con las aletas pectorales carnosas, sostenidas por huesos internos homologables a los del brazo —húmero, cúbito y radio—, que es justo lo que lo acerca al grupo de los «peces con muñecas». Los detalles completos de su esqueleto, sin embargo, siguen siendo escasos en el registro publicado.

7. Armas y defensas naturales. Lo que la ciencia aún no sabe para este género en concreto. Por su grupo, lo esperable es una dentadura de pez depredador y una cubierta de escamas gruesas como protección, pero no hay descripciones suficientes de *Howittichthys* para afirmarlo con datos propios.

8. Sentidos. Lo que la ciencia aún no sabe en detalle. Como pez, dispondría de ojos y del sistema de línea lateral típico para detectar vibraciones en el agua, pero no se han descrito órganos sensoriales concretos de este género.

9. Cómo se movía. Nadaba como cualquier pez de aletas lobuladas, impulsándose con la cola y maniobrando con las aletas carnosas. Si su clasificación como posible elpistostegálido es correcta, esas aletas robustas podrían haberle servido también para apoyarse en fondos someros, como hacían sus parientes cercanos a los tetrápodos; es una inferencia del grupo, no una observación directa en este género.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Lo que la ciencia aún no sabe con datos directos. Los tetrapodomorfos de su entorno en el monte Howitt eran en su mayoría depredadores de otros peces e invertebrados acuáticos, y esa es la dieta razonable para *Howittichthys*, pero su contenido estomacal o su dentadura detallada no constan en la información verificada para esta ficha.

11. Comportamiento. Lo que la ciencia aún no sabe. Compartía las aguas del lago del monte Howitt con una comunidad riquísima: placodermos como *Bothriolepis*, peces pulmonados, acantodios y otros sarcopterigios como *Beelarongia* y *Marsdenichthys*. Más allá de esa convivencia, su comportamiento no ha dejado rastro.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe. Ningún fósil de este género conserva información sobre comunicación, y lo más honesto es dejarlo así.

13. Reproducción y crías. Lo que la ciencia aún no sabe. No se conocen huevos, juveniles ni zonas de cría de *Howittichthys*; cualquier descripción sería especulación a partir de otros peces devónicos.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe. No existen estudios de edad sobre este género.

15. Depredadores, rivales y presas. En el lago del monte Howitt, los grandes peces de aletas lobuladas y los placodermos carnívoros ocupaban la cúspide alimentaria; *Howittichthys* habría sido a la vez cazador de peces menores y posible presa de los gigantes del mismo lago, pero su papel exacto en esa red no está documentado.

16. Adaptaciones. Su rasgo de interés es el de todo su grupo: las aletas lobuladas con esqueleto interno de tipo «brazo», la innovación que, en los parientes más avanzados, acabaría dando lugar a las extremidades de los tetrápodos. Si de verdad es un elpistostegálido gondwánico, sería una pieza clave: demostraría que los peces más cercanos a los vertebrados terrestres también vivían en el hemisferio sur.

17. Evolución y parientes vivos. No tiene descendientes directos conocidos: los grandes tristichoptéridos y los elpistostegálidos de tipo pez desaparecieron al final del Devónico. Sus parientes vivos lejanos son los celacantos y los peces pulmonados y, por la rama tetrápoda de su mismo árbol, todos los vertebrados de cuatro extremidades.

18. Descubridor del primer fósil. El género lo describieron John A. Long y Timothy Holland en 2008, en la revista *Proceedings of the Royal Society of Victoria*, con el título revelador de «Un posible elpistostegálido del Devónico de Gondwana», a partir del material recogido en el monte Howitt (la localidad había sido explorada por equipos de la Universidad de Monash desde los años setenta).

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. El monte Howitt es el yacimiento: de sus láminas de lutita proceden fósiles completísimos de peces que se preparan disolviendo la roca con ácido débil para obtener moldes perfectos, y el material se conserva en el museo de Victoria, en Melbourne (hoy Museums Victoria). No se conoce ningún fósil individual de *Howittichthys* con nombre propio o fama especial.

20. Causa de su desaparición. Lo que la ciencia aún no sabe para este género. Como sus parientes tetrapodomorfos de tipo pez, desapareció en el marco de las crisis del Devónico tardío, que vaciaron los lagos y ríos de Gondwana y del resto del mundo de la mayor parte de sus grandes peces de aletas lobuladas.

21. Debate científico abierto. Es su razón de ser en este libro: Long y Holland lo propusieron como posible elpistostegálido —el primer candidato de Gondwana para ese grupo tan cercano a los tetrápodos—, pero la propia lista de referencia de los elpistostegalios lo incluye con un signo de interrogación, y hay quien lo acerca más a los tristichoptéridos. Con material nuevo, el debate se resolvería; de momento, *Howittichthys* es un «quizá» fascinante.

22. Dato curioso. Casi todos los peces «casi tetrápodos» famosos —*Tiktaalik*, *Panderichthys*, *Elpistostege*— son del hemisferio norte. *Howittichthys* es el candidato australiano: si su clasificación se confirma, la historia de cómo los peces se acercaron a la tierra firme también se estaba escribiendo al otro lado del planeta, en un lago de Gondwana.

HYENIA

**Hyenia sphenophylloides* Nathorst, 1915*



Ilustración: Hyenia en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL



Foto real del fósil.

1. Nombre y significado. Segunda planta de esta tanda: *Hyenia* no es un animal, sino una planta terrestre del Devónico medio. El género lo erigió el paleobotánico sueco Alfred Nathorst (los registros lo datan en 1914–1915) a partir de material noruego. Su especie tipo, *H. sphenophylloides*, debe el epíteto a su parecido con *Sphenophyllum*, otra planta articulada de la época, por la disposición de sus apéndices en verticilos —un parecido que engañó a los científicos durante décadas, como se cuenta más abajo. La foto real corresponde a un fósil de su especie más citada, *Hyenia elegans*.

2. Clasificación. Planta del grupo de las cladoxilópsidas (clase Cladoxylopsida), dentro de las plantas vasculares primitivas emparentadas con el origen de los helechos. Durante mucho tiempo se la clasificó entre las esfenópsidas, parientes de las colas de caballo actuales, por sus tallos con apéndices en verticilos; el estudio de su anatomía interna —con el tejido conductor dividido en numerosas hebras que se separan y se reúnen a lo largo del tallo, como en los helechos primitivos— la trasladó junto a las cladoxilópsidas, y hoy suele agruparse en el orden Hyeniales (integrado en las pseudosporochnales según las clasificaciones recientes).

3. Cuándo vivió. Vivió en el Devónico medio, hace unos 390 millones de años. Su grupo, las cladoxilópsidas, arranca en el Devónico y llega hasta el Carbonífero inferior, pero los Hyeniales, el orden de *Hyenia*, se conocen solo del Devónico medio.

4. Dónde vivió. Se conoce de Europa occidental: la especie tipo procede de Noruega occidental, y el material clásico de *Hyenia elegans* procede de Alemania (Kirberg, Gräfrath, Elberfeld) y de Bélgica (Oé). Otras citas extienden el género por varios continentes, aunque parte de ese material está hoy en revisión. Crecía en ambientes terrestres húmedos, junto a cursos de agua, en el sotobosque de los primeros paisajes con plantas de porte bajo.

5. Tamaño y peso. Era una planta baja: las reconstrucciones divulgativas la sitúan en torno a unos 50 cm de altura, con tallos estrechos y un sistema de rizoma rastrero del que brotaban los ejes verticales. El registro es fragmentario, así que las cifras deben tomarse como aproximaciones; hablar de peso no tiene sentido en una planta herbácea.

6. Anatomía. Su cuerpo era el de una planta rizomatosa, parecida en su plan a un helecho rastrero: un tallo principal horizontal (el rizoma) que corría sobre el suelo o bajo él, y del que nacían ramas verticales más pequeñas. Esas ramas llevaban órganos en verticilos: apéndices divididos en horquilla, con aspecto de hojitas estrechas, y ramas fértiles con esporangios. En *Hyenia elegans* se ha descrito el órgano fértil completo: cada unidad se dividía en dos segmentos y cada uno llevaba tres pares de esporangios alargados, colgando de pedúnculos cortos y recurvados. Por dentro, su tallo tenía el tejido conductor (xilema primario) partido en muchas hebras, la firma interna de las cladoxilópsidas.

7. Armas y defensas naturales. No tenía armas: ninguna espina, toxina ni corteza gruesa consta en su registro. Su estrategia era la contraria: crecer pegada al suelo desde un rizoma del que podían brotar tallos nuevos aunque los viejos se dañaran.

8. Sentidos. No tenía sentidos: una planta responde a la luz, a la gravedad y a la humedad guiando su crecimiento, y eso era todo lo que *Hyenia* podía «sentir».

9. Cómo se movía. No se movía del sitio, pero colonizaba terreno de dos maneras: extendiendo su rizoma rastrero, que echaba tallos nuevos a su paso y podía cubrir grandes superficies, y liberando esporas que viajaban con el viento hasta suelos húmedos lejanos.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Su «dieta» era la fotosíntesis: los tallos y apéndices verdes captaban la luz y fabricaban su alimento, mientras el rizoma y las raicillas absorbían agua y minerales del suelo húmedo. No comía nada ni a nadie: producía.

11. Comportamiento. Formaba matorrales bajos y extensos gracias a su crecimiento por rizomas, compartiendo los suelos húmedos con licopodios primitivos y otras plantas del Devónico medio. En unos millones de años, parientes suyos de mayor porte (las cladoxilópsidas arborescentes) llegarían a formar los primeros bosques del planeta; *Hyenia* representa la versión

herbácea y temprana de esa familia.

12. Comunicación. No tenía comunicación en ningún sentido animal. Cualquier intercambio químico con el suelo y los microorganismos asociados es, en su caso, pura inferencia a partir de las plantas actuales: lo que la ciencia aún no sabe y el fósil no puede contar.

13. Reproducción y crías. Se reproducía por esporas, sin semillas: los esporangios agrupados en sus ramas fértiles liberaban esporas que, al germinar en suelo húmedo, daban lugar a la generación gametofítica y, de ahí, a nuevas plantas. Su rizoma le daba además una segunda vía: la multiplicación vegetativa, copia a copia de la misma planta.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe. Una mata rizomatosa puede persistir y expandirse durante años aunque cada tallo aéreo dure una temporada, pero el fósil de *Hyenia* no permite poner cifras.

15. Depredadores, rivales y presas. No tenía presas. Los animales terrestres de su mundo aún eran escasos y diminutos; sus «enemigos» potenciales serían los pequeños artrópodos que mordisqueaban plantas y consumían esporas, y sus rivales reales eran las otras plantas que competían por la luz y por los suelos húmedos, incluidos parientes suyos mayores como *Calamophyton*.

16. Adaptaciones. Su adaptación clave era el rizoma: un tallo subterráneo o superficial que le permitía sobrevivir a la pérdida de los tallos aéreos, extenderse lateralmente y colonizar superficies grandes. La segunda, su tejido conductor dividido en hebras, una ingeniería hidráulica típica de las cladoxilópsidas que también aparece en los helechos primitivos.

17. Evolución y parientes vivos. Las cladoxilópsidas se extinguieron en el Paleozoico sin descendientes directos. Sus parientes vivos más cercanos son los helechos y las colas de caballo (los monilofitos): *Hyenia* se parece a ambos lo bastante como para haber sido clasificada en los dos bandos en distintos momentos, y hoy se la entiende como parte del experimento evolutivo del que salieron los helechos modernos.

18. Descubridor del primer fósil. El género lo erigió Alfred Nathorst, el gran paleobotánico sueco, a partir de fósiles de Noruega occidental, con *Hyenia sphenophylloides* como especie tipo. La especie más trabajada después, *Hyenia elegans*, la describieron Richard Kräusel y Hermann Weyland en 1932 desde Alemania, interpretándola como una planta de rizoma grueso con ejes frondosos.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. El material clásico alemán de Kräusel y Weyland sufrió una pérdida famosa: los ejemplares ilustrados de *Hyenia* desaparecieron durante la Segunda Guerra Mundial, y la revisión moderna (Fairon-Demaret y Berry, 2000) tuvo que trabajar con una contraparte redescubierta del tipo de *H. elegans* de Kirberg. Ejemplares atribuidos a *Hyenia elegans* se exhiben en museos como el Museo Nacional de Naturaleza y Ciencia de Tokio.

20. Causa de su desaparición. Lo que la ciencia aún no sabe en concreto. Los Hyeniales solo aparecen en el Devónico medio; la expansión de plantas más altas y complejas —incluidos los primeros árboles, algunos de su propio grupo— transformó los ambientes que ocupaba, y el género dejó de aparecer en el registro.

21. Debate científico abierto. Es uno de los géneros vegetales más enredados del Devónico: Fairon-Demaret y Berry demostraron en 2000 que *Hyenia elegans* y la llamada *Hyenia* «complexa» de Bélgica comparten el órgano fértil típico de *Calamophyton primaevum*, y hay

autores que consideran ese material conespecífico con *Calamophyton*, que tiene prioridad de nombre. En consecuencia, qué fósiles pertenecen de verdad a *Hyenia* —y si el género se sostiene tal como se usa— sigue siendo una cuestión abierta de la paleobotánica.

22. Dato curioso. *Hyenia* fue un caso de identidad equivocada durante casi un siglo: sus verticilos la hicieron pasar por antepasada de las colas de caballo, hasta que su anatomía interna reveló que, por dentro, era «helecho». Es la lección clásica de la paleobotánica: por fuera engaña; por dentro confiesa.

HYNERPETON

**Hynerpeton bassetti* Daeschler et al., 1994*



Ilustración: Hynerpeton en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL



Foto real del fósil.

1. Nombre y significado. Su nombre significa «el animal rastrero de Hyner»: une la localidad de Hyner, en Pensilvania, con la palabra griega *herpeton*, «animal que se arrastra», terminación clásica de los primeros tetrápodos fósiles. El epíteto *bassetti* honra a Edward M. Bassett, urbanista estadounidense y abuelo de su descubridor, Edward Daeschler. La foto real muestra su fósil más importante: la cintura escapular que lo dio a conocer.

2. Clasificación. Vertebrado de cuatro extremidades de los primeros tetrápodos (un «tetrápodo troncal» o estegocéfalo): evolucionó antes que el ancestro común de los anfibios, reptiles,

mamíferos y aves actuales, así que no pertenece al grupo corona de los tetrápodos en sentido estricto, pero es familia directa de todos ellos. Es uno de los vertebrados con patas más antiguos conocidos.

3. Cuándo vivió. Vivió en el Devónico tardío, en el piso Fameniense final, hace unos 365 millones de años.

4. Dónde vivió. Solo se conoce del yacimiento de Red Hill, cerca de Hyner, en Pensilvania, Estados Unidos. En su época, aquello era una llanura de inundación cálida, recorrida por ríos y charcas, con una comunidad rica de peces de agua dulce e invertebrados terrestres: el escenario exacto donde los vertebrados estaban ensayando la vida entre el agua y la orilla.

5. Tamaño y peso. Lo que la ciencia aún no sabe con exactitud: no se ha encontrado ningún esqueleto completo, y el género se conoce por unos pocos restos, sobre todo la cintura escapular. Ese hueso del hombro era grande y robusto, propio de un animal de tamaño considerable para su época, pero ponerle una longitud o un peso concretos sería inventarlos.

6. Anatomía. Su pieza estrella es la cintura escapular: el cleitro (la lámina superior del hombro) está fusionado al escápulocoracoides formando una sola pieza ósea, y —esto es lo revolucionario— la cintura ya era independiente del cráneo, a diferencia de lo que ocurre en los peces, donde el hombro sigue unido a la cabeza. La cara interna del hueso presenta una serie de depresiones que se interpretan como puntos de inserción de un conjunto único de músculos pectorales potentes: tenía el pecho de un animal hecho para empujar con las patas delanteras.

7. Armas y defensas naturales. No se conservan sus dientes ni su cráneo completo, así que sus armas concretas son desconocidas. Su mejor defensa probablemente era su estilo de vida anfibio: poder refugiarse en charcas someras y en la orilla, fuera del alcance de los grandes peces depredadores de los ríos principales.

8. Sentidos. Lo que la ciencia aún no sabe en detalle. Como vertebrado con patas de su época, tendría ojos y oído interno adaptados a la vida entre el agua y el aire, y se ha propuesto que fue uno de los primeros en perder las branquias internas de tipo pez, señal de una respiración cada vez más terrestre; pero el material es tan escaso que gran parte de su biología sensorial queda fuera del registro.

9. Cómo se movía. Caminaba y nadaba: sus músculos pectorales potentes le daban mejor movilidad y capacidad de sostener su peso que a otros vertebrados con patas del Devónico como *Ichthyostega* o *Acanthostega*. Era un animal de orillas: se desplazaba entre el agua somera, el fango y la vegetación de la llanura de inundación.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Lo que la ciencia aún no sabe con datos directos. En Red Hill compartía hábitat con peces e invertebrados abundantes, y un tetrápodo temprano de su tamaño sería razonablemente un cazador oportunista de peces pequeños y de invertebrados de la orilla, pero ni contenido estomacal ni dentadura descrita lo confirman para este género.

11. Comportamiento. Se ha propuesto una hipótesis elegante sobre su vida anfibia: animales como *Hynerpeton* usarían las charcas aisladas de la llanura para reproducirse, poniendo a salvo a su descendencia de los peces depredadores que patrullaban los ríos más profundos. Es una propuesta, no un hecho demostrado, pero encaja con el escenario de Red Hill.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe. Sin cráneo completo ni ninguna otra evidencia, no se puede decir nada serio sobre cómo se relacionaba con sus congéneres.

13. Reproducción y crías. Lo que la ciencia aún no sabe para este género. Como los demás tetrápodos devónicos, dependería del agua para reproducirse —de ahí la hipótesis de las charcas de cría—, pero no se ha encontrado ni un solo huevo o juvenil atribuible a *Hynerpeton*.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe. Con un puñado de huesos conocidos, no hay manera de estimar cuántos años vivía.

15. Depredadores, rivales y presas. Sus posibles presas: peces menores e invertebrados de ríos y charcas. Sus enemigos potenciales eran los grandes peces depredadores de Red Hill, que incluía sarcopterigios de gran tamaño: precisamente por eso las charcas someras, inaccesibles para esos gigantes, habrían sido su refugio. Compartía el yacimiento con otros géneros de vertebrados de cuatro extremidades, aunque él fue el primero en ser descubierto.

16. Adaptaciones. Su adaptación emblemática es ese hombro reforzado e independiente del cráneo: libera la cabeza del tronco y convierte las patas delanteras en herramientas de empuje capaces de sostener el cuerpo. Es, pieza a pieza, la ingeniería que millones de años después usarían todos los vertebrados terrestres.

17. Evolución y parientes vivos. No dejó descendientes directos conocidos, pero pertenece a la radiación de vertebrados con dedos de la que, por otra rama, descienden todos los tetrápodos actuales: anfibios, reptiles, aves y mamíferos, nosotros incluidos. *Hynerpeton* es, en ese sentido, un pariente muy antiguo de cualquier persona que lea esta ficha.

18. Descubridor del primer fósil. Lo encontraron en 1993 los paleontólogos Edward «Ted» Daeschler y Neil Shubin, que prospectaban las rocas devónicas de Pensilvania buscando evidencias del origen de los vertebrados con extremidades. El hallazgo —una robusta cintura escapular izquierda— se convirtió en el holotipo (ejemplar ANSP 20053) y el género se publicó formalmente en la revista *Science* en 1994.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. El holotipo se conserva en la Academia de Ciencias Naturales de la Universidad Drexel, en Filadelfia (la foto real de esta ficha lo muestra). Su importancia histórica es enorme: en el momento de su descubrimiento era el vertebrado de cuatro extremidades más antiguo conocido en Estados Unidos, y sigue siendo el primer tetrápodo devónico descubierto en ese país.

20. Causa de su desaparición. Lo que la ciencia aún no sabe para este género concreto. Vivió poco antes de la crisis de Hangenberg, al final del Devónico, que castigó con dureza a los ecosistemas de agua dulce y a los primeros tetrápodos; el género solo se conoce de un yacimiento, así que su final real se pierde en la escasez del registro.

21. Debate científico abierto. Casi todo en *Hynerpeton* está por resolver por falta de material: su aspecto completo, su tamaño, su parentesco exacto con *Ichthyostega* y *Acanthostega* y hasta qué punto era terrestre. También se discute si perdió de verdad las branquias internas, lo que lo convertiría en uno de los primeros vertebrados con patas plenamente encaminados a respirar fuera del agua.

22. Dato curioso. El primer tetrápodo descubierto en Estados Unidos lleva el nombre de un pueblo de Pensilvania y el apellido del abuelo urbanista de su descubridor: *Hynerpeton bassetti* es a la vez un fósil clave para entender cómo salimos del agua y un homenaje familiar escondido en latín.

ICHTHYOSTEGA

**Ichthyostega stensioei* Säve-Söderbergh, 1932*



Ilustración: Ichthyostega en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL



Foto real del fósil: [Netha Hussain, CC0, vía Wikimedia Commons].

1. Nombre y significado. *Ichthyostega* une el griego *ichthýs*, «pez», y *stégē*, «techo»: «pez de techo», por el techo óseo de su cráneo, que aún recordaba al de un pez. Es EL tetrápodo devónico icónico: el animal que durante décadas fue, por sí solo, el puente entre los peces y los animales de cuatro patas.

2. Clasificación. Es un cordado tetrapodomorfo, un tetrápodo troncal (estegocefálio) de la familia Ichthyostegidae. El género lo describió Gunnar Säve-Söderbergh en 1932 y su especie tipo es *Ichthyostega stensioei*. Säve-Söderbergh nombró cuatro especies; hoy se discute si varias de

ellas son en realidad la misma, en cuyo caso solo quedaría *I. stensioei*.

3. Cuándo vivió. Vivió en el Devónico tardío, en la edad Fameniense, hace aproximadamente entre 372 y 359 millones de años. Es uno de los vertebrados con extremidades más antiguos del registro fósil.

4. Dónde vivió. Todos sus fósiles proceden del este de Groenlandia. Su mundo eran aguas someras, pantanos y ríos de una llanura cálida, donde se movía entre la vegetación de las orillas.

5. Tamaño y peso. Alcanzaba alrededor de 1,5 metros de longitud, como un perro grande estirado en el agua. Su peso exacto: Lo que la ciencia aún no sabe.

6. Anatomía. Era una mezcla asombrosa: cabeza y cola de pez —con aleta caudal con radios— y cuatro patas con dedos. El dato que lo hace único: sus patas traseras tenían siete dedos, no cinco. Tenía pulmones, costillas fuertes y solapadas y vértebras reforzadas, rasgos que le ayudaban a sostener el cuerpo, aunque su anatomía general funcionaba de forma distinta a la de una salamandra.

7. Armas y defensas naturales. Tenía dientes para sujetar a sus presas. Como defensa, su mejor recurso era el propio medio: las aguas someras y la vegetación densa, donde un animal de su tamaño podía pasar desapercibido.

8. Sentidos. Conservaba rasgos sensoriales de pez, como el sistema para percibir vibraciones en el agua, junto a ojos situados en la parte alta de la cabeza, útiles para vigilar la superficie desde abajo. El detalle fino de cada sentido: Lo que la ciencia aún no sabe.

9. Cómo se movía. Investigaciones recientes han cambiado la imagen clásica: no se movía como una salamandra, sino de forma más parecida a una foca, impulsándose con las patas delanteras en movimientos sincronizados. Podía aventurarse en tierra en ocasiones, pero su vida era sobre todo acuática y de orillas.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Se le interpreta como un depredador de aguas someras: peces y otros animales pequeños de los pantanos y ríos que habitaba, a los que atraparía al acecho entre la vegetación. No se conocen contenidos estomacales directos de este género.

11. Comportamiento. Todo apunta a una vida ligada al agua somera, con salidas ocasionales a las orillas. No hay pruebas de vida en grupo en este género.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe. No existe evidencia fósil de cómo se relacionaban entre sí.

13. Reproducción y crías. Lo que la ciencia aún no sabe para este género: no se conocen huevos ni crías asignados de forma segura a *Ichthyostega*.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe. No existe una estimación fiable y publicada de cuántos años podía vivir.

15. Depredadores, rivales y presas. Compartía las aguas de Groenlandia con grandes peces de aletas lobuladas y con su pariente *Acanthostega*. Sus presas serían peces pequeños e invertebrados acuáticos; un adulto de 1,5 metros tendría pocos enemigos naturales en su pantano.

16. Adaptaciones. Su gran innovación fue combinar pulmones y patas con dedos capaces de

sostener peso con un cuerpo aún de pez. Sus costillas reforzadas y sus vértebras con articulaciones desarrolladas anticipan el soporte del cuerpo fuera del agua de sus descendientes.

17. Evolución y parientes vivos. Durante décadas fue el único fósil transicional conocido entre peces y tetrápodos. No es un anfibio moderno —los primeros anfibios actuales aparecieron mucho después, en el Triásico—, pero todos los tetrápodos vivos, incluidos los humanos, descienden de animales que pasaron por una etapa parecida a la suya.

18. Descubridor del primer fósil. Gunnar Säve-Söderbergh describió el género en 1932 a partir de material recogido en 1931 por la Expedición Danesa al Este de Groenlandia; entre 1933 y 1955 se recogieron más ejemplares.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. Destacan los 14 ejemplares originales de la expedición de 1931 y el cráneo A.199, conservado en el Museo Zoológico de Copenhague (hoy Museo de Historia Natural de Dinamarca). En esta pasada no se localizó una fotografía libre de un fósil auténtico —las imágenes libres disponibles son modelos y montajes de esqueleto—, por eso esta ficha no lleva foto real.

20. Causa de su desaparición. El género se conoce solo del Fameniense de Groenlandia y desapareció en el contexto de los cambios ambientales del Devónico tardío. La causa concreta de su desaparición: Lo que la ciencia aún no sabe.

21. Debate científico abierto. Se debate si sus cuatro especies nombradas son válidas o sinónimos de una sola, cómo se movía exactamente —la comparación con la foca ha sustituido a la de la salamandra— y hasta qué punto sus rasgos de sostén del peso evolucionaron en él de forma independiente.

22. Dato curioso. Tenía siete dedos en las patas traseras. Cuando se descubrió, nadie esperaba más de cinco: la evolución, al inventar las patas, probó primero con seis, siete y hasta ocho dedos en sus distintos experimentos.

INCISOSCUTUM

**Incisoscutum ritchiei* Dennis & Miles, 1981*



Ilustración: Incisoscutum en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL



Foto real del fósil: [Russell K. Engelman, CC BY 4.0].

1. Nombre y significado. *Incisoscutum* alude a su escudo dorsal con una incisión o escotadura característica: el «escudo inciso» de un pez blindado. La especie tipo, *ritchiei*, honra a Alex Ritchie, paleoictiólogo del Museo Australiano. Su segunda especie, *I. sarahae*, honra a Sarah Long, hija de su descubridor, John A. Long.

2. Clasificación. Es un cordado placodermo del orden Arthrodira, la superfamilia Incisoscutoidea y la familia Incisoscutidae (una familia que en algunas clasificaciones se discute si debería fundirse con Camuropiscidae). El género lo describieron Dennis y Miles en 1981 y contiene dos especies: *I. ritchiei* (tipo) e *I. sarahae* (Long, 1994), esta última descrita antes dentro del género *Gogosteus*.

3. Cuándo vivió. Vivió en el Devónico tardío, en el Frasniense temprano, hace unos 380 millones

de años.

4. Dónde vivió. Todos sus fósiles proceden del arrecife de Gogo, en la Formación Gogo de Australia Occidental: un mar cálido y somero, un arrecife tropical comparable en riqueza a una gran barrera de coral actual, junto a Fitzroy Crossing, en la región de Kimberley.

5. Tamaño y peso. Era un placodermo pequeño: para *I. ritchiei* se ha estimado una longitud corporal de unos 30,3 centímetros. Su peso exacto: Lo que la ciencia aún no sabe.

6. Anatomía. Como buen artrodiro, la cabeza y el tronco iban encerrados en una coraza de placas óseas articuladas, y el resto del cuerpo terminaba en la cola. Su anatomía pélvica es histórica: los machos tenían cláspers pélvicos completamente osificados —una varilla esbelta sobre una placa basal cuadrada, con una punta de hueso dérmico con hoyuelos y dentículos para sujetarse a la hembra—, y las hembras, una placa pélvica ancha y distinta. Es decir: dimorfismo sexual visible en el fósil.

7. Armas y defensas naturales. Su defensa era la coraza ósea de cabeza y tronco. La morfología de sus mandíbulas sugiere un animal durófago, capaz de procesar alimento duro, más que un depredador de grandes presas.

8. Sentidos. Lo que la ciencia aún no sabe en detalle para este género. Como placodermo, participaría del equipamiento general de su grupo, con ojos y el sistema de la línea lateral para percibir vibraciones en el agua.

9. Cómo se movía. Su tamaño y su morfología, parecidos a los de *Torosteus* y *Compagopiscis*, sugieren una posible vida pelágica: nadaría en aguas abiertas del arrecife, no solo pegado al fondo, aunque ocupaba un nivel alimentario distinto al de esos géneros.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Su morfología mandibular apunta a la durofagia: alimentarse de organismos de concha o caparazón duro del arrecife, triturados con sus placas dentales. Dato histórico: las placas óseas halladas dentro de dos hembras se interpretaron al principio como su última comida, hasta que se demostró que eran otra cosa mucho más importante (véase la sección 13).

11. Comportamiento. Sus fósiles individuales aparecen en número, lo que ha sugerido un posible comportamiento de agrupación o cardumen. Y un detalle revelador: machos y hembras nunca se han encontrado en la misma localidad, lo que sugiere que vivían en zonas distintas durante gran parte del ciclo vital y solo se reunían para reproducirse, un comportamiento comparable al de algunos tiburones actuales.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe. No existe evidencia fósil de comunicación en este género.

13. Reproducción y crías. Aquí está su fama mundial: dentro de hembras fosilizadas se encontraron embriones bien conservados de unos 5 centímetros. Es uno de los registros más antiguos de viviparidad en cualquier vertebrado: fecundación interna y crías que nacían vivas, hace al menos 380 millones de años. Los placodermos como él fueron los primeros estrategas de pocas crías bien desarrolladas, en lugar de puestas enormes: invertían más tiempo y energía en menos descendientes, en un arrecife cálido, estable y con escondites para las hembras gestantes.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe. No hay estimaciones publicadas de su longevidad.

15. Depredadores, rivales y presas. Sus presas serían invertebrados duros del arrecife de Gogo. Como rivales y posibles depredadores tenía a los placodermos y demás peces mayores de aquel arrecife devónico, uno de los ecosistemas más ricos de su época.

16. Adaptaciones. Su gran innovación fue reproductiva: fecundación interna con cláspers osificados y viviparidad, en un vertebrado con mandíbulas situado fuera del grupo corona de los gnatostomados actuales. A eso sumaba la coraza articulada típica de los artrodiros.

17. Evolución y parientes vivos. Su descubrimiento, publicado en *Nature* en 2009, demostró que la fecundación interna y la viviparidad evolucionaron en los vertebrados al menos hace 380 millones de años, mucho antes de lo que se creía. Los placodermos desaparecieron sin descendientes directos; son parientes basales de todos los vertebrados con mandíbulas vivos.

18. Descubridor del primer fósil. El género lo describieron Kim Dennis y R. S. Miles en 1981, a partir de material del arrecife de Gogo. Los embriones los reinterpretaron John A. Long, Kate Trinajstic y Zerina Johanson en 2009, tras el hallazgo de embriones en los ptictodontos de Gogo.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. La foto de esta ficha muestra el ejemplar WAM 03.3.28, el macho con el clásper pélvico osificado, conservado en las colecciones de Australia Occidental (sigla WAM). Los fósiles de Gogo son célebres por conservarse en tres dimensiones, sin aplastar, con tejidos blandos en algunos casos.

20. Causa de su desaparición. El género se conoce solo del Frasniense de Gogo y su grupo entero, los placodermos, desapareció con las crisis del Devónico tardío. La causa concreta para *Incisoscutum*: Lo que la ciencia aún no sabe.

21. Debate científico abierto. Se discute su familia: Incisoscutidae, una familia con un solo género que no todos usan, frente a su posible inclusión en Camuropiscidae según los análisis filogenéticos más recientes. También sigue en estudio cómo crecían sus placas —primero a lo largo y luego a lo ancho— y qué papel jugó esa heterocronía en la evolución de los artrodiros.

22. Dato curioso. Sus embriones pasaron años catalogados como «la última comida» de su madre. Resultó que no era una comida: era una cría. *Incisoscutum* llevaba dentro la prueba de que el sexo con fecundación interna ya existía en los mares de hace 380 millones de años.

ISCHNACANTHUS

**Ischnacanthus gracilis* Egerton, 1861*



Ilustración: Ischnacanthus en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL

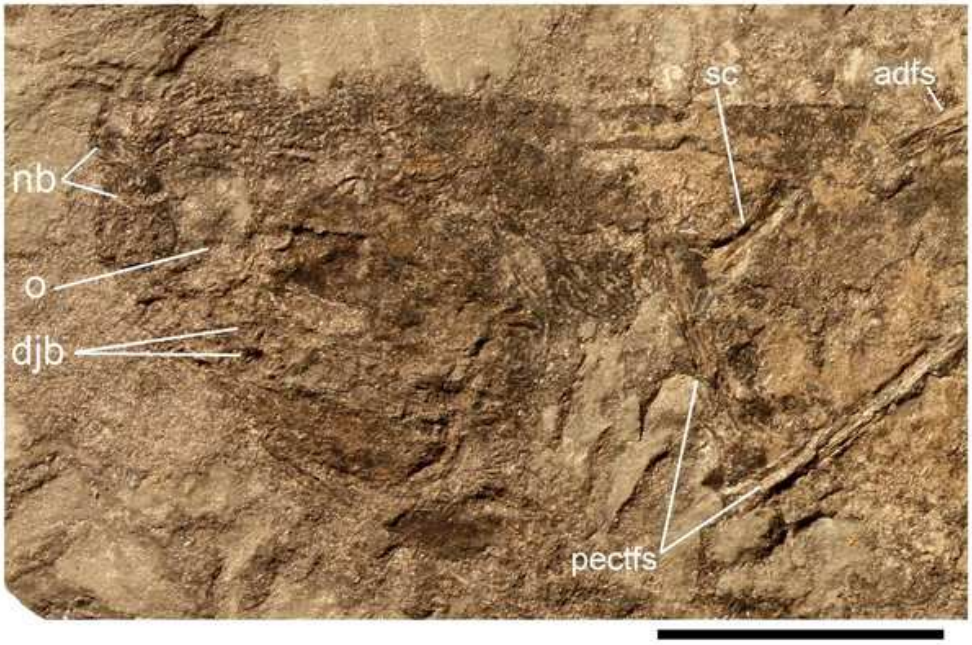


Foto real del fósil: [Carole J. Burrow, David Rudkin, CC BY 4.0].

1. Nombre y significado. *Ischnacanthus* puede leerse desde el griego como «espina esbelta o seca»: un nombre que encaja con un pez acantodio definido por sus espinas. La especie tipo, *gracilis*, significa «grácil, esbelto», y describe bien su silueta fusiforme de nadador rápido.

2. Clasificación. Es un cordado acantodio —hoy situado en la línea de los condrictios— del orden Ischnacanthiformes y la familia Ischnacanthidae, a la que da nombre. El género lo estableció Egerton en 1861 y su especie tipo es *Ischnacanthus gracilis* Egerton, 1861. Se reconocen además *I. wickhami* e *I. kingi* (White, 1961) y, con dudas, *I.(?) anglicus*.

3. Cuándo vivió. Vivió desde el Silúrico tardío (Pridoliense) hasta el Devónico temprano (Lochkoviense). La especie tipo, *I. gracilis*, se conoce solo del Lochkoviense. Esa es la cautela de esta ficha: es un género del tránsito Silúrico–Devónico, incluido aquí por su registro y esplendor devónico temprano.

4. Dónde vivió. Sus primeros fósiles aparecieron en la cantera de Tillywhandland, en Forfar, Escocia. Se le ha situado en el antiguo lago Forfar, un lago de agua dulce rodeado de volcanes en el valle Midland de Escocia; el género también se conoce de Canadá, con un molde de *Ischnacanthus* sp. del Devónico temprano de las montañas Mackenzie expuesto en el Royal Tyrrell Museum.

5. Tamaño y peso. Lo que la ciencia aún no sabe con precisión para el género completo: las fuentes consultadas no cierran una longitud total segura y publicada para *I. gracilis*. Era un acantodio de cuerpo alargado y esbelto, de escala modesta frente a los grandes peces devónicos. Su peso: Lo que la ciencia aún no sabe.

6. Anatomía. Tenía el cuerpo largo, cubierto de escamas pequeñas en forma de mosaico, y una silueta fusiforme muy avanzada para su época, propia de un nadador veloz. Llevaba dos espinas dorsales estrechas, una a cada lado justo detrás de la cabeza. Como todos los acantodios, espinas masivas de dentina sostenían todas sus aletas excepto la caudal. A diferencia de muchos parientes, tenía mandíbulas bien desarrolladas con dientes, aunque muy pequeños en la mandíbula inferior.

7. Armas y defensas naturales. Sus armas y su defensa eran el mismo equipamiento: las espinas de dentina que precedían a sus aletas y sus dos espinas dorsales, capaces de hacer muy incómodo cualquier intento de tragarlo, sumadas a su velocidad.

8. Sentidos. Lo que la ciencia aún no sabe en detalle para este género. Como pez nadador activo, contaría con ojos y línea lateral para orientarse y detectar presas y peligro en el agua del lago.

9. Cómo se movía. Nadaba rápido: su cuerpo fusiforme y ahusado se interpreta como el de un nadador veloz de aguas abiertas, no un pez de fondo.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Era un pez depredador: su boca llevaba dientes muy pequeños en la mandíbula inferior, con los que atraparía animales pequeños del lago. Los ischnacántidos tenían huesos mandibulares dentados bien desarrollados y, en algunos casos, dentaduras complejas con espirales de dientes.

11. Comportamiento. Se le imagina una vida activa de depredador en el lago Forfar. Un estudio de sus comunidades devónicas concluyó que ya entonces los ecosistemas de vertebrados se organizaban en varios niveles alimentarios, con interacciones de tamaño entre depredadores y presas. El detalle social de *Ischnacanthus*: Lo que la ciencia aún no sabe.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe. No existe evidencia fósil de comunicación en este género.

13. Reproducción y crías. Lo que la ciencia aún no sabe para este género: no se conocen huevos ni crías asignados de forma segura a *Ischnacanthus*.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe. No hay estimaciones publicadas de su longevidad.

15. Depredadores, rivales y presas. Compartía las aguas escocesas con otros acantodios como *Mesacanthus*, *Parexus* y *Climatius*, y con peces sin mandíbulas como *Cephalaspis*. Sus presas serían animales pequeños; sus posibles depredadores, los peces y euriptéridos mayores de su lago y sus ríos.

16. Adaptaciones. Su fórmula fue la velocidad con espinas: cuerpo fusiforme de nadador, escamas en mosaico, espinas de dentina en las aletas y una dentadura verdadera en mandíbulas bien osificadas, un rasgo avanzado dentro de los acantodios.

17. Evolución y parientes vivos. Los acantodios mezclan rasgos de pez óseo y de pez cartilaginoso, y esa mezcla es justo lo que lo hace importante: ayuda a reconstruir cómo era el ancestro de los vertebrados con mandíbulas modernos. Hoy se sitúa a su grupo en la línea troncal de los condrictios, con tiburones y rayas como parientes vivos en sentido amplio.

18. Descubridor del primer fósil. Egerton lo descubrió y describió en 1861, a partir de material de la cantera de Tillywhandland, en Forfar (Escocia). A. S. Woodward lo asignó a la familia Ischnacanthidae en 1891.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. La foto de esta ficha muestra el ejemplar NMS G.1891.92.265 de *I. gracilis*, articulado y comprimido lateralmente, procedente de la cantera de Tillywhandland (colecciones de National Museums Scotland). El molde canadiense de las montañas Mackenzie se expone en el Royal Tyrrell Museum de Drumheller.

20. Causa de su desaparición. El género no pasa del Devónico temprano en el registro consultado (Lochkoviense). La causa concreta de su desaparición: Lo que la ciencia aún no sabe; su grupo, los acantodios, siguió existiendo hasta el Pérmico.

21. Debate científico abierto. El gran debate es la posición de los acantodios en el árbol de la vida: tienen rasgos de peces óseos y de peces cartilaginosos a la vez, y cada análisis mueve su lugar entre el tronco de los condrictios y la base de los vertebrados con mandíbulas. Dentro del género, la asignación de *I.(?) anglicus* queda marcada con interrogante en la propia literatura.

22. Dato curioso. Nació en un lago rodeado de volcanes: mientras las lavas cubrían parte de Escocia, *Ischnacanthus* ya patrullaba el lago Forfar con el cuerpo de un nadador moderno y un cinturón de espinas de dentina.

JAEKELOPTERUS

**Jaekelopterus rhenaniae* (Jaekel, 1914)*



Ilustración: Jaekelopterus en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL



Foto real del fósil: [Ghedoghedo, CC BY-SA 4.0].

1. Nombre y significado. *Jaekelopterus* combina el apellido del paleontólogo alemán Otto Jaekel, que describió la especie tipo, con el griego *pterón*, «ala», un sufijo clásico en los nombres de euriptéridos. Es, con cautela (véanse las secciones 5 y 21), el artrópodo más grande conocido.

2. Clasificación. Es un artrópodo quelicerado, un euriptérido del orden Eurypterida, la superfamilia Pterygotioidea y la familia Pterygotidae. El género lo erigió Charles D. Waterston en 1964 y su especie tipo es *Jaekelopterus rhenaniae* (Jaekel, 1914), descrita originalmente dentro de *Pterygotus*. Hoy se reconocen tres especies: *J. rhenaniae*, *J. howelli* y *J. marylandicus* (esta última

incorporada en 2025).

3. Cuándo vivió. Sus fósiles abarcan desde el Silúrico medio (Wenlock) hasta el Devónico temprano (Emsiense). La especie gigante, *J. rhenaniae*, es devónica (Pragiense–Emsiense).

4. Dónde vivió. La especie tipo procede de estratos salobres a de agua dulce de Renania (Alemania); *J. howelli*, de estratos de estuario de Wyoming (EE. UU.), y *J. marylandicus*, de depósitos silúricos de Maryland. Aunque a los euriptéridos se les llama «escorpiones marinos», las capas donde aparece *Jaekelopterus* indican que vivía en aguas costeras, estuarios, ríos y lagos, no en mar abierto.

5. Tamaño y peso. Cifra con cautela obligada: 2,3–2,6 metros de longitud para *J. rhenaniae*. No procede de un cuerpo completo, sino de una estimación a partir de una pinza (quelícero) aislada de la Formación Klerf de Willwerath (Alemania): la pieza conservada mide 36,4 centímetros, le falta aproximadamente una cuarta parte —la pinza completa rondaría 45,5 centímetros— y aplicando la proporción pinza/cuerpo de sus parientes pterigótidos se obtiene ese rango, con una media en torno a 2,5 metros. Con las pinzas extendidas se sumaría cerca de un metro más. *J. howelli* era mucho menor: unos 80 centímetros. Su peso: Lo que la ciencia aún no sabe; su construcción era muy ligera, con la mayor parte de los segmentos finos y poco mineralizados, así que probablemente no fue el artrópodo más pesado, aunque sí el más largo estimado.

6. Anatomía. Se parecía a otros pterigótidos: pinzas y extremidades delanteras agrandadas y un telson —el último segmento del cuerpo— grande y expandido, en su caso de forma triangular, rasgo que lo distingue junto a la inclinación de los dentículos de sus pinzas. Sus quelíceros eran robustos, con dentículos bien desarrollados, comparables a las garras de algunos crustáceos actuales y claramente hechos para capturar presas.

7. Armas y defensas naturales. Sus armas eran las pinzas gigantes dentadas. Su defensa, siendo adulto, era su propio tamaño estimado: en sus aguas costeras y fluviales, pocos animales podrían enfrentarse a un euriptérido de ese porte.

8. Sentidos. Sus ojos compuestos indican un animal activo y potente, con una agudeza visual alta para un artrópodo de su época: un depredador que veía bien a sus presas, a diferencia de parientes suyos de vista modesta y hábitos de penumbra.

9. Cómo se movía. Nadaba impulsándose con sus apéndices en forma de remo y gobernando con el telson aplanado y expandido a modo de timón. Sus patas marchadoras le servirían en el fondo de estuarios y ríos someros.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Se le interpreta como un depredador ápice de los ecosistemas de Euramérica en el Devónico temprano: capturaba activamente a sus presas —peces primitivos y otros invertebrados acuáticos— sujetándolas con las pinzas dentadas.

11. Comportamiento. Lo que la ciencia aún no sabe en detalle social: no hay pruebas de vida en grupo. Todo lo conocido apunta a un depredador solitario y activo, que crecía mudando su exoesqueleto, como los demás euriptéridos.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe. No existe evidencia fósil de comunicación entre individuos en este género.

13. Reproducción y crías. Lo que la ciencia aún no sabe para *Jaekelopterus* en concreto. Su historia taxonómica gira, curiosamente, en torno a un apéndice genital: el género se separó de

Pterygotus por una supuesta segmentación de ese apéndice que después se demostró que era una mala interpretación; el apéndice era en realidad indiviso, como en *Pterygotus*.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe. Ningún estudio ha establecido cuántos años vivía ni cuántas mudas necesitaba para alcanzar su tamaño estimado.

15. Depredadores, rivales y presas. En la cima de su red alimentaria: sus presas serían peces y otros animales acuáticos de las costas y ríos devónicos, y sus rivales, otros pterigótidos gigantes como *Acutiramus* y *Pterygotus*. Un adulto completo tendría pocos o ningún depredador natural.

16. Adaptaciones. Su adaptación estrella fue el gigantismo ligero: un exoesqueleto fino y poco mineralizado que reducía el coste de crecer, mudar y respirar, sumado a pinzas especializadas y buena vista. Varios factores se han propuesto para ese tamaño sin precedentes: depredación, comportamiento de cortejo, competencia y recursos del ambiente.

17. Evolución y parientes vivos. Es uno de los pterigótidos más derivados, con *Acutiramus* como género hermano según el análisis de 2007. Los euriptéridos no dejaron descendientes; sus parientes vivos lejanos dentro de los quelicerados son los cangrejos cacerola y, en sentido amplio, arañas y escorpiones.

18. Descubridor del primer fósil. Otto Jaekel describió la especie tipo en 1914 como *Pterygotus rhenaniae*, a partir de un pretelson aislado hallado en Alken (Renania), y estimó entonces un animal de apenas un metro. Walter R. Gross aportó material más completo cerca de Overath, Leif Størmer lo redescribió en 1936 y Waterston erigió el género *Jaekelopterus* en 1964.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. La pieza que lo cambió todo es la pinza gigante de Willwerath, de 36,4 centímetros conservados, publicada por Braddy, Poschmann y Tetlie en 2007. La foto de esta ficha muestra un fósil de *J. rhenaniae* fotografiado en el Museo de Historia Natural de Maguncia (Alemania).

20. Causa de su desaparición. El género desaparece del registro en el Devónico temprano (Emsiense). La causa concreta: Lo que la ciencia aún no sabe. Los euriptéridos en conjunto fueron perdiendo terreno a lo largo del Devónico frente a los peces con mandíbulas.

21. Debate científico abierto. El debate central es su tamaño: la cifra de 2,3–2,6 metros es una extrapolación desde una sola pinza incompleta, y Kaiser y Klok argumentaron en 2008 que esas estimaciones podrían estar exageradas si la proporción pinza/cuerpo cambiaba al crecer el animal. A eso se suma un debate taxonómico: Lamsdell y Legg propusieron en 2010 que *Jaekelopterus*, *Pterygotus* e incluso *Acutiramus* podrían ser sinónimos entre sí, y que solo un análisis filogenético amplio con muchas especies podrá resolverlo.

22. Dato curioso. El artrópodo más grande de la historia se conoce, sobre todo, por una sola pinza. De esa garra de casi medio metro, hallada en Alemania, salió la estimación que lo coronó por encima de todos los demás gigantes, incluidos el milpiés gigante *Arthropleura* y sus propios primos euriptéridos.

JAKUBSONIA

**Jakubsonia livnensis* Lebedev, 2004*



Ilustración: Jakubsonia en vida (reconstrucción).

1. Nombre y significado. *Jakubsonia livnensis* fue nombrado y descrito en 2004. El epíteto *livnensis* remite a Livny, la localidad rusa cercana a su yacimiento, en la región de Oriol. La etimología exacta del nombre del género no consta explicada en las fuentes consultadas, así que no la inventamos: Lo que la ciencia aún no sabe sobre el porqué de ese nombre.

2. Clasificación. Es un cordado tetrapodomorfo, un tetrápodo temprano (estegocefálio) del Devónico. El género y su única especie, *Jakubsonia livnensis*, los describió Oleg A. Lebedev en 2004. Sus rasgos del techo craneal y del cleitro lo acercan a *Ventastega*, otro tetrápodo temprano del Báltico.

3. Cuándo vivió. Vivió en el Devónico tardío, en el Fameniense temprano.

4. Dónde vivió. Sus restos proceden de la cantera de Gornostayevka, al suroeste de la ciudad de Livny, en la región de Oriol (Rusia). El trabajo original subrayó que los tetrápodos de su época habitaban una amplia gama de ambientes acuáticos, y que en las comunidades famenienses convivía a menudo más de un tetrápodo, con adaptaciones alimentarias más diversas de lo que se creía.

5. Tamaño y peso. Lo que la ciencia aún no sabe: el género se conoce por restos parciales —parte del techo del cráneo, un angular incompleto, el cleitro derecho con el escapulocoracoides y un fémur parcial— y no existe una longitud total fiable y publicada para el animal completo. Esta ficha no inventa una cifra.

6. Anatomía. Lo conocido cabe en pocas piezas, pero son piezas clave: la región interorbital del cráneo, parte de la mandíbula (el angular), la cintura escapular (cleitro y escapulocoracoides) y parte de un fémur, es decir, ya tenía una pata trasera con huesos de tetrápodo. La estructura de la región interorbital y del cleitro sugiere parecido con *Ventastega*.

7. Armas y defensas naturales. Lo que la ciencia aún no sabe en concreto. Como otros tetrápodos tempranos, tendría dientes para sujetar presas y el refugio de las aguas someras como defensa principal, pero no hay una descripción publicada de un armamento específico en este género.

8. Sentidos. Lo que la ciencia aún no sabe. No se conserva evidencia específica de sus órganos sensoriales en el material conocido.

9. Cómo se movía. Lo que la ciencia aún no sabe en detalle: el fémur parcial confirma extremidades de tetrápodo, pero el material es insuficiente para reconstruir su forma de moverse en el agua o en tierra, si es que salía a ella.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Lo que la ciencia aún no sabe de forma directa. El estudio original señaló que las comunidades de tetrápodos famenienses muestran adaptaciones tróficas más diversas de lo supuesto, pero no asigna una dieta concreta y demostrada a *Jakubsonia*.

11. Comportamiento. Lo que la ciencia aún no sabe. Sí se sabe el contexto: en su comunidad convivía el antiarco *Remigolepis*, que jugaba un papel importante en las comunidades de tetrápodos del Fameniense, y la presencia de más de un tetrápodo por comunidad indica nichos más variados de lo que se pensaba.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe. No existe evidencia fósil al respecto.

13. Reproducción y crías. Lo que la ciencia aún no sabe para este género: no se conocen huevos, crías ni juveniles asignados a *Jakubsonia*.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe. No existe ninguna estimación publicada.

15. Depredadores, rivales y presas. Compartía su ambiente con el placodermo antiarco *Remigolepis* y, según el análisis de los yacimientos de tetrápodos tempranos, con otros tetrápodos en la misma comunidad. Sus presas y depredadores concretos: Lo que la ciencia aún no sabe.

16. Adaptaciones. Lo que se puede decir con el material en la mano: ya poseía la arquitectura básica de los tetrápodos —cintura escapular separada y fémur— en el Fameniense temprano, formando parte de la primera radiación de vertebrados con patas en una Rusia devónica de ambientes acuáticos diversos.

17. Evolución y parientes vivos. Es una pieza más del mosaico de los primeros tetrápodos: junto a *Ventastega*, *Tulerpeton* y otros géneros rusos y bálticos, muestra que la conquista de las patas no fue obra de un solo animal, sino de muchas comunidades repartidas por el Devónico tardío. Sus parientes vivos, en sentido amplio, son todos los tetrápodos actuales.

18. Descubridor del primer fósil. El género lo describió Oleg A. Lebedev en 2004, en la revista *Acta Universitatis Latviensis*, a partir del material de la cantera de Gornostayevka, cerca de Livny.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. No hay un fósil estrella de museo para este género: su material tipo es el conjunto parcial descrito en 2004 (cráneo parcial, angular, cleitro con escapulocoracoides y fémur parcial). En esta pasada no se localizó ninguna foto libre de esos fósiles en Wikimedia Commons, por eso esta ficha no lleva foto real.

20. Causa de su desaparición. El género se conoce solo del Fameniense temprano de Rusia y desapareció en el contexto de las crisis del Devónico tardío. La causa concreta: Lo que la ciencia

aún no sabe.

21. Debate científico abierto. Su parecido con *Ventastega*, sugerido por la región interorbital y el cleitro, plantea si ambos forman un grupo regional de tetrápodos báltico-rusos emparentados. Y el debate de fondo de su época: cuánta diversidad de ambientes y de formas de vida tenían ya los primeros tetrápodos, un panorama que su propio yacimiento obligó a ampliar.

22. Dato curioso. Es un tetrápodo hecho de cuatro piezas: un trozo de cráneo, un trozo de mandíbula, un hombro y medio fémur. Con solo eso bastó para demostrar que en la Rusia del Fameniense ya caminaba —o remaba— un animal con patas de verdad.

JARVIKINA

**Jarvikina wenjukowi* (Rohon, 1889)*



Ilustración: Jarvikina en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL

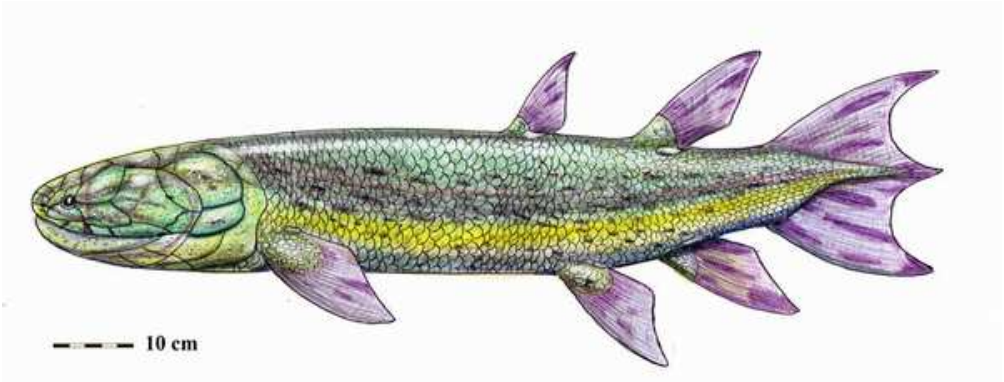


Foto real del fósil: [DiBgd, CC BY-SA 4.0, vía Wikimedia Commons].

1. Nombre y significado. *Jarvikina* es un diminutivo en honor de Erik Jarvik, el gran especialista sueco en peces sarcopterigios. El epíteto *wenjukowi* conserva el apellido de la persona a quien Rohon dedicó la especie original en 1889. Su historia de nombres es su historia científica: nació como *Cricodus wenjukowi*, pasó a ser *Eusthenopteron wenjukowi* y en 1977 recibió género propio.

2. Clasificación. Es un cordado sarcopterigio, un pez de aletas lobuladas de la familia Tristichopteridae, el mismo grupo de *Eusthenopteron*. El género lo erigió Emilia Vorobyeva en 1977 para la especie *wenjukowi* (Rohon, 1889). Sinónimo en disputa, declarado tal cual: autores posteriores han cuestionado esa separación y han devuelto la especie a *Eusthenopteron* como *Eusthenopteron wenjukowi*; en esta enciclopedia se mantiene *Jarvikina* siguiendo el catálogo aprobado, con la disputa abierta en la sección 21.

3. Cuándo vivió. Vivió en el Devónico tardío, en la edad Frasniense.

4. Dónde vivió. La especie procede de la óblast de Leningrado, en Rusia. Su mundo eran las aguas —ríos, estuarios y costas someras— del continente de las Areniscas Rojas Antiguas, el

mismo escenario de los grandes tristichópteros europeos.

5. Tamaño y peso. Lo que la ciencia aún no sabe con una cifra propia y segura para *Jarvikina*: no existe en las fuentes consultadas una longitud total medida específicamente para este género. Como referencia de su grupo, su pariente cercano *Eusthenopteron foordi* superaba 1,5 metros, pero esa cifra es de *Eusthenopteron*, no de *Jarvikina*, y esta ficha no la traslada como si fuera suya.

6. Anatomía. Como tristichóptero, era un pez de aletas lobuladas: aletas pares con un esqueleto interno de huesos —el mismo plan básico del que derivan los brazos y las piernas de los tetrápodos—, cabeza grande con mandíbulas potentes y dientes con el esmalte plegado típico de su grupo (dientes laberintodontos). Las diferencias morfológicas que Vorobyeva vio frente a *Eusthenopteron* son las que justificaron su género propio en 1977.

7. Armas y defensas naturales. Sus armas eran unas mandíbulas potentes con dentadura de depredador, propias de un gran pez carnívoro de su ecosistema. Como defensa, su tamaño de tristichóptero grande lo situaba cerca de la cima de su red alimentaria.

8. Sentidos. Lo que la ciencia aún no sabe en detalle para este género. Como buen sarcopterigio depredador, contaría con ojos, línea lateral y coanas (narinas internas), un rasgo que su grupo comparte con los tetrápodos.

9. Cómo se movía. Nadaba con ondulaciones del cuerpo y remando con sus aletas lobuladas y musculosas. Era un animal estrictamente acuático, como se acepta hoy para su pariente *Eusthenopteron*, pese a las viejas ilustraciones que mostraban a estos peces saliendo a tierra.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Se le interpreta como un depredador de peces más pequeños y otros animales acuáticos, capturados con sus mandíbulas dentadas, en la línea de lo que se propone para los tristichópteros grandes. No hay contenidos estomacales publicados de este género.

11. Comportamiento. Lo que la ciencia aún no sabe. No existe evidencia de comportamiento social o de caza en grupo en *Jarvikina*.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe. No existe evidencia fósil al respecto.

13. Reproducción y crías. Lo que la ciencia aún no sabe para este género: no se conocen huevos ni juveniles asignados a *Jarvikina*. En su pariente *Eusthenopteron* no se aprecia una fase larvaria distinta: los jóvenes serían versiones en miniatura del adulto, un dato del género vecino que no se traslada aquí como hecho propio.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe. No hay estimaciones publicadas para este género.

15. Depredadores, rivales y presas. Sus presas serían peces más pequeños de las aguas frasnienses de Rusia. Como rivales tenía a otros grandes sarcopterigios y placodermos de su región; un adulto de su porte tendría pocos depredadores.

16. Adaptaciones. Su gran rasgo es el de todo su grupo: las aletas lobuladas con huesos internos equivalentes a húmero, radio y cúbito, la plataforma anatómica sobre la que la evolución construiría después las extremidades de los tetrápodos. A eso sumaba coanas y una mandíbula de depredador eficaz.

17. Evolución y parientes vivos. Los tristichópteros están extinguidos, pero su linaje, el de los sarcopterigios, sobrevive en los celacantos, los peces pulmonados y todos los tetrápodos, incluidos los humanos. *Jarvikina*/*Eusthenopteron wenjukowi* forma parte del grupo de peces junto al tronco del que surgieron los animales terrestres.

18. Descubridor del primer fósil. La especie la describió originalmente Rohon en 1889 como *Cricodus wenjukowi*, a partir de material ruso. Casi un siglo después, en 1977, Emilia Vorobyeva la separó en el género nuevo *Jarvikina* por sus diferencias morfológicas frente a *Eusthenopteron*.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. No se localizó en esta pasada un fósil estrella ni una fotografía libre de un fósil auténtico de *Jarvikina* en Wikimedia Commons: las imágenes libres que aparecen bajo su nombre son reconstrucciones artísticas, y las fotos reales disponibles corresponden a *Eusthenopteron foordi*, otra especie, por lo que no se usan aquí como si fueran suyas.

20. Causa de su desaparición. El género, como todos los tristichópteros, desapareció en el contexto de las crisis del Devónico tardío que cerraron la era de los grandes peces de aletas lobuladas de agua dulce y costera. La causa concreta para *Jarvikina*: Lo que la ciencia aún no sabe.

21. Debate científico abierto. El debate que define a esta ficha: ¿es *Jarvikina* un género válido o debe volver a *Eusthenopteron*? Vorobyeva lo separó en 1977 por diferencias morfológicas aparentes; trabajos posteriores lo han puesto en duda, y la descripción en 2018 de *Eusthenopteron jenkinsi* mostró que *Eusthenopteron* era morfológicamente más variable de lo que se creía, lo que refuerza devolver *wenjukowi* a ese género. La disputa sigue abierta y aquí se declara en lugar de ocultarla.

22. Dato curioso. Ha tenido tres nombres en tres siglos distintos de la paleontología: *Cricodus* en 1889, *Eusthenopteron* después y *Jarvikina* desde 1977. Pocos peces fósiles resumen mejor cómo la ciencia se corrige a sí misma que este tristichóptero ruso con crisis de identidad.

KAINOPS

**Kainops* Ramsköld & Chatterton, 1991*



Ilustración: Kainops en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL



Foto real del fósil: [Moussa Direct Ltd., CC BY-SA 3.0].

1. Nombre y significado. El origen del nombre *Kainops* no consta explicado de forma segura en las fuentes consultadas, así que no lo inventamos: Lo que la ciencia aún no sabe sobre el porqué de este nombre. Sí está claro lo que era: un trilobite pequeño de ojos extraordinarios, famoso entre los especialistas por ver el mundo devónico con más detalle que casi ningún pariente suyo.

2. Clasificación. Es un artrópodo trilobite del orden Phacopida y la familia Phacopidae. Se distingue de su pariente cercano *Paciphacops* por el número de facetas del ojo: *Kainops* tiene entre 6 y 8 facetas por fila vertical, frente a solo 3 o 4 en *Paciphacops*, y también por la forma del

surco entre el área palpebral y el lóbulo palpebral. Entre sus especies conocidas están *K. invius* y *K. raymondi*, ambas de Oklahoma.

3. Cuándo vivió. Vivió en el Devónico temprano, hace unos 415-400 millones de años. Las formaciones clásicas del género, Haragan y Bois d'Arc en Oklahoma, corresponden a ese intervalo del Devónico inferior.

4. Dónde vivió. Sus fósiles proceden sobre todo del sur de Estados Unidos: la Formación Haragan y la Formación Bois d'Arc (miembro Cravat), en Clarita y Black Cat Mountain, condado de Coal, Oklahoma. Vivía en mares someros y cálidos que cubrían entonces esa región.

5. Tamaño y peso. Era un trilobite pequeño: los ejemplares de *K. invius* miden en torno a 15-19 milímetros, y un ejemplar de *K. raymondi* de la Formación Haragan alcanza 34 milímetros de longitud. Su peso en vida: Lo que la ciencia aún no sabe, aunque sería de apenas unos gramos.

6. Anatomía. Tenía el cuerpo trilobulado típico de los trilobites: escudo cefálico amplio, tórax de segmentos articulados y un escudo caudal pequeño. Su rasgo estrella eran los ojos compuestos esquizocroales, formados por lentes individuales grandes y separadas, con muchas más facetas por fila que su pariente *Paciphacops*, un detalle que se aprecia incluso en ejemplares enrollados.

7. Armas y defensas naturales. Su defensa era su caparazón mineralizado y la capacidad de enrollarse, documentada en ejemplares de *K. raymondi* conservados en posición enrollada: al cerrarse, protegía las patas y las partes blandas del vientre dentro de una bola blindada.

8. Sentidos. Sus ojos eran su sentido dominante y el mejor de su familia cercana: con 6-8 lentes por fila vertical, su visión era notablemente más fina que la de *Paciphacops*. Sumaba antenas y sedas sensoriales para percibir el fondo cercano, como otros trilobites.

9. Cómo se movía. Caminaba sobre el fondo marino con sus numerosas patas articuladas, desplazándose entre el sedimento y las conchas de otros animales en busca de alimento y refugio.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Se le interpreta como un animal bentónico que se alimentaba de restos orgánicos y organismos diminutos del fondo, rebuscando en el sedimento. No se conocen contenidos digestivos fosilizados de este género que lo confirmen directamente.

11. Comportamiento. Lo que la ciencia aún no sabe en detalle: no hay pruebas directas de vida en grupo. Los yacimientos de Oklahoma conservan ejemplares de distintos tamaños juntos, incluidos posibles estadios juveniles (meráspidos) junto a adultos, lo que sugiere poblaciones completas viviendo sobre el mismo fondo.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe. No existe evidencia de comunicación entre individuos en este género.

13. Reproducción y crías. Lo que la ciencia aún no sabe para este género en concreto: no se conocen huevos asignados a *Kainops*. En los trilobites en general, el desarrollo pasaba por estadios larvarios diminutos que iban añadiendo segmentos en cada muda.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe. No existe ninguna estimación publicada de la longevidad de *Kainops*.

15. Depredadores, rivales y presas. En los mares devónicos de Oklahoma convivía con cefalópodos, peces primitivos y otros trilobites mayores, candidatos a depredadores de un animal

de dos o tres centímetros. Sus «presas» serían partículas orgánicas y organismos diminutos del sedimento.

16. Adaptaciones. Su gran especialización fue la vista: multiplicar el número de facetas por fila le daba una imagen más detallada del fondo, una ventaja para detectar alimento y peligro en un mar lleno de depredadores. A eso sumaba el enrollamiento defensivo propio de los facópidos.

17. Evolución y parientes vivos. Pertenece a los trilobites, el gran grupo de artrópodos marinos que dominó los océanos paleozoicos y desapareció por completo a finales del Pérmico. Los trilobites no dejaron descendientes directos; sus parientes vivos más cercanos en el gran árbol de los artrópodos incluyen a quelicerados como los cangrejos cacerola y las arañas, en un parentesco lejano y debatido.

18. Descubridor del primer fósil. Las especies de Oklahoma se describieron primero dentro de otros géneros facópidos —*K. invius* y *K. raymondi* proceden de la literatura clásica sobre los trilobites de las formaciones Haragan y Bois d'Arc— y el género *Kainops* se erigió después para separar a las formas de ojos con muchas facetas de *Paciphacops* (véase la lista de revisión sobre la autoría exacta).

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. Los ejemplares de Black Cat Mountain y Clarita (Oklahoma) son clásicos del Devónico norteamericano: destacan los *K. raymondi* enrollados de la Formación Haragan, preparados bajo microscopio, en los que se cuentan las facetas oculares una a una. La foto de esta ficha muestra un ejemplar de *Kainops invius* en vistas lateral y ventral.

20. Causa de su desaparición. El género no continúa más allá del Devónico temprano en el registro consultado. La causa concreta de su desaparición: Lo que la ciencia aún no sabe; los facópidos en conjunto fueron perdiendo diversidad a lo largo del Devónico.

21. Debate científico abierto. La frontera entre *Kainops* y *Paciphacops* sigue siendo un ejercicio de detalle: ambos géneros conviven en las mismas capas de Oklahoma y se separan por caracteres finos del ojo y del surco palpebral, así que la asignación de ejemplares concretos se discute caso a caso.

22. Dato curioso. Hay trilobites que se distinguen por una espina, un cuerno o una cola rara. *Kainops* se distingue contando: si el ojo tiene 6-8 facetas por fila, es *Kainops*; si tiene 3-4, es su primo *Paciphacops*. Toda su identidad cabe en una cuenta de lentes.

KAYSEROPS

**Kayserops kochi* (Kayser, 1883)*

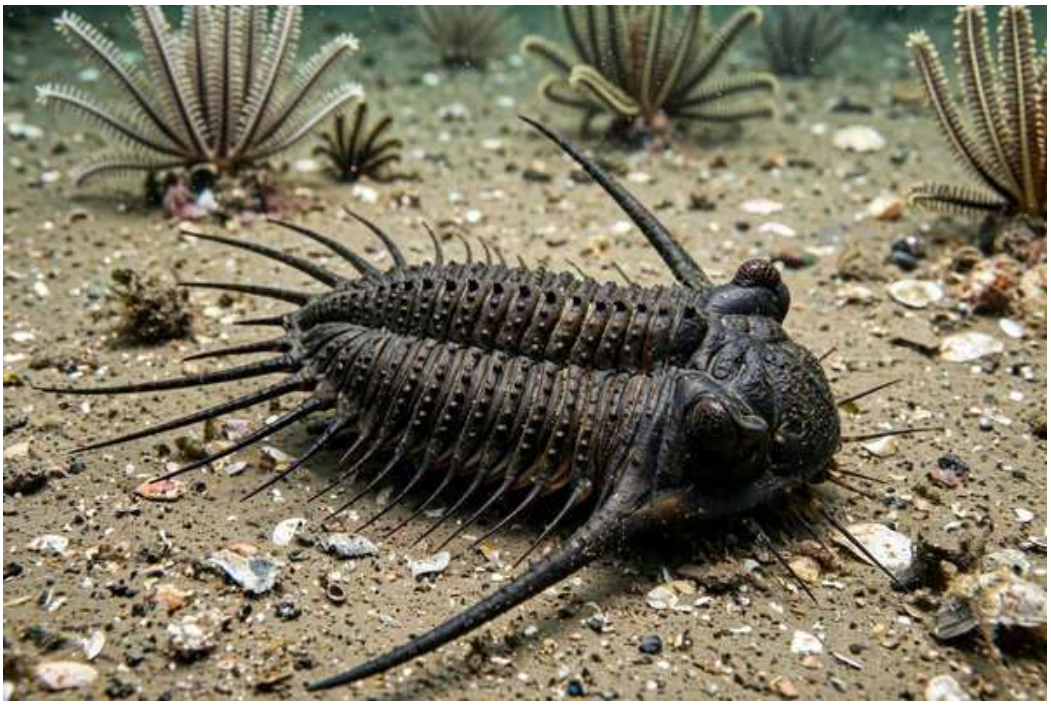


Ilustración: Kayserops en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL



Foto real del fósil: [Jonathan Chen, CC BY-SA 4.0].

1. Nombre y significado. *Kayserops* significa algo así como «el de Kayser»: el nombre del género deriva del apellido de Emanuel Kayser, el paleontólogo que describió la especie tipo en 1883. El sufijo *-ops*, «aspecto» u «ojo», es habitual en los trilobites. Es un trilobite espinoso cuya historia moderna está llena de confusiones de identidad, como se cuenta en esta ficha.

2. Clasificación. Es un artrópodo trilobite del orden Phacopida, la familia Acastidae y la subfamilia Asteropyginae. El género lo describió Delo en 1935 y su especie tipo es *Kayserops kochi*, descrita originalmente por Kayser en 1883 dentro del género *Cryphaeus*, a partir de

material alemán. Ojo con el catálogo: a veces se le ha llamado «dalmanítido», pero la clasificación aceptada es la de acástido asteropigino.

3. Cuándo vivió. El género se conoce del Devónico: la especie tipo procede del Devónico inferior de Alemania, y las especies marroquíes atribuidas al género se han citado del Devónico inferior y medio (Emsiense a Devónico medio en la literatura comercial y especializada consultada).

4. Dónde vivió. La localidad tipo es el Macizo Renano, en Alemania. Las formas marroquíes asignadas a *Kayserops* proceden de la región de Alnif y el Jebel Issoumour (monte Issimour, Oufaten, Oued Ghris, Boulashghal), en Marruecos, de mares someros del borde norte de Gondwana.

5. Tamaño y peso. Las especies marroquíes medidas en ejemplares concretos van de unos 45 milímetros a 85 milímetros de longitud en *K. megaspina*, la especie «de espinas grandes», contando las espinas genales extendidas. Su peso en vida: Lo que la ciencia aún no sabe.

6. Anatomía. Tenía el cuerpo trilobulado con el sello de los asteropiginos: escudo cefálico con ojos compuestos de facetas finas y largas espinas genales que se abren hacia los lados, tórax segmentado con pústulas en algunas especies, y un escudo caudal rematado por espinas pigidiales alargadas, el rasgo que distingue al verdadero *Kayserops* de sus imitadores.

7. Armas y defensas naturales. Su defensa era su panoplia de espinas: espinas genales desplegadas, espinas axiales sobre el tórax en *K. megaspina* y espinas caudales largas convertían a este trilobite en un bocado incómodo y difícil de tragar entero.

8. Sentidos. Sus ojos compuestos, de facetas pequeñas y numerosas bien conservadas en los ejemplares marroquíes, eran su sentido principal para vigilar el fondo marino. Sumaba antenas y sedas sensoriales propias de los trilobites.

9. Cómo se movía. Caminaba sobre el fondo marino con sus patas articuladas, con las espinas genales y caudales sobresaliendo como un erizo en miniatura mientras avanzaba entre el sedimento.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Se le interpreta como un animal bentónico que se alimentaba de restos orgánicos y pequeños organismos del fondo, como otros asteropiginos. No se conocen contenidos digestivos de este género que lo confirmen directamente.

11. Comportamiento. Lo que la ciencia aún no sabe en detalle. Un ejemplar excepcional conserva juntos a *K. megaspina* y *K. moroccanensis* en la misma laja, una «doble natural» que muestra a dos especies del género compartiendo el mismo fondo en el Devónico de Marruecos.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe. No existe evidencia de comunicación entre individuos en este género.

13. Reproducción y crías. Lo que la ciencia aún no sabe para este género en concreto: no se conocen huevos ni larvas asignados a *Kayserops*. En los trilobites en general, el crecimiento pasaba por estadios juveniles que añadían segmentos en cada muda.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe. No existe ninguna estimación publicada de la longevidad de *Kayserops*.

15. Depredadores, rivales y presas. Compartía los mares devónicos con cefalópodos, peces con mandíbulas en plena expansión y otros trilobites, candidatos a depredadores de un animal

espinoso de pocos centímetros. Sus «presas» serían organismos diminutos y restos orgánicos del fondo.

16. Adaptaciones. Su fórmula fue la espina: un asteropigino que convirtió cada extremo del cuerpo —mejillas, eje y cola— en una defensa puntiaguda, en unos mares donde los peces con mandíbulas hacían la vida cada vez más peligrosa para los trilobites.

17. Evolución y parientes vivos. Pertenece a los trilobites, desaparecidos por completo a finales del Pérmico, sin descendientes directos. Sus parientes vivos más cercanos, en un parentesco lejano y debatido dentro de los artrópodos, incluyen a quelicerados como los cangrejos cacerola y las arañas.

18. Descubridor del primer fósil. Emanuel Kayser describió la especie tipo en 1883 como *Cryphaeus kochi*, a partir de material del Macizo Renano alemán. Delo erigió el género *Kayserops* en 1935, bautizándolo en honor de Kayser.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. La foto de esta ficha muestra el ejemplar de *K. kochi* UMMNH 74726, expuesto en el Museo de Historia Natural de la Universidad de Michigan. De Marruecos destacan la «doble natural» de *K. megaspina* y *K. moroccanensis* del monte Issimour y los ejemplares de *K. megaspina* de Oued Ghris con las espinas genales libres y desplegadas.

20. Causa de su desaparición. El género desaparece del registro en el Devónico. La causa concreta: Lo que la ciencia aún no sabe; los trilobites en conjunto entraron en declive a lo largo del Devónico, en mares cada vez más dominados por los peces con mandíbulas.

21. Debate científico abierto. *Kayserops* es un caso de identidad robada: el trilobite que el comercio de fósiles vende como «Kayserops» es en realidad *Metacanthina issoumourensis*, mucho más común, y el verdadero *Kayserops* —reconocible por sus espinas pigidiales alargadas— es raro. A ello se suma que especies como *K. tamnrhertus* (Chatterton y colaboradores, 2006) han sido trasladadas después a géneros nuevos como *Gandlops* y *Bignonops*, así que los límites del género siguen en revisión.

22. Dato curioso. Es tan raro el auténtico que un especialista en trilobites marroquíes contaba haber conseguido solo dos ejemplares verdaderos en ocho años, entre cientos de falsos «Kayserops» que en realidad eran *Metacanthina*. Pocos géneros pueden presumir de tener un impostor más famoso que ellos.

LECLERCQIA

**Leclercqia complexa* Banks, Bonamo & Grierson, 1972*



Ilustración: Leclercqia en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL

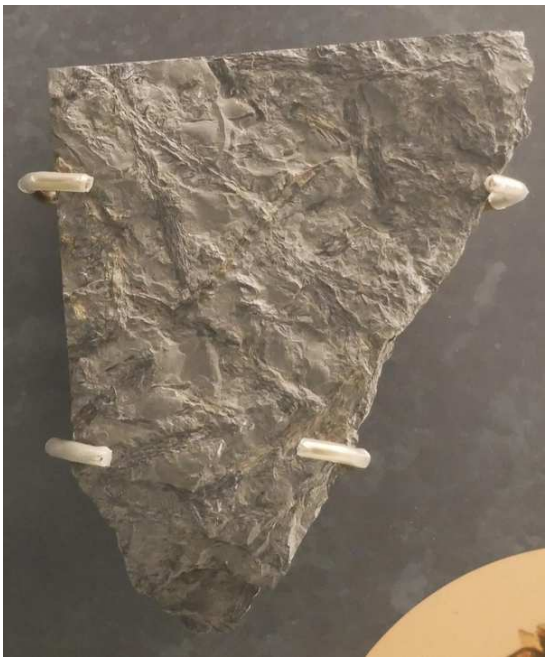


Foto real del fósil: [Skye McDavid, CC BY 4.0].

1. Nombre y significado. *Leclercqia* honra a Suzanne Leclercq, paleobotánica belga pionera en el estudio de las plantas devónicas. El epíteto de la especie tipo, *complexa*, lo dice todo: «compleja», por sus hojas, las más complicadas de su época, divididas en cinco puntas como pequeños tenedores tridimensionales.

2. Clasificación. Es una planta vascular del grupo de los licopodios (Lycopodiophyta), del orden Protolepidodendrales y la familia Protolepidodendraceae. El género y la especie tipo los describieron Harlan P. Banks, Patricia M. Bonamo y James D. Grierson en 1972, a partir de

material del Devónico medio de Nueva York.

3. Cuándo vivió. Vivió en el Devónico, con origen citado en el Emsiense (Devónico temprano) y amplia dispersión en el Devónico medio. La especie tipo procede del Devónico medio tardío («late middle Devonian») del este de Nueva York, y en Canadá (Nuevo Brunswick) se ha documentado también su presencia en el Devónico temprano.

4. Dónde vivió. La localidad clásica es Blenheim-Gilboa, en el condado de Schoharie (Nueva York), en la Formación Panther Mountain, la misma región del famoso bosque fósil de Gilboa. También se conoce de Nuevo Brunswick (Canadá) y de otras localidades devónicas: era una planta de llanuras húmedas y riberas, ampliamente dispersa.

5. Tamaño y peso. Era una planta herbácea y esbelta: sus ejes alcanzan hasta unos 7 milímetros de diámetro y longitudes de hasta unos 50 centímetros, con alturas estimadas de medio metro a un metro según la fuente —esa es la horquilla declarada—. Su peso: Lo que la ciencia aún no sabe, y en una hierba devónica tampoco tendría el sentido habitual.

6. Anatomía. Sus tallos estaban densamente cubiertos por hojas dispuestas en espiral baja, de ocho a diez por vuelta. Cada hoja se dividía en una parte central larga, puntiaguda y a menudo curvada hacia atrás, y dos divisiones laterales opuestas también divididas: en total, normalmente cinco segmentos (a veces hasta siete). Cada hoja tenía una sola vena central. Los esporangios, globosos o elípticos, nacían sobre la cara superior de hojas fértiles (esporofilos) mezcladas con las hojas vegetativas a lo largo del eje. Sus esporas medían 60-85 micrómetros.

7. Armas y defensas naturales. No tenía armas: su «defensa» era crecer en matas densas y extenderse rastrera sobre el suelo húmedo, como hacen hoy los licopodios herbáceos. Sus hojas de puntas ganchudas y recurvadas pudieron ayudarla a apoyarse y trepar sobre plantas vecinas, según se ha propuesto para una especie afín.

8. Sentidos. Una planta no tiene sentidos animales: su «percepción» del medio era el crecimiento hacia la luz y la respuesta a la humedad y la gravedad, como en las plantas actuales. Sus estomas, ligeramente hundidos y repartidos por hojas y tallos, regulaban el intercambio de gases con el aire devónico.

9. Cómo se movía. No se movía: vivía fija al suelo. Solo sus esporas viajaban, dispersadas por el viento y el agua, para colonizar nuevas orillas. La planta se extendía por crecimiento de sus ejes y por estructuras rastreras de enraizamiento.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Su «dieta» era la fotosíntesis: fabricaba su alimento con luz, agua y dióxido de carbono, y absorbía agua y nutrientes del suelo húmedo por sus estructuras de enraizamiento. Era, como todas las plantas verdes, productora en la base de la red alimentaria terrestre devónica.

11. Comportamiento. Formaría matas bajas y pringosas de tallos entrelazados en las riberas y llanuras de inundación, el «césped» del bosque de Gilboa, por debajo de los árboles primitivos de la época. En una especie posterior del género, *L. scolopendra*, los brotes de apenas 2,5 milímetros de grosor formaban alfombras rastreras que cubrían el suelo.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe, y en una planta no se espera comunicación en el sentido animal habitual.

13. Reproducción y crías. Se reproducía por esporas: los esporangios se abrían por el margen

superior y liberaban esporas de un solo tipo (planta homospórea, según la descripción original), de 60-85 micrómetros, con espinas de 5-9 micrómetros sobre una cresta ecuatorial. No tenía flores ni semillas: esas invenciones aún no existían.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe. No existe una estimación publicada de cuántas temporadas podía vivir un individuo de *Leclercqia*.

15. Depredadores, rivales y presas. No cazaba: sus «enemigos» serían los primeros herbívoros terrestres —artrópodos diminutos que ya dejaban coprolitos llenos de esporas en el Devónico— y su competencia eran las demás plantas pioneras por la luz y el suelo húmedo de las riberas.

16. Adaptaciones. Su gran innovación está en la hoja: *Leclercqia* es un taxón puente porque combina homospória con lígula —una pequeña lengüeta sobre la hoja—, una combinación que no se da en ningún licopodio vivo y que anticipa rasgos de los grandes licopodios arbóreos posteriores. Sus hojas divididas en cinco segmentos aumentaban la superficie para captar luz sin gastar apenas tejido.

17. Evolución y parientes vivos. Los protolepidodendrales se extendieron del Devónico al Carbonífero temprano y se consideran próximos al origen de grupos posteriores de licopodios. Sus parientes vivos son los licopodios actuales: los licopodios propiamente dichos (*Lycopodium*), las selaginelas y los isoetes, plantas modestas que heredan un linaje que en el Devónico ya experimentaba con hojas complejas.

18. Descubridor del primer fósil. El género lo describieron Banks, Bonamo y Grierson en 1972 en la revista *Review of Palaeobotany and Palynology*, a partir de los fósiles de Blenheim-Gilboa (Nueva York), una de las localidades de plantas devónicas más estudiadas del mundo.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. El material tipo y los ejemplares de Gilboa se conservan en las colecciones paleobotánicas vinculadas al Museo Estatal de Nueva York y a la tradición de estudio de la flora de Gilboa. La foto de esta ficha muestra un fósil de *L. complexa* del Devónico de Blenheim (Nueva York) expuesto en ese museo, en Albany. Existe además un ejemplar expuesto en el Museo Nacional de Historia Natural del Smithsonian (USNM 604291). Los restos de Nuevo Brunswick añadieron la anatomía de cutículas y esporangios a lo que se sabía de la especie.

20. Causa de su desaparición. El género desaparece del registro tras el Devónico y el Carbonífero más temprano, el intervalo de su orden. La causa concreta: Lo que la ciencia aún no sabe; los licopodios herbáceos primitivos fueron cediendo terreno ante las plantas más altas y complejas que transformaron los paisajes terrestres.

21. Debate científico abierto. Hay diferencias abiertas entre localidades: las esporas y la orientación de los segmentos de la hoja varían entre el material de Nueva York y el de Nuevo Brunswick, y se discute cuánto de esa variación es diversidad real del género y cuánto efecto de la conservación. También se ha debatido si era elígulada, como decía la descripción original, o si poseía lígulas, como sostienen otras fuentes.

22. Dato curioso. Hace 385 millones de años, cuando casi todas las plantas terrestres eran palitos verdes con hojas simples, *Leclercqia* ya fabricaba hojas como tenedores de cinco puntas en tres dimensiones: su apellido, *complexa*, era un aviso de que la evolución de las hojas iba en serio.

LEPTOPHLOEUM

**Leptophloeum rhombicum* Dawson, 1862*



Ilustración: Leptophloeum en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL



Foto real del fósil: [Jonathan Chen, CC BY 4.0].

1. Nombre y significado. *Leptophloeum* combina voces griegas que aluden a una corteza fina o delicada. El epíteto de la especie tipo, *rhombicum*, describe su rasgo inconfundible: los cojinetes foliares en forma de rombo que cubrían su tronco en filas helicoidales, como la piel de una piña gigante.

2. Clasificación. Es una planta vascular del clado de los licofitos (división Lycopodiophyta), una licopsida arborescente emparentada con los grandes árboles-escama del Carbonífero. El género lo creó John William Dawson en 1862 y su especie tipo es *Leptophloeum rhombicum* Dawson,

1862. Se conocen además especies como *L. australe* Maxwell, 1964, de Australia.

3. Cuándo vivió. Vivió entre el Devónico y el Carbonífero temprano, con su esplendor en el Devónico tardío: el material sudafricano de Waterloo Farm (Makhanda) procede del Fameniense, y la bioestratigrafía floral sitúa el final del género al final del Devónico o en el Tournaisiense inicial.

4. Dónde vivió. Tuvo una distribución amplísima, en ambientes de Laurasia y de Gondwana: China (cuenca de Junggar, Zhejiang), Sudáfrica (Formación Witpoort, Fameniense), Australia y otras regiones devónicas. Era un árbol de llanuras costeras y fluviales de medio mundo.

5. Tamaño y peso. Era un árbol, no una hierba: se le reconstruye como una licopsida arborescente de varios metros de altura, comparable a los primeros árboles licopodios devónicos. La cifra exacta de altura y peso para este género: Lo que la ciencia aún no sabe con una medición publicada y segura; lo que sí se mide son sus piezas: bases de tronco de 47-55 milímetros de anchura en el material sudafricano y cojinetes foliares de unos 7,5 por 10 milímetros.

6. Anatomía. Su tronco se ramificaba y su superficie estaba cubierta por cojinetes foliares romboidales dispuestos en hélice, cada uno con una cicatriz foliar ovalada en el centro (de 2,5-3,5 por 1,0-2,0 milímetros) y, en los mejores ejemplares, una foseta ligular. Su base de enraizamiento, documentada en tres dimensiones en Sudáfrica, era un rizomorfo bulboso y sin lóbulos, algo más ancho que el tronco, del que salía una masa densa de raicillas de 7,5-14 milímetros de grosor.

7. Armas y defensas naturales. No tenía armas: su «defensa» era el tamaño y una corteza gruesa marcada por los cojinetes foliares, la estrategia de los licopodios arbóreos de crecer rápido y por encima de la competencia.

8. Sentidos. Una planta no tiene sentidos animales: su «percepción» era el crecimiento hacia la luz y la respuesta a la humedad del suelo costero, como en las plantas actuales.

9. Cómo se movía. No se movía: vivía fijo al suelo, anclado por su rizomorfo bulboso y su masa de raicillas en sedimentos blandos y encharcados. Solo sus esporas viajaban con el viento y el agua.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Su «dieta» era la fotosíntesis: fabricaba su alimento con la luz en su copa de ramas y hojas, y absorbía agua y nutrientes de los suelos húmedos de las llanuras costeras mediante su sistema de enraizamiento de tipo cormoso, distinto del rizomorfo estigmariano ramificado de otros licopodios.

11. Comportamiento. Formaba parte de los primeros bosques de licopodios del Devónico tardío: en Zhejiang (China), sus cojinetes foliares aparecen en los mismos niveles que bosques fósiles in situ de licopodios arbóreos pequeños con rizomorfos lobulados, en ambientes costeros propensos a inundarse, comparados con manglares actuales.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe, y en una planta no se espera comunicación en el sentido animal habitual.

13. Reproducción y crías. Se reproducía por esporas producidas en estructuras reproductoras de tipo estróbilo, como otros licopodios arbóreos devónicos; el detalle de sus conos en este género es menos conocido que el de su tronco: Lo que la ciencia aún no sabe en su totalidad para *Leptophloeum*.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe. No existe una estimación publicada de cuántos años podía vivir un árbol de este género.

15. Depredadores, rivales y presas. No cazaba: sus rivales eran los demás árboles primitivos —progimnospermas como *Archaeopteris* y otros licopodios— en la competencia por la luz y el espacio en las llanuras costeras, y sus posibles «depredadores» serían los artrópodos herbívoros de la época.

16. Adaptaciones. Su sistema de enraizamiento cormoso —una base bulbosa con raicillas densas— es una de las tres grandes arquitecturas de raíz que los licopodios devónicos experimentaron antes de la llegada del rizomorfo estigmariano clásico, una solución para anclarse en suelos blandos e inundables.

17. Evolución y parientes vivos. Es un antecesor en espíritu de los gigantes licopodios del Carbonífero como *Lepidodendron*: un árbol-escama temprano repartido por dos supercontinentes. Sus parientes vivos son los licopodios actuales —licopodios, selaginelas e isoetes—, hoy plantas pequeñas que nada delatan su pasado de árboles.

18. Descubridor del primer fósil. John William Dawson, geólogo y paleobotánico canadiense, erigió el género en 1862 con *L. rhombicum*, interpretándolo al principio como un licopodio arborescente parecido a *Lepidodendron*, con ramificación isodicótoma y rizomorfos estigmarianos —una reconstrucción que los estudios posteriores han matizado mucho—.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. Destacan el ejemplar de la foto de esta ficha, expuesto en el Museo Nacional de Historia Natural de China, en Pekín; el espécimen clásico de Manchuria (China); y el material tridimensional de Waterloo Farm (Sudáfrica), que en 2014 permitió describir por fin su sistema de enraizamiento completo.

20. Causa de su desaparición. El género termina su existencia en torno al límite Devónico-Carbonífero, en el contexto de las crisis ambientales del Devónico tardío que remodelaron los bosques primitivos. La causa concreta para *Leptophloeum*: Lo que la ciencia aún no sabe.

21. Debate científico abierto. Su arquitectura sigue discutiéndose: la reconstrucción de 2005, basada en material anatómico, propuso ramas laterales efímeras producidas por ramificación pseudomonopodial, pero los hallazgos sudafricanos posteriores no encontraron ni ramas laterales ni cicatrices de ramas que la apoyen. También se debate si su base era un rizomorfo estigmariano verdadero o un tipo cormoso distinto.

22. Dato curioso. Su piel era un mosaico perfecto: cada hoja que caía dejaba en el tronco un cojinete en forma de rombo con su cicatriz en el centro, de modo que un tronco fósil de *Leptophloeum* se reconoce a simple vista, como una piña petrificada de hace 370 millones de años.

LINGULA

**Lingula anatina* Lamarck, 1801*



Ilustración: Lingula en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL



Foto real del fósil: [Drow_male, CC BY-SA 4.0].

1. Nombre y significado. *Lingula* viene probablemente del latín *lingua*, «lengua», con un diminutivo: «lengüita», por la forma de su concha, alargada como una lengua o una cucharilla. El epíteto *anatina* significa «del pato», quizá por el parecido de la concha con un pico de pato. Es el género que dio origen a la propia expresión «fósil viviente».

2. Clasificación. Es un braquiópodo de la clase Lingulata, el orden Lingulida y la familia Lingulidae. El género lo creó Jean Guillaume Bruguière en 1791 y su especie tipo es *Lingula anatina* Lamarck, 1801. Sus conchas son organofosfáticas, sin ornamentación, y el animal se

sujeta al fondo con un largo pedúnculo carnoso.

3. Cuándo vivió. Aquí está la honestidad que esta ficha debe a su protagonista: *Lingula* sigue viva hoy. La tradición la presentaba como un género presente desde el Cámbrico, pero la revisión moderna (Emig, 2003) concluye que esos fósiles antiguos probablemente representan a otros géneros del orden Lingulida, y que *Lingula* en sentido estricto se habría originado en el Cenozoico temprano o el Cretácico tardío. Los lingúlidos como grupo sí recorren todo el Paleozoico, incluido el Devónico, y en ese contexto —el linaje en el Devónico— se incluye esta ficha en el libro.

4. Dónde vivió. Las especies actuales de *Lingula* viven en costas arenosas de Asia, Oceanía y África, enterradas en fondos someros. Los lingúlidos fósiles devónicos se conocen de mares someros de medio mundo, en el mismo tipo de ambiente: fondos arenosos y fangosos cercanos a la costa.

5. Tamaño y peso. En las especies actuales, la concha mide unos pocos centímetros de longitud —en torno a 5 centímetros en los ejemplares grandes— y el pedúnculo carnoso puede ser mucho más largo que la propia concha, extendiéndose por la madriguera. Su peso: Lo que la ciencia aún no sabe con una cifra publicada para el género.

6. Anatomía. Tiene dos valvas casi idénticas, de color tostado o bronce con tonos verdosos o azulados, compuestas de quitina, proteína y fosfato cálcico —aproximadamente un 50 % de materia orgánica—, lo que las hace algo blandas y flexibles. El extremo anterior es truncado y el posterior termina en punta, de donde sale el pedúnculo. El borde de las valvas lleva un fleco de cerdas quitinosas, más largas delante, que ayudan a mantener abiertos los tres orificios por los que entra y sale el agua: dos laterales de entrada y uno central de salida.

7. Armas y defensas naturales. Su defensa es esconderse: ante cualquier amenaza, el pedúnculo muscular se contrae y arrastra al animal al fondo de su madriguera vertical, fuera del alcance de los depredadores del fondo arenoso.

8. Sentidos. Lo que la ciencia aún no sabe en detalle para el género. Como otros braquiópodos, carece de ojos y de cabeza diferenciada; su percepción del medio es química y mecánica, a través del manto y las cerdas del borde de la concha.

9. Cómo se movía. Es un animal sedentario: vive fijo en su madriguera vertical en el sedimento blando, con el frente hacia arriba, cerca de la superficie del fondo. El pedúnculo lo ancla y le permite retraerse, y también rehacer su posición si el sedimento se remueve.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Es un filtrador: los cilios de su lofóforo crean una corriente que atraviesa la cavidad del manto y le trae partículas de alimento y detritos en suspensión, que retiene del agua. No persigue nada: el mar le lleva la comida a casa.

11. Comportamiento. Vive enterrado y casi invisible: desde la superficie del fondo, su única señal es una pequeña hendidura de tres lóbulos sobre la arena, la huella de sus tres orificios de corriente. Es uno de los braquiópodos más eurihalinos, capaz de tolerar variaciones moderadas de salinidad, hasta aproximadamente la mitad de la del agua de mar.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe, y en un braquiópodo enterrado no se espera comunicación entre individuos en el sentido animal habitual.

13. Reproducción y crías. En especies como *L. anatina*, la época de cría se extiende del verano al

otoño, con reproducción anual, y sus larvas son planctónicas: viajan con las corrientes antes de asentarse y excavar su primera madriguera.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe con una cifra cerrada para el género en las fuentes consultadas.

15. Depredadores, rivales y presas. Sus depredadores actuales incluyen peces y otros animales que escarban los fondos arenosos; en los mares devónicos, los lingúlidos compartían ese riesgo con peces y artrópodos de fondo. Su «presa» es el detrito y el plancton que filtra del agua.

16. Adaptaciones. Su fórmula ganadora es la madriguera: concha fosfática flexible, pedúnculo contráctil que sirve de ancla y de ascensor, tolerancia a cambios de salinidad y una corriente de alimentación con tres orificios que funciona incluso con el animal enterrado. Un diseño sencillo que ha funcionado en los lingúlidos durante cientos de millones de años.

17. Evolución y parientes vivos. Esta es la sección que la honestidad manda escribir sin adornos: *Lingula* NO desapareció. Sigue viva, con especies actuales como *L. anatina*, que incluso se consume como marisco en partes de Asia y Vietnam. Durante mucho tiempo se la presentó como el «fósil viviente» por excelencia —la idea que inspiró a Darwin el concepto—, pero hoy ese estatus se considera injustificado: el parecido es solo la forma de la concha, ligada al modo de vida excavador, mientras las estructuras internas han seguido evolucionando. Sus parientes vivos más cercanos son los demás lingúlidos actuales, como *Glottidia*.

18. Descubridor del primer fósil. El género lo creó Bruguière en 1791 y Lamarck describió la especie tipo, *L. anatina*, en 1801. Al tratarse de un género vivo, su «descubrimiento» es el de un animal actual que después se convirtió en el símbolo de los supuestos fósiles vivientes; los lingúlidos fósiles devónicos se fueron describiendo a lo largo del siglo XIX en las monografías de braquiópodos paleozoicos.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. Los lingúlidos devónicos aparecen en colecciones de museos de todo el mundo como conchas fosfáticas en areniscas y pizarras costeras. La foto de esta ficha muestra un fósil de *Lingula* sp. del Devónico tardío (Frasniense) de Herrera del Duque (Badajoz, España), con su etiqueta de colección: una prueba en roca de que los lingúlidos ya excavaban sus madrigueras en los mares devónicos.

20. Causa de su desaparición. No la hay: el género no desapareció. *Lingula* continúa existiendo en la actualidad, y por eso esta sección queda así de breve y así de honesta. Lo que sí desaparecieron fueron muchas especies concretas y, sobre todo, la idea de que el género llevara inalterado desde el Cámbrico: la revisión científica demostró que esa longevidad extrema era un espejismo basado en la forma de la concha.

21. Debate científico abierto. El debate es el propio concepto de «fósil viviente»: Emig (2003) publicó la prueba de que *Lingula* no lo es, con diagnósticos corregidos de la familia Lingulidae, y la discusión continúa sobre cuántos de los lingúlidos fósiles asignados a *Lingula* pertenecen en realidad a otros géneros, y sobre cuándo se originó de verdad el género.

22. Dato curioso. Es el único «personaje» de esta enciclopedia que podría aparecer en un mercado actual: *Lingula anatina* se vende como marisco en Filipinas y forma parte de la cocina tradicional de Ha Tien, en Vietnam, donde la parte más apreciada es el pedúnculo. Un «fósil» que se come: ni tan fósil, ni tan detenido en el tiempo.

LIOHARPES

**Lioharpes venulosus* (Hawle & Corda, 1847)*



Ilustración: Lioharpes en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL



Foto real del fósil: [Ghedoghedo, CC BY-SA 3.0].

1. Nombre y significado. *Lioharpes* combina *leios*, «liso», con *Harpes*, el género clásico de su familia: sería algo así como «el Harpes liso», una pista de su escudo cefálico de superficie menos ornamentada que la de otros harpétidos. Es el trilobite de la «herradura» gigante: casi todo él es cabeza.

2. Clasificación. Es un artrópodo trilobite del orden Harpetida y la familia Harpetidae; en los listados de la familia aparece también con el sinónimo *Fritchapsis*. La especie mejor documentada en la literatura reciente es *Lioharpes venulosus* (Hawle & Corda, 1847), del

Devónico de Bohemia.

3. Cuándo vivió. Vivió en el Devónico temprano y medio: los listados del grupo lo citan como un género del Devónico temprano-medio, y *L. venulosus* procede del Pragiense (Devónico temprano), de la Caliza de Koněprusy. Su familia entera sufrió de lleno el evento Taghánico al final del Devónico medio.

4. Dónde vivió. Sus fósiles se conocen de la República Checa —la Caliza de Koněprusy, en Bohemia— y de Marruecos, donde ejemplares asignados a *Lioharpes* proceden del área de Atchana y la región de Rissani (Tafilalet), en mares de plataforma someros.

5. Tamaño y peso. Era un trilobite de tamaño modesto dominado por su cefalón: un cefalón aislado de *L. venulosus* mide 26,2 milímetros de largo por 22,3 de ancho, así que el animal completo rondaría unos pocos centímetros. Su peso en vida: Lo que la ciencia aún no sabe, aunque sería de apenas unos gramos.

6. Anatomía. Su anatomía es inconfundible: un enorme escudo cefálico en forma de herradura o de pala, formado por una glabela central elevada y una ancha franja marginal plana perforada por numerosos hoyuelos (la «fringe» típica de los harpétidos), con las espinas genales prolongadas hacia atrás. Tras esa cabeza desproporcionada, el tórax segmentado y el pigidio son pequeños en comparación. Los ojos, diminutos para el tamaño del cefalón, se sitúan junto a la glabela.

7. Armas y defensas naturales. Su defensa era el propio escudo: una pala ancha y mineralizada que cubría la mayor parte del cuerpo y le permitía apoyarse sobre fondos blandos sin hundirse, como una raqueta de nieve, además de proteger las partes ventrales.

8. Sentidos. Sus ojos eran pequeños, así que la vista no era su fuerte. Se ha propuesto que los hoyuelos de la franja cefálica tuvieran una función sensorial o de filtración, percibiendo el sedimento y el agua cercana al fondo; el detalle de ese sistema sigue en estudio.

9. Cómo se movía. Caminaba sobre el fondo marino con las patas bajo el escudo, arrastrando su gran cefalón como una pala por la superficie del sedimento, en ambientes de plataforma carbonatada y fondos blandos.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Para los harpétidos se ha propuesto una alimentación por filtración o de partículas finas del sedimento, en la que la gran franja cefálica perforada jugaría un papel al remover y cribar el fondo. Es una interpretación del grupo, no una observación directa en este género: no se conocen contenidos digestivos de *Lioharpes*.

11. Comportamiento. Un ejemplar checo de *L. venulosus* conserva una malformación interpretada como una lesión relacionada con la muda: el animal sobrevivió al percance y siguió creciendo, una pequeña historia de resiliencia fosilizada en el borde de su escudo hace unos 410 millones de años.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe. No existe evidencia de comunicación entre individuos en este género.

13. Reproducción y crías. Lo que la ciencia aún no sabe para este género en concreto: no se conocen huevos ni larvas asignados a *Lioharpes*. En los trilobites en general, el crecimiento pasaba por estadios diminutos que añadían segmentos en cada muda.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe. No existe ninguna estimación publicada de la longevidad de *Lioharpes*.

15. Depredadores, rivales y presas. Compartía los mares devónicos con cefalópodos y peces cada vez más capaces, candidatos a depredadores de un trilobite de fondo de pocos centímetros. Sus «presas» serían partículas orgánicas y organismos diminutos del sedimento.

16. Adaptaciones. Su gran especialización fue el cefalón-pala: la franja ancha y perforada repartía su peso sobre fondos blandos, protegía el cuerpo y pudo servir para cribar el sedimento en busca de alimento, una solución que los harpétidos llevaron a su extremo antes de las crisis del Devónico medio.

17. Evolución y parientes vivos. Pertenece a los trilobites, desaparecidos por completo a finales del Pérmico, sin descendientes directos. La familia Harpetidae no sobrevivió a las crisis del Devónico tardío: ningún género anterior al Frasniense cruzó el evento Taghánico, y los últimos harpétidos desaparecieron en el evento Kellwasser. Sus parientes vivos más cercanos, en parentesco lejano dentro de los artrópodos, incluyen a los quelicerados como los cangrejos cacerola.

18. Descubridor del primer fósil. La especie *L. venulosus* la describieron Hawle y Corda en 1847, en su obra sobre los trilobites de Bohemia —los mismos autores que fundaron la familia Harpetidae ese mismo año—, a partir de material de las calizas devónicas checas.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. El cefalón de *L. venulosus* NYSM 19739, procedente de Koněprusy y conservado en el Museo Estatal de Nueva York, se hizo famoso en la literatura de paleopatología por su malformación en el borde marginal. Los ejemplares marroquíes completos de *Lioharpes* son piezas apreciadas de las colecciones del Anti-Atlas.

20. Causa de su desaparición. El género no supera el Devónico medio en el registro consultado, en el contexto del evento Taghánico que golpeó con dureza a su familia. La causa concreta para *Lioharpes*: Lo que la ciencia aún no sabe.

21. Debate científico abierto. La función de la franja cefálica perforada sigue debatiéndose —filtración, sentido, soporte sobre el fango o una combinación—, y la taxonomía del propio género se mueve: el nombre ha circulado en el comercio de fósiles aplicado a materiales que en origen se vendían como «Eoharpes» o «Neoharpes», géneros que no corresponden al Devónico, así que parte de lo atribuido a *Lioharpes* necesita revisión.

22. Dato curioso. Es un trilobite que es casi todo cabeza y casi nada cola: su escudo en forma de herradura es tan grande que los coleccionistas lo confunden con un género ordovícico, y los especialistas han tenido que recordar que el verdadero *Lioharpes* es un bicho exclusivamente devónico.

LIVONIANA

**Livoniana multidentata* Ahlberg, Lukševičs & Mark-Kurik, 2000*



Ilustración: Livoniana en vida (reconstrucción).

1. Nombre y significado. *Livoniana* alude a Livonia, la región histórica del Báltico de donde proceden sus fósiles, entre Letonia y Estonia. El epíteto *multidentata* significa «de muchos dientes», y es literal: su mandíbula tenía varias filas de dientes, algo único entre sus parientes. Es un género conocido solo por fragmentos de mandíbula, y esta ficha lo cuenta sin disimulo.

2. Clasificación. Es un cordado sarcopterigio tetrapodomorfo, dentro del clado Elpistostegalia, el grupo de «peces» más cercano a los tetrápodos. Lo describieron Per Erik Ahlberg, Ervīns Lukševičs y Elga Mark-Kurik en 2000. Su análisis lo sitúa en el tramo entre *Panderichthys* y la base de los Tetrapoda.

3. Cuándo vivió. Vivió en el Devónico medio, en el Givetiense tardío según el artículo original, con un rango citado en Wikipedia del Givetiense al Frasniense, hace unos 391-374 millones de años. Esa doble datación queda declarada tal cual: el material tipo es del Givetiense tardío del Báltico.

4. Dónde vivió. Sus fósiles proceden de Letonia y Estonia, en el Devónico medio del Báltico. Su mundo eran los sistemas de ríos y ambientes costeros del continente de las Areniscas Rojas Antiguas, el mismo escenario báltico que dio *Panderichthys* y *Ventastega*.

5. Tamaño y peso. Lo que la ciencia aún no sabe: el género se conoce solo por fragmentos de mandíbula inferior, y no existe una longitud total segura y publicada para el animal completo. Cualquier cifra sería una invención, y aquí no se inventa.

6. Anatomía. Lo que se conoce de su anatomía es su mandíbula, y es extraordinaria: un dentario muy robusto que se ensancha por delante como una maza, con una dentición única formada por múltiples filas de dientes —cinco o seis filas en el extremo anterior y tres filas más atrás—, con un par de colmillos apenas mayores que los demás dientes. Los dientes muestran un patrón de plegamiento de la dentina parecido al de los tetrápodos. Del resto del cuerpo —cabeza completa,

aletas, tronco— no se conserva nada seguro.

7. Armas y defensas naturales. Su arma era su mandíbula: robusta, pensada para sujetar presas, con un arsenal de dientes en varias filas en lugar de la fila única habitual. De sus defensas, al no conocerse el cuerpo: Lo que la ciencia aún no sabe.

8. Sentidos. Lo que la ciencia aún no sabe para este género: no se conserva el cráneo completo ni los órganos de los sentidos. Por su cercanía a *Panderichthys*, se infiere el equipamiento general de los elpistostegalios —ojos en lo alto de la cabeza y línea lateral—, pero es una inferencia de familia, no un dato de *Livoniana*.

9. Cómo se movía. Lo que la ciencia aún no sabe directamente: no se conservan aletas ni cuerpo. Por comparación con sus parientes cercanos, se le reconstruye como un nadador de aguas someras con aletas lobuladas fuertes, pero la ilustración de esta ficha se declara reconstrucción por analogía con *Panderichthys* y *Elpistostege*, no un retrato desde el fósil completo.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Su mandíbula de muchas filas de dientes apunta a un depredador que sujetaba presas escurridizas —peces y otros animales acuáticos del Báltico devónico— sin dejarlas escapar: cada fila extra era una segunda oportunidad de agarre. Es una lectura de su dentición, la única parte conocida.

11. Comportamiento. Lo que la ciencia aún no sabe. Con solo dos fragmentos de mandíbula, no hay evidencia alguna de su comportamiento; cualquier escena de su vida es reconstrucción razonada a partir de sus parientes.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe. No existe evidencia de comunicación en este género.

13. Reproducción y crías. Lo que la ciencia aún no sabe: no se conocen huevos, crías ni ningún resto reproductor de *Livoniana*.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe. No hay forma de estimarla con el material existente.

15. Depredadores, rivales y presas. Sus presas serían peces y animales acuáticos menores de los ríos y costas bálticas. Como rivales y posibles depredadores tenía a los grandes sarcopterigios y placodermos de la región, el vecindario habitual de los elpistostegalios del Báltico.

16. Adaptaciones. Su especialización fue doble: por un lado, rasgos de la mandíbula que antes solo se conocían en tetrápodos del Devónico tardío, apareciendo aquí inesperadamente pronto, en el Devónico medio; por otro, esa dentición de múltiples filas, un experimento único —una autapomorfía llamativa— en plena transición pez-tetrápodo.

17. Evolución y parientes vivos. Es una pieza pequeña pero decisiva de la transición del agua a la tierra: demuestra que caracteres «de tetrápodo» ya evolucionaban en el Devónico medio, antes de lo que se creía, y que alrededor de esa transición hubo una radiación de formas experimentales. Sus parientes vivos, en sentido amplio, son todos los tetrápodos actuales —anfibios, reptiles, aves, mamíferos y también los humanos—, descendientes del linaje que pasaba por formas como la suya.

18. Descubridor del primer fósil. El género lo describieron Ahlberg, Lukševičs y Mark-Kurik en 2000, en la revista *Palaeontology*, en el artículo «A near-tetrapod from the Baltic Middle

Devonian», a partir de fragmentos de mandíbula inferior del Givetiense tardío de Letonia y Estonia.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. Sus «fósiles famosos» son, con honestidad, dos fragmentos parciales de mandíbula: todo lo que existe del género. Aun así, bastaron para colocarlo en los libros de la transición pez-tetrápodo. En esta pasada no se localizó en Wikimedia Commons una fotografía libre de ese material, así que la ficha queda solo con la ilustración (véase la lista de revisión).

20. Causa de su desaparición. El género se conoce de un intervalo breve del Devónico medio báltico y no vuelve a aparecer. La causa concreta de su desaparición: Lo que la ciencia aún no sabe; con un registro tan parcial, ni siquiera puede descartarse que sea un problema de muestreo.

21. Debate científico abierto. Su posición exacta es un debate declarado en el propio artículo original: por lo incompleto del material, casi no hay solape entre los datos de *Livoniana* y los de *Elpistostege*, y el análisis deja a ambos en una tricotomía sin resolver junto a la base de los tetrápodos. Además, el análisis de 2000 mostró que los «Elpistostegalia» serían parafiléticos respecto a Tetrapoda, una discusión que sigue viva.

22. Dato curioso. De *Livoniana* no hay cuerpo, ni cabeza, ni aleta: hay dos trozos de mandíbula. Y aun así cambió la historia, porque esa mandíbula tenía dientes en cinco o seis filas y rasgos de tetrápodo millones de años antes de lo esperado. A veces la evolución se lee en un solo hueso.

LOGANELLIA

**Loganellia scotica* (Traquair, 1898)*



Ilustración: Loganellia en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL



Foto real del fósil: [Ghedoghedo, CC BY-SA 3.0].

1. Nombre y significado. *Loganellia* es un nombre con historia de mudanzas: la especie tipo se describió como *Thelodus scoticus* y pasó por los géneros *Logania* y *Loganella* antes de quedar en *Loganellia*. El epíteto *scotica* declara su patria: Escocia. Es un pez sin mandíbulas cubierto de escamas como dientes diminutos, y guarda uno de los secretos mejor contados de la evolución: el posible origen de los dientes.

2. Clasificación. Es un cordado agnato de la clase Thelodonti, el orden Thelodontiformes y la familia Loganelliidae, de la que es el género más conocido. El género lo estableció Fredholm en 1990 y su especie tipo es *Loganellia scotica* (Traquair, 1898). Se reconocen especies como *L. aldridgei*, *L. cuneata*, *L. grossi*, *L. matura*, *L. prolata*, *L. sulcata* y *L. unispinata*.

3. Cuándo vivió. Vivió entre hace unos 430 y 370 millones de años, del Silúrico al Devónico, según Wikipedia. Matiz declarado: la especie tipo, *L. scotica*, es del Silúrico inferior de Escocia, y

otras fuentes (Palaeos) restringen el género al Ordovícico tardío-Silúrico; las especies devónicas amplían el rango en las listas recientes. Su inclusión en este libro del Devónico se sostiene por ese extremo devónico del rango y por su papel en la fauna silúrico-devónica.

4. Dónde vivió. La localidad clásica es Lesmahagow, en el sur de Escocia, en el Horizonte Jamoytius de la Formación Patrick Burn, donde *L. scotica* es el pez fósil más común. El género en conjunto se conoce de Norteamérica, Groenlandia, Europa y Siberia. La única otra aparición citada de *L. scotica* fuera de Escocia está en Siberia, indicio de migraciones este-oeste en su época.

5. Tamaño y peso. Era un pez pequeño, del orden de una decena de centímetros de longitud en los ejemplares articulados de Lesmahagow (las clases de tamaño usadas por los especialistas para sus individuos van de «muy pequeños», hasta 5 centímetros, a «medianos», hasta 20). Su peso en vida: Lo que la ciencia aún no sabe, aunque sería de apenas unos gramos.

6. Anatomía. No tenía coraza de placas ni esqueleto interno conservado: su cuerpo fusiforme y aplanado estaba cubierto por miles de escamas diminutas parecidas a dientes, de menos de medio milímetro en muchas zonas, con cinco tipos distintos según la región —rostrales, cefalopectorales, precaudales, de las aletas y de transición—. Tenía boca terminal en forma de hendidura horizontal, ojos pequeños anterolaterales rodeados de filas de escamas especiales, ocho aberturas branquiales bajo las aletas pectorales, una aleta dorsal única, aletas pectorales flexibles y una cola asimétrica con el lóbulo ventral más largo y fuerte.

7. Armas y defensas naturales. Su defensa era su piel de lija: la cobertura completa de escamas dentadas, de coronas planas y puntiagudas hacia atrás, le daba una superficie rugosa y resbaladiza, difícil de sujetar y de tragar, al estilo de la piel de los tiburones actuales.

8. Sentidos. Sus ojos eran pequeños y anterolaterales. Del resto de los sentidos no hay registro directo: Lo que la ciencia aún no sabe para este género más allá de la inferencia general de los peces de su época, con línea lateral para percibir el agua cercana.

9. Cómo se movía. Nadaba con su cuerpo fusiforme cubierto de escamas imbricadas, impulsándose con la cola asimétrica de lóbulo ventral fuerte y gobernando con las aletas pectorales flexibles: un nadador de aguas someras, no solo un pez de fondo, según muestran sus ejemplares articulados.

10. Dieta y cómo conseguía comida. *L. scotica* es única entre las especies del género por su concentración de escamas resistentes a la abrasión en la cabeza y escamas generalistas en el resto del cuerpo, una combinación que sugiere que buscaba comida cabeza por delante en el sustrato, con una dieta de tipo detritívoro: partículas orgánicas y pequeños organismos del fondo.

11. Comportamiento. En Lesmahagow aparece como láminas negras de dentículos articulados, a veces completas y a veces como parches de exoesqueleto, y con frecuencia dentro de concreciones calcáreas. Esa abundancia —es el pez común del yacimiento— sugiere poblaciones numerosas en un ambiente que pasaba de marino a deltaico.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe. No existe evidencia de comunicación entre individuos en este género.

13. Reproducción y crías. Lo que la ciencia aún no sabe: no se conocen huevos ni crías de *Loganellia*. Su reproducción se infiere solo por comparación con los peces sin mandíbulas

actuales, sus parientes lejanos.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe. Ningún estudio ha establecido cuántos años podía vivir un *Loganellia*.

15. Depredadores, rivales y presas. Compartía las aguas de Lesmahagow con otros peces primitivos como *Jamoytius* y con grandes artrópodos acuáticos de la época, candidatos a depredadores de un pez de diez centímetros. Su «presa» era el detrito y la microfauna del fondo que recogía cabeza por delante.

16. Adaptaciones. Su gran especialización fue la escamación a la carta: cada zona del cuerpo llevaba el tipo de escama que su trabajo pedía —resistente a la abrasión en la cabeza que hurgaba el fondo, hidrodinámica en el tronco, diminuta y tripartita en los bordes de las aletas—. Los estudios de 2017-2018 mostraron que cada especie del género tuneaba así su piel a su hábitat, como hacen hoy los tiburones.

17. Evolución y parientes vivos. *Loganellia* puede guardar el origen de los dientes: sus dentículos orofaríngeos —pequeñas estructuras dentadas que revestían las barras branquiales, en la garganta— se consideran homólogos de los dientes de los vertebrados con mandíbulas posteriores. Es decir: los dientes pudieron nacer en la garganta, no en las mandíbulas. Se le considera más cercano al grupo corona de los gnatóstomos que a los conodontos. No tiene descendientes directos conocidos; sus parientes vivos lejanos están entre los peces sin mandíbulas y, en el gran árbol, todos los vertebrados con dientes le deben algo a su experimento.

18. Descubridor del primer fósil. Ramsay Traquair describió la especie tipo en 1898 como *Thelodus scoticus*, a partir del material de Lesmahagow (Escocia). El género *Loganellia* lo estableció Fredholm en 1990, tras las etapas intermedias de la especie por *Logania* (Gross, 1967) y *Loganella* (Turner, 1986).

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. Los ejemplares articulados de *L. scotica* de Lesmahagow, estudiados en detalle por Žigaite y Goujet en 2012 —siete individuos, tres de ellos completos—, son la referencia mundial del género. La foto de esta ficha muestra un ejemplar fósil expuesto con su etiqueta en vitrina de museo, y existe además un modelo del animal junto a su fósil en el Museo am Löwentor, en Stuttgart.

20. Causa de su desaparición. El género desaparece del registro en el Devónico —todos los telodontos se extinguieron antes de acabar el Devónico tardío—. La causa concreta para *Loganellia*: Lo que la ciencia aún no sabe.

21. Debate científico abierto. La taxonomía de los telodontos descansa casi entera en las escamas, y *Loganellia* arrastra una historia de géneros solapados (*Logania*, *Loganella*, especies reasignadas a *Paralogania*) que sigue ordenándose. A ello se suma el debate de fondo: si sus dentículos de garganta son de verdad el arranque de los dientes de los vertebrados, una de las preguntas clásicas de la evolución.

22. Dato curioso. Antes de que existieran las mandíbulas, ya había algo parecido a dientes… en la garganta. *Loganellia*, un pez escocés de diez centímetros sin una sola mandíbula, llevaba en las barras de sus branquias los dentículos que muchos científicos consideran los parientes más antiguos de los dientes que hoy usamos para comer.

LUNASPIS

**Lunaspis heroldi* Broili, 1929*



Ilustración: Lunaspis en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL



Foto real del fósil: [Ghedoghedo, dominio público].

1. Nombre y significado. *Lunaspis* une *luna* y el griego *aspís*, «escudo redondo»: «escudo de luna». El nombre es un retrato: sus largas placas cornuales curvadas dibujan una media luna sobre la cabeza, y convierte a este pez en el placodermo de la luna creciente.

2. Clasificación. Es un cordado placodermo del orden Petalichthyida y la familia Macropetalichthyidae. El género lo creó Ferdinand Broili en 1929 y su especie tipo es *Lunaspis heroldi* Broili, 1929. Se conocen tres especies: *L. heroldi*, *L. broili* Broili, 1937 —de mayor tamaño— y *L. prumiensis* (Kayser, 1880).

3. Cuándo vivió. Vivió en el Devónico temprano, aproximadamente entre hace 409,1 y 402,5 millones de años (Emsiense), según los datos de Fossilworks recogidos por Wikipedia.

4. Dónde vivió. Sus fósiles se han encontrado en Alemania —la Pizarra de Hunsrück de Bundenbach, su localidad clásica—, China y Australia (región de Taemas-Wee Jasper, Nueva Gales del Sur), y también se ha citado material afín en Reefton, Nueva Zelanda. Vivía en mares someros, entre faunas de braquiópodos, bivalvos, nautiloideos, briozoos y crinoideos.

5. Tamaño y peso. Era un placodermo pequeño, como todos los petalictíidos, con *L. broili* claramente mayor que *L. heroldi*. La longitud total exacta y publicada para el género: Lo que la ciencia aún no sabe con una cifra segura en las fuentes consultadas, así que no se inventa una.

6. Anatomía. Era un pez aplanado dorsoventralmente, con un escudo cefálico y un escudo torácico corto cubiertos de placas óseas con tubérculos, y dos larguísimas placas cornuales curvadas que se proyectan como los cuernos de la luna creciente. Las fosas nasales y la parte anterior del escudo, junto a las órbitas, están cubiertas de escamas diminutas, igual que el tronco alargado, y su cola era larga y fina, como un látigo, parecida a la de las rayas actuales. Los tubérculos de su placa dorsal media se fusionan en una cresta dorsal mediana, un rasgo único de *Lunaspis* dentro de su orden.

7. Armas y defensas naturales. Su defensa era su coraza: placas óseas tuberculadas sobre cabeza y tronco, y unas placas cornuales y espinas pectorales alargadas y desplegadas a los lados que lo hacían más ancho y más incómodo de tragar de lo que su tamaño sugiere.

8. Sentidos. Sus ojos estaban orientados hacia arriba, en lo alto de la cabeza, la posición típica de un pez de fondo que vigila lo que pasa sobre él mientras permanece posado en el sedimento. Sumaría la línea lateral propia de los placodermos, cuyos surcos se conservan en las placas.

9. Cómo se movía. Se le interpreta como un pez de fondo que se desplazaba pegado al sustrato, con su cuerpo comprimido, sus aletas pectorales desplegadas y esa cola de látigo como timón y propulsor auxiliar, en un estilo de vida comparado al de las rayas y mantas pequeñas actuales.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Las fuentes lo describen como un carnívoro nectónico de fondo que perseguiría o emboscaría peces y animales más pequeños. Honestidad obligada: ningún ejemplar fósil de petalictíido conserva las piezas bucales, así que su dieta concreta no está demostrada para el orden entero.

11. Comportamiento. Lo que la ciencia aún no sabe en detalle: se le imagina una vida tranquila de fondo en mares someros, posado sobre el sedimento con los ojos vigilando desde arriba, pero no hay evidencia directa de su comportamiento social ni de grupo.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe. No existe evidencia de comunicación en este género.

13. Reproducción y crías. Lo que la ciencia aún no sabe para *Lunaspis*: no se conocen huevos, embriones ni crías de este género, aunque otros placodermos lejanos muestran que el grupo experimentó formas avanzadas de reproducción.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe. No hay estimaciones publicadas de su longevidad.

15. Depredadores, rivales y presas. Sus presas serían peces pequeños y animales blandos del

fondo, según la interpretación general de los petalictíidos. Como depredadores y rivales tenía a los placodermos mayores y demás peces con mandíbulas de los mares del Devónico temprano.

16. Adaptaciones. Su fórmula fue aplanarse: cuerpo comprimido, ojos dorsales, coraza corta y unas placas cornuales enormes que le daban silueta de luna y, probablemente, estabilidad y presencia sobre el fondo. Conserva además dos rasgos considerados primitivos: unas placas submarginales grandes y una foseta ventral en la placa dorsal media.

17. Evolución y parientes vivos. Los petalictíidos alcanzaron su pico de diversidad en el Devónico temprano y entraron en declive poco después; *Lunaspis* y *Wijdeaspis* son sus géneros mejor conocidos. Los placodermos desaparecieron a finales del Devónico sin descendientes directos; son parientes lejanos, en la base, de todos los vertebrados con mandíbulas vivos.

18. Descubridor del primer fósil. Ferdinand Broili descubrió y describió *L. heroldi* en 1929 en Alemania. En 1937, en Bundenbach, encontró otro ejemplar parecido que primero asignó a *L. heroldi*; al compararlo con el material que Walter R. Gross estudiaba en paralelo —que Gross creía *L. prumiensis*—, ambos concluyeron que era una especie nueva: *L. broili*, bautizada en honor de Broili.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. Los ejemplares de la Pizarra de Hunsrück (Bundenbach, Alemania) son los clásicos del género; la foto de esta ficha muestra el esqueleto de *Lunaspis broili*. El material australiano de Taemas-Wee Jasper permitió describir su cresta dorsal mediana, y un ejemplar de Reefton (Nueva Zelanda) extendió su mapa al otro extremo del mundo.

20. Causa de su desaparición. El género no pasa del Devónico temprano, y su orden entero declinó tras su diversificación inicial. La causa concreta para *Lunaspis*: Lo que la ciencia aún no sabe; su grupo entero, los placodermos, desaparecería con las crisis del Devónico tardío.

21. Debate científico abierto. Su clasificación se movió durante décadas: *Lunaspis* empezó en la familia Acanthaspidae, pero cuando Gross sinonimizó en 1937 el género tipo de esa familia, *Acanthaspis*, con *Lunaspis*, toda la familia se fusionó en Macropetalichthyidae, donde hoy permanece. También se discute si el orden pudo originarse en China a finales del Silúrico, a partir de sus petalictíidos más primitivos.

22. Dato curioso. Lleva la luna en la cabeza: las dos placas cornuales de *Lunaspis* se curvan como los cuernos de una luna creciente tan perfectos que el género se reconoce en un museo antes de leer la etiqueta.

MACROPETALICHTHYS

**Macropetalichthys rapheidolabis* Norwood & Owen, 1846*



Ilustración: Macropetalichthys en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL



Foto real del fósil: [James St. John, CC BY 2.0].

1. Nombre y significado. Wikipedia recoge que su nombre significa algo así como «pez acorazado grande», y encaja con su aspecto: un pez plano cubierto de placas. Es uno de los placodermos descritos más temprano en Norteamérica.

2. Clasificación. Cordado placodermo del orden Petalichthyida y la familia Macropetalichthyidae, a la que da nombre. El género lo crearon Norwood y Owen en 1846 y su especie tipo es *M. rapheidolabis*. Sinónimos históricos citados en la literatura incluyen *Acanthaspis*, *Heintzaspis* y *Ohiodorulites*, y un trabajo de Babcock de 2025 sumó *Agassichthys*

como sinónimo subjetivo.

3. Cuándo vivió. Vivió en el Devónico temprano a medio, en el intervalo Emsiense–Eifeliense declarado por Wikipedia. El neotipo designado en 2025 procede de la caliza Delaware, del Eifeliense (Devónico medio) de Columbus, Ohio.

4. Dónde vivió. Se conoce de Norteamérica y de Europa (Alemania): es moderadamente común en la caliza Columbus de Ohio y aparece también en la caliza Onondaga de Nueva York, la lutita Silica de Ohio y otras formaciones del este y el medio oeste norteamericano, en mares someros de plataforma del paleocontinente Laurussia.

5. Tamaño y peso. Lo que la ciencia aún no sabe con precisión: el género se conoce sobre todo por techos craneales y placas, y las fuentes consultadas no dan una longitud total segura para el animal completo. Su peso: Lo que la ciencia aún no sabe.

6. Anatomía. Era un pez comprimido dorsoventralmente, es decir, muy aplanado de arriba abajo. Sus órbitas miraban hacia arriba, sus aletas pectorales se abrían muy a los lados —a menudo con «cuernos» (cornua)—, no tenía placas tras las pectorales y sus placas llevaban filas lineales de tubérculos.

7. Armas y defensas naturales. Su defensa era la coraza de placas óseas con tubérculos que cubría la cabeza y la parte delantera del cuerpo, el chaleco típico de los placodermos.

8. Sentidos. Sus ojos situados en lo alto de la cabeza y mirando hacia arriba sugieren que vigilaba lo que pasaba por encima mientras permanecía cerca del fondo. El detalle de sus demás sentidos: Lo que la ciencia aún no sabe para este género.

9. Cómo se movía. Se le interpreta un modo de vida posiblemente nectobentónico: nadaba cerca del fondo, impulsándose con la cola y con sus anchas aletas pectorales extendidas a los lados.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Lo que la ciencia aún no sabe con seguridad: en los petalictíidos en general la dieta no está clara porque ningún ejemplar fósil conserva las piezas bucales, y eso se declara tal cual en la literatura del orden.

11. Comportamiento. Se infiere una vida tranquila cerca del fondo de mares someros, a partir de su cuerpo aplanado y de sus ojos dorsales. No hay pruebas directas de vida en grupo.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe. No existe evidencia fósil de comunicación en este género.

13. Reproducción y crías. Lo que la ciencia aún no sabe para este género: no se conocen huevos, embriones ni crías asignados a *Macropetalichthys*.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe. No hay estimaciones publicadas de su longevidad.

15. Depredadores, rivales y presas. Compartía los mares devónicos con artrodiros y otros placodermos mayores, candidatos a rivales o depredadores. Sus presas concretas: Lo que la ciencia aún no sabe, al no conservarse las piezas bucales.

16. Adaptaciones. Su fórmula fue el cuerpo plano con ojos en lo alto y aletas pectorales muy abiertas: un diseño para moverse y vigilar pegado al fondo de plataformas marinas someras.

17. Evolución y parientes vivos. Es una pieza de referencia en el debate sobre el origen de los vertebrados con mandíbulas: aparece en numerosos trabajos sobre la evolución temprana de los gnatostomados. Los placodermos desaparecieron sin descendientes directos; sus parientes vivos son, en sentido amplio, todos los vertebrados con mandíbulas actuales.

18. Descubridor del primer fósil. Norwood y Owen lo describieron en 1846 a partir de un único techo craneal incompleto recogido en calizas cerca de Madison, en el sureste de Indiana. Ese holotipo se perdió en un incendio en 1891, y Babcock designó un neotipo en 2025 a partir de material de Ohio estudiado por Newberry.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. Destacan el neotipo de la caliza Delaware de Columbus (Ohio) designado en 2025 y los ejemplares de la caliza Columbus, como el de la foto de esta ficha, procedente de Seneca Caverns, Ohio.

20. Causa de su desaparición. Su registro declarado termina en el Devónico medio (Eifeliense). La causa concreta de su desaparición: Lo que la ciencia aún no sabe; su grupo, los placodermos, desapareció por completo a finales del Devónico.

21. Debate científico abierto. Su historia taxonómica es un caso de estudio: holotipo perdido, redefinición por Newberry en el siglo XIX y neotipo recién designado en 2025, con géneros como *Agassichthys* discutidos como sinónimos. También se debate la monofilia de los placodermos en su conjunto, donde este género es una referencia habitual.

22. Dato curioso. Su fósil original ardió en 1891 y el género pasó más de 130 años apoyándose en descripciones ajenas, hasta que en 2025 recibió por fin un neotipo oficial con el que comparar.

MAENIOCERAS

**Maenioceras terebratum* (Sandberger & Sandberger, 1851)*



Ilustración: Maenioceras en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL



Foto real del fósil: [Korn & Bockwinkel, 2021, CC BY 4.0; panel fotográfico recortado de la figura 4 de su revisión].

1. Nombre y significado. El origen exacto del nombre *Maenioceras* no consta explicado de forma segura en las fuentes consultadas, así que no lo inventamos. Termina en *-ceras*, «cuerno» en griego, el sufijo clásico de los ammonoideos con concha enrollada. Su especie tipo se llamó primero *Goniatites terebratus*.

2. Clasificación. Molusco cefalópodo ammonoideo de la familia Maenioceratidae, a la que da nombre. El género lo creó Schindewolf en 1933 y su especie tipo es *Goniatites terebratus* Sandberger & Sandberger, 1851, por designación original. La diagnosis moderna destaca sus

fuertes surcos ventrolaterales y una sutura con fórmula de lóbulos característica.

3. Cuándo vivió. Vivió en el Devónico medio. Su especie tipo da nombre a la Zona de *Maenioceras terebratum*, situada en el Givetiense medio según la literatura estratigráfica consultada, y el género es un marcador clásico de ese piso en Europa y el norte de África.

4. Dónde vivió. Las especies seguras proceden de las montañas Renanas (Alemania). El catálogo de esta enciclopedia lo sitúa también en Marruecos, pero la revisión moderna advierte —y se declara aquí— que los registros norteafricanos necesitan revisión y que la concordancia entre las especies centroeuropeas y norteafricanas está poco clara.

5. Tamaño y peso. Era pequeño: la diagnosis de *M. terebratum* describe la concha a 40 milímetros de diámetro, extremadamente discoidal e involuta, con el ombligo ocupando apenas un 5 % del diámetro. Su peso en vida: Lo que la ciencia aún no sabe.

6. Anatomía. Su concha era un disco muy comprimido: flancos aplanados y casi paralelos, vientre estrechamente redondeado, una depresión subumbilical y un surco espiral marcado en el hombro ventrolateral. Las líneas de crecimiento eran finas y fuertemente biconvexas, y su sutura tenía un lóbulo externo muy ancho con una silla mediana baja.

7. Armas y defensas naturales. Su defensa era la concha misma: un disco duro y cerrado, muy involuto, que protegía el cuerpo blando y dejaba fuera solo la cabeza con los tentáculos.

8. Sentidos. Como cefalópodo, tendría ojos bien desarrollados y tentáculos sensibles, por comparación con sus parientes vivos, pero no se conservan partes blandas de este género que lo confirmen directamente. Lo que la ciencia aún no sabe en detalle.

9. Cómo se movía. Nadaba expulsando agua por su embudo, como los cefalópodos actuales, y regulaba su flotación con las cámaras de gas de la concha. Su concha discoidal y comprimida es la de un nadador más ágil que los ammonoideos globosos de su época.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Se le interpreta como un depredador de animales pequeños del plancton y del fondo, que atraparía con los tentáculos, siguiendo el modelo general de los ammonoideos devónicos. No hay contenidos digestivos de este género que lo confirmen.

11. Comportamiento. Lo que la ciencia aún no sabe en detalle: no hay pruebas de vida en grupo ni de migraciones para este género, aunque su utilidad como fósil guía implica poblaciones extendidas por los mares de su tiempo.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe. No existe evidencia fósil de comunicación en este género.

13. Reproducción y crías. Lo que la ciencia aún no sabe para este género en concreto. En los ammonoideos en general, las crías nacían de huevos diminutos y su concha embrionaria ya nacía enrollada.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe. Ningún estudio ha establecido cuántos años podía vivir un *Maenioceras*.

15. Depredadores, rivales y presas. Sus presas serían pequeños invertebrados y quizá peces muy pequeños. Sus enemigos habrían sido los peces con mandíbulas y otros cefalópodos de los mares del Devónico medio.

16. Adaptaciones. Su gran especialización fue la concha discoide extrema, casi sin ombligo visible, con surcos ventrolaterales que la refuerzan y definen al género: un diseño hidrodinámico dentro de los ammonoideos primitivos.

17. Evolución y parientes vivos. Los maeniocerátidos ocupan un lugar intermedio en la evolución de los ammonoideos devónicos, entre los agoniatítidos sencillos y los gephurocerátidos de sutura más compleja. Sus parientes vivos lejanos son los coleoides actuales —pulpos, calamares y sepias—, más cercanos a los ammonoideos que los nautilos.

18. Descubridor del primer fósil. La especie tipo la describieron los hermanos Sandberger en 1851 como *Goniatites terebratus*, a partir de material de las montañas Renanas. Schindewolf separó el género *Maenioceras* en 1933.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. Los ejemplares renanos de *M. terebratum* y de la especie nueva *M. ornatum*, fotografiados y medidos en la revisión de Korn y Bockwinkel de 2021 sobre la Formación Roteisenstein, son hoy el material de referencia del género. La foto de esta ficha procede de esa revisión.

20. Causa de su desaparición. El género no continúa más allá del Devónico medio en el registro consultado. La causa concreta: Lo que la ciencia aún no sabe; los ammonoideos en conjunto sufrieron crisis repetidas a lo largo del Devónico tardío.

21. Debate científico abierto. El género necesita revisión, en palabras de sus propios especialistas: sobre todo por los registros norteafricanos atribuidos a *Maenioceras*, que podrían corresponder a otros géneros como *Afromaenioceras*. Cuántas especies son válidas sigue abierto.

22. Dato curioso. Es tan buen reloj geológico que una zona entera del Givetiense lleva su nombre: donde aparece *Maenioceras terebratum*, los geólogos saben en qué página del Devónico están leyendo la roca.

MANDAGERIA

**Mandageria fairfaxi* Johanson & Ahlberg, 1997*



Ilustración: Mandageria en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL

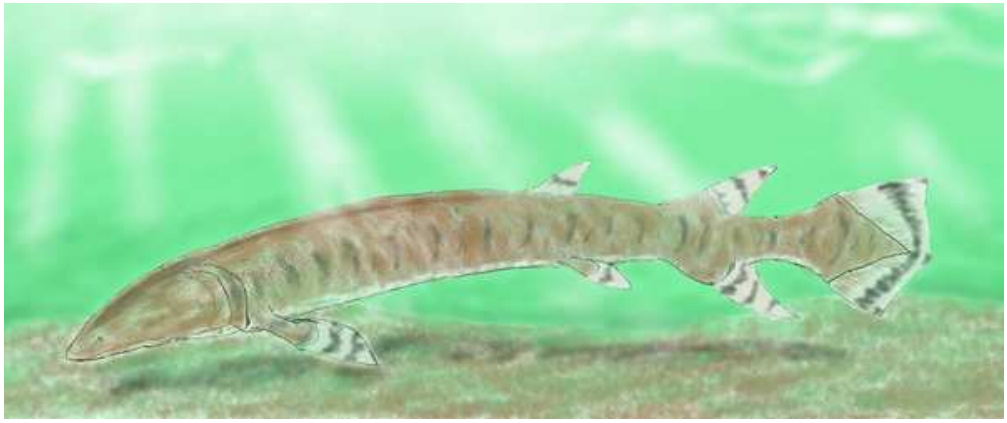


Foto real del fósil: [Daeng Dino, CC BY 4.0, vía Wikimedia Commons].

1. Nombre y significado. *Mandageria* toma su nombre de la arenisca de Mandagery, la formación donde aparecieron sus fósiles cerca de Canowindra, Australia. El nombre de la especie, *fairfaxi*, honra al filántropo James Fairfax.

2. Clasificación. Cordado sarcopterigio —un pez de aletas lobuladas— de la familia Tristichopteridae. El género y su única especie los describieron Johanson y Ahlberg en 1997. Es pariente del mucho mayor *Hyneria* y del famoso *Eusthenopteron*.

3. Cuándo vivió. Vivió en el Devónico tardío, en el intervalo Frasniense–Fameniense según Wikipedia; el yacimiento de Canowindra se sitúa en el Fameniense, hace unos 370 millones de años.

4. Dónde vivió. Todos sus fósiles proceden de la arenisca de Mandagery, cerca de Canowindra, en Nueva Gales del Sur (Australia). Su mundo era una red de ríos y lagos de meandro abandonado de agua dulce, en una llanura cálida.

5. Tamaño y peso. Era un depredador grande: Wikipedia da unos 1,6 metros de longitud, mientras que divulgadores del yacimiento hablan de 1,5 a 2 metros; se declara ese rango. La nota del catálogo de esta enciclopedia lo cifraba en torno a 1,8 metros, dentro del mismo intervalo. Su peso: Lo que la ciencia aún no sabe.

6. Anatomía. Tenía el cuerpo largo, en forma de torpedo, una gran aleta caudal de tres lóbulos y unas aletas pectorales grandes. Sus demás aletas se concentraban hacia atrás, junto a la cola. Poseía una articulación funcional en el cuello, un rasgo rarísimo en un pez, compartido con casos como *Tiktaalik* o los placodermos artrodiros.

7. Armas y defensas naturales. Sus armas eran sus mandíbulas con dientes afilados, hechas para que la presa no escapara una vez atrapada. Su tamaño, el mayor entre los peces de su comunidad, era por sí solo una defensa.

8. Sentidos. Conservaba la línea lateral de los peces para percibir vibraciones en el agua, además de ojos y olfato acordes con un depredador de emboscada. El detalle específico de sus sentidos: Lo que la ciencia aún no sabe.

9. Cómo se movía. Nadaba con ondulaciones del cuerpo y golpes de su gran cola, capaz de aceleraciones bruscas; sus grandes aletas pectorales le ayudaban a maniobrar entre los troncos sumergidos mientras preparaba el ataque.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Era un depredador de peces: acechaba entre la vegetación y los troncos de ríos y lagos y se lanzaba sobre presas como los antiarcos *Bothriolepis* y *Remigolepis*, abundantes en su yacimiento.

11. Comportamiento. Se le imagina un cazador paciente de emboscada, parecido en su modo de vida a un lucio actual de gran tamaño, más que un perseguidor de aguas abiertas. No hay pruebas de vida en grupo.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe. No existe evidencia fósil de comunicación en este género.

13. Reproducción y crías. Lo que la ciencia aún no sabe para este género: no se conocen huevos ni crías asignados a *Mandageria*.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe. No hay estimaciones publicadas de su longevidad.

15. Depredadores, rivales y presas. Era probablemente el mayor depredador de su fauna fluvial, así que un adulto tendría pocos enemigos naturales. Sus presas eran los demás peces de Canowindra, sobre todo placodermos antiarcos y otros sarcopterigios menores.

16. Adaptaciones. Su combinación ganadora fue cuerpo de torpedo, aletas retrasadas para el arranque explosivo, aletas pectorales grandes para maniobrar entre obstáculos y un cuello articulado que le permitía mover la cabeza al capturar.

17. Evolución y parientes vivos. Pertenece a los tetrapodomorfos: está más cerca de ranas, reptiles y humanos que de los peces pulmonados o los celacantos. En el esqueleto de sus aletas ya se reconocen los huesos que luego serían el brazo y la pierna de los tetrápodos.

18. Descubridor del primer fósil. Sus fósiles salieron del yacimiento de Canowindra, descubierto por un trabajador de carreteras en los años 50 y excavado en serio en los 90.

Johanson y Ahlberg describieron el género formalmente en 1997.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. Los ejemplares de Canowindra se conservan en su mayoría en el museo Age of Fishes de la propia Canowindra, uno de los grandes yacimientos de peces de agua dulce del Devónico. *M. fairfaxi* es además el fósil emblema oficial del estado de Nueva Gales del Sur. En esta pasada no se localizó una foto libre del fósil, y por eso la ficha lleva solo la reconstrucción.

20. Causa de su desaparición. Todos los tristichoptéridos desaparecieron a finales del Devónico tardío, en las crisis ambientales de ese período. La causa concreta para este género: Lo que la ciencia aún no sabe.

21. Debate científico abierto. Se discute su posición exacta dentro de los tristichoptéridos y su parentesco con gigantes como *Hyneria*, así como hasta qué punto su articulación del cuello funcionaba como la de los primeros tetrápodos.

22. Dato curioso. Es un pez con título oficial: *Mandageria fairfaxi* es el emblema fósil del estado australiano de Nueva Gales del Sur, un honor que muy pocos animales extintos comparten.

MANTICOCERAS

**Manticoceras* Hyatt, 1884*



Ilustración: Manticoceras en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL



Foto real del fósil: [Ghedoghedo, CC BY-SA 3.0].

1. Nombre y significado. El origen exacto del nombre *Manticoceras* no consta explicado de forma segura en las fuentes consultadas, así que no lo inventamos. Sí es seguro su papel: es uno de los ammonoideos guía del Frasniense, el primer piso del Devónico tardío.

2. Clasificación. Molusco cefalópodo ammonoideo del orden Agoniatitida y la familia Gephuroceratidae. El género lo creó Hyatt en 1884. Como la especie tipo no consta de forma segura en las fuentes consultadas, esta ficha encabeza solo con el género. Entre sus especies figuran *M. intumescens, M. regulare, M. lindneri* y *M. sinuosum*.

3. Cuándo vivió. Vivió del Frasniense al Fameniense según la ficha de Wikipedia, con un rango numérico declarado de 382,4 a 376,1 millones de años para el conjunto citado. Es el género que define zonas de ammonoideos del Frasniense superior.

4. Dónde vivió. Sus fósiles se han encontrado en Alemania, Australia, Canadá, Francia, Polonia, España, el Reino Unido y Estados Unidos. En Iowa (EE. UU.) aparece en la Formación Lime Creek y en la lutita Independence, y la especie *M. lindneri* une Iowa con la cuenca de Fitzroy, en Australia occidental, una distribución enorme explicada por corrientes ecuatoriales cálidas.

5. Tamaño y peso. Las medidas concretas vienen de Iowa: *M. regulare* alcanzaba unos 11 centímetros de diámetro de concha adulta y la mayor *M. lindneri*, unos 19 centímetros. Su peso en vida: Lo que la ciencia aún no sabe.

6. Anatomía. Su concha era discoidal e involuta, estrecha en *M. regulare* y algo más ancha en *M. lindneri*, con elementos de sutura anchos o estrechos según la especie. Como todo ammonoideo, el interior estaba dividido en cámaras de flotación atravesadas por el sifúnculo, y el animal vivía en la última cámara.

7. Armas y defensas naturales. Su defensa era la concha enrollada y dura, que protegía el cuerpo blando. Como armas de caza contaba con sus tentáculos y un pico córneo, el equipo estándar de los cefalópodos.

8. Sentidos. Wikipedia lo define como un carnívoro nectónico de movimiento rápido, lo que implica ojos bien desarrollados para localizar presas en la columna de agua. No se conservan partes blandas de este género.

9. Cómo se movía. Nadaba activamente en aguas abiertas, propulsándose expulsando agua y ajustando su flotación con el gas de las cámaras de la concha: era un animal del necton, no del fondo.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Era carnívoro: capturaría pequeños animales nadadores y otros invertebrados con los tentáculos, siguiendo el modelo de los ammonoideos depredadores de su época.

11. Comportamiento. Se le interpreta una vida pelágica y solitaria de cazador en mar abierto, dispersándose con las corrientes, a juzgar por su distribución intercontinental. No hay pruebas de vida en grupo.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe. No existe evidencia fósil de comunicación en este género.

13. Reproducción y crías. Lo que la ciencia aún no sabe para este género en concreto. En los ammonoideos en general, la reproducción producía numerosos huevos diminutos de los que salían crías planctónicas con la concha ya enrollada.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe. No hay estimaciones publicadas de la longevidad de *Manticoceras*.

15. Depredadores, rivales y presas. Sus presas serían pequeños invertebrados y quizá peces pequeños. Sus enemigos habrían sido los grandes peces con mandíbulas del Devónico tardío y otros cefalópodos.

16. Adaptaciones. Su adaptación clave fue ser un nadador rápido de concha discoidal con una

sutura cada vez más elaborada, y a la vez un fósil guía perfecto: evolucionaba deprisa y se extendía por mares enteros, así que cada especie marca un intervalo breve de tiempo.

17. Evolución y parientes vivos. Pertenece a los gephurocerátidos, un escalón avanzado de los ammonoideos devónicos. El evento Kellwasser, al final del Frasniense, redujo drásticamente la diversidad de los ammonoideos, y solo unos pocos linajes continuaron hacia el Fameniense. Sus parientes vivos lejanos son los coleoides actuales.

18. Descubridor del primer fósil. El género lo estableció Alpheus Hyatt en 1884, en plena época fundacional del estudio de los ammonoideos paleozoicos. Las especies norteamericanas se fueron definiendo después, con trabajos como el de Glenister sobre el material de Iowa.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. Destacan los ejemplares bien conservados de Iowa que permitieron aclarar la especie *M. regulare* y registrar por primera vez *M. lindneri* en Norteamérica, y el ejemplar de *M. evolutum* del Museo Nacional de Historia Natural de Estados Unidos que ilustra su ficha en Wikipedia. La foto de esta ficha muestra un ejemplar real del género en colección de museo.

20. Causa de su desaparición. Su rango declarado llega al Fameniense, en plena época de crisis del Devónico tardío, con el evento Kellwasser entre el Frasniense y el Fameniense como gran golpe para los ammonoideos. La causa concreta para el género: Lo que la ciencia aún no sabe.

21. Debate científico abierto. La delimitación de sus especies sigue trabajándose región a región —el caso de Iowa muestra especies confundidas durante décadas— y se discute cómo encajan las faunas de continentes tan alejados como Norteamérica y Australia en una misma historia biogeográfica.

22. Dato curioso. Una misma especie suya, *Manticoceras lindneri*, aparece en Iowa y en el oeste de Australia: para unir ambos puntos, sus crías tuvieron que viajar de océano en océano a lomos de las corrientes ecuatoriales del Devónico.

MATERPISCIS

**Materpiscis attenboroughi* Long et al., 2008*

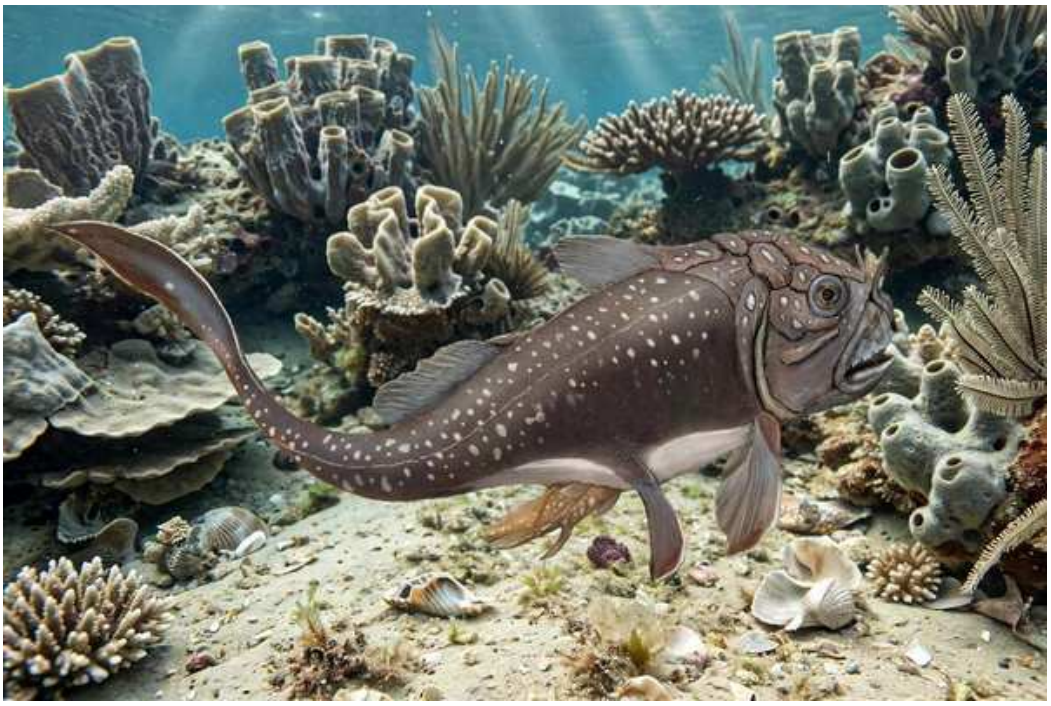


Ilustración: Materpiscis en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL

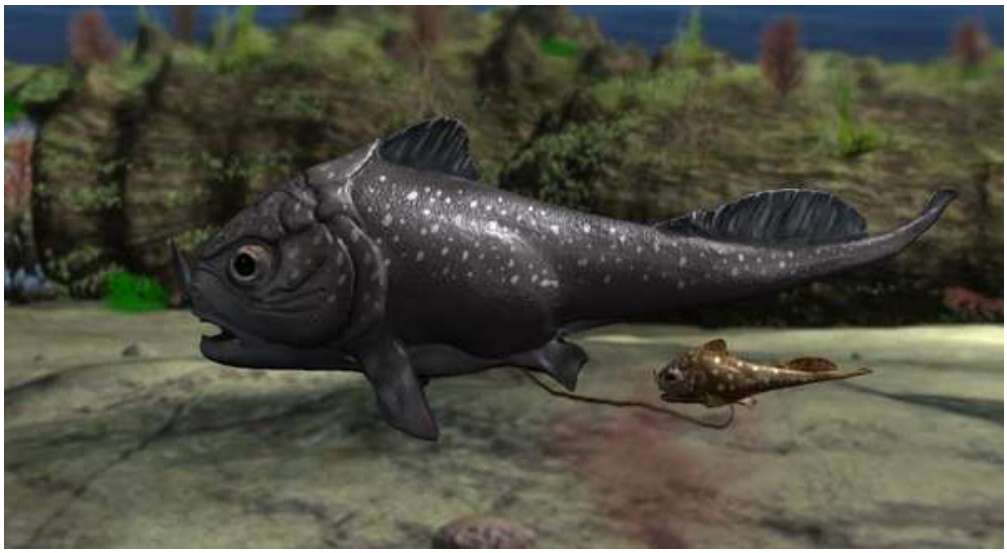


Foto real del fósil: [Sularko, CC BY-SA 3.0, vía Wikimedia Commons].

1. Nombre y significado. *Materpiscis* significa en latín «pez madre», el nombre perfecto para su historia: dentro de su único fósil conocido hay una cría sin nacer. El nombre de la especie, *attenboroughi*, honra a David Attenborough, que dio a conocer los yacimientos de Gogo en su serie *Life on Earth* de 1979.

2. Clasificación. Cordado placodermo del orden Ptyctodontida y la familia Ptyctodontidae. El género y la especie los describieron Long, Trinajstic, Young y Senden en 2008 en la revista *Nature*. Se conoce de un único ejemplar.

3. Cuándo vivió. Vivió en el Devónico tardío, en el Frasniense temprano, hace unos 380 millones de años, según la descripción original.

4. Dónde vivió. Su único fósil procede de la Formación Gogo, en la región de Kimberley, en Australia occidental: un antiguo arrecife tropical cuyos fósiles se conservan en nódulos de caliza con detalle tridimensional excepcional.

5. Tamaño y peso. Era pequeño: unos 28 centímetros de longitud (11 pulgadas), según Wikipedia. La cría que llevaba dentro medía ya alrededor del 25 % del tamaño adulto. Su peso: Lo que la ciencia aún no sabe.

6. Anatomía. Como ptictodóntido, llevaba coraza solo en la parte delantera y el resto del cuerpo sin escamas. Su rasgo bucal eran unas placas dentales trituradoras muy potentes, que se encontraban solo en las puntas delanteras. El holotipo conserva además el esqueleto parcialmente osificado de la cría y la estructura mineralizada que la unía a la madre.

7. Armas y defensas naturales. Su defensa era su coraza delantera. Sus «armas» eran de cocina, no de caza mayor: unas placas dentales capaces de triturar presas de concha dura.

8. Sentidos. Lo que la ciencia aún no sabe en detalle para este género: no se conservan tejidos sensoriales, más allá de la anatomía general de un pez de arrecife con ojos bien situados en la cabeza acorazada.

9. Cómo se movía. Nadaba sobre el arrecife de Gogo, entre corales y esponjas, con el cuerpo sin escamas tras la coraza y una cola que en el holotipo no se conservó completa, detalle declarado en la literatura divulgativa del hallazgo.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Sus placas trituradoras servían para procesar invertebrados de concha dura, como moluscos parecidos a almejas o corales, según la interpretación publicada.

11. Comportamiento. Todo su comportamiento famoso es reproductivo: una madre que gestaba una sola cría grande y bien formada, una estrategia que, según los autores, pudo evolucionar para dar a las crías más opciones frente a los depredadores mayores del arrecife.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe. No existe evidencia fósil de comunicación en este género.

13. Reproducción y crías. Aquí está su récord mundial: es el vertebrado con viviparidad más antiguo conocido. El holotipo conserva un único embrión dentro de la madre, unido por un cordón umbilical mineralizado, con una masa cristalina cercana que podría ser el saco vitelino recristalizado. Los ptictodóntidos son además el único grupo de placodermos con dimorfismo sexual claro: los machos tenían órganos de sujeción (claspers) y las hembras, bases lisas en las aletas pélvicas, y ya se sospechaba la fecundación interna antes de este hallazgo.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe. Con un único ejemplar conocido, no hay forma de estimar su longevidad.

15. Depredadores, rivales y presas. Sus presas eran invertebrados duros del arrecife. Sus enemigos habrían sido los placodermos y demás peces mayores de Gogo, el peligro del que su estrategia de crías grandes y bien formadas pudo ser una respuesta.

16. Adaptaciones. Su gran innovación fue reproductiva: fecundación interna y gestación con una estructura de alimentación placentaria, un nivel de biología reproductiva comparable al de algunos tiburones y rayas actuales, 200 millones de años antes de lo que se creía posible en

vertebrados.

17. Evolución y parientes vivos. Su hallazgo demostró que la fecundación interna y el nacimiento de crías vivas aparecieron primero entre los placodermos. Otro ptictodóntido de Gogo, *Austroptyctodus*, también conserva embriones en su interior. No dejó descendientes directos; es un pariente lejano, en la base, de todos los vertebrados con mandíbulas vivos.

18. Descubridor del primer fósil. El holotipo lo encontró Lindsay Hatcher en 2005, durante la expedición a Gogo dirigida por John Long, del Museum Victoria. El fósil se liberó disolviendo la caliza del nódulo con ácido acético diluido.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. Solo existe un ejemplar: el holotipo WAM 07.12.1, guardado en el Museo de Australia Occidental, en Perth. Fue elegido entre las diez especies nuevas más destacadas de 2008 por el Instituto Internacional para la Exploración de Especies. En esta pasada, las imágenes libres de Commons resultaron ser modelos o renders del animal, no la foto del fósil, y por eso la ficha lleva solo la reconstrucción.

20. Causa de su desaparición. Al conocerse de un solo ejemplar y un solo yacimiento, la causa concreta de su desaparición: Lo que la ciencia aún no sabe. Su grupo desapareció con el resto de los placodermos a finales del Devónico.

21. Debate científico abierto. Su caso alimenta el debate sobre cuánto de la biología reproductiva avanzada de los placodermos era general del grupo: los embriones de *Materpiscis*, *Austroptyctodus* y del artrodiro *Incisoscutum*, también de Gogo, sugieren que fue un rasgo extendido, y se discute su papel en las relaciones entre placodermos y demás vertebrados con mandíbulas.

22. Dato curioso. La «madre más antigua del mundo» mide solo 28 centímetros: su cría sin nacer, con su cordón umbilical fosilizado, adelantó en unos 200 millones de años la fecha conocida del nacimiento de crías vivas en los vertebrados.

MEDOEVIA

**Medoevia lata* Lebedev, 1995*



Ilustración: Medoevia en vida (reconstrucción).

1. Nombre y significado. El origen exacto del nombre *Medoevia* no consta explicado de forma segura en las fuentes consultadas, así que no lo inventamos. El nombre de su única especie, *lata,* significa «ancha» en latín y encaja con su cráneo ancho y perfectamente conservado en tres dimensiones.

2. Clasificación. Cordado sarcopterigio tetrapodomorfo, un «osteolepídido» en el sentido clásico. Lebedev lo describió en 1995 como un nuevo osteolepídido, y la monografía de Borgen y Nakrem de 2016 lo reasignó a su propia familia monotípica, Medoevididae; esa doble ubicación se declara aquí. Estudios recientes con tomografía lo siguen situando cerca de *Osteolepis* y *Gogonasus*.

3. Cuándo vivió. Aquí la ficha declara una incertidumbre real: el único ejemplar procede de una localidad desconocida y su edad se estimó por un diente de *Phoebodus* hallado en la preparación, que sugiere el Fameniense superior (Devónico tardío), entre las zonas de conodontos *trachytera* inferior y *praesulcata*. Unas escamas idénticas halladas en el Tournaisiense tardío de Bielorrusia sugieren una edad algo más joven, ya carbonífera, y ambas lecturas quedan declaradas.

4. Dónde vivió. Lo que la ciencia aún no sabe con precisión: la localidad exacta del holotipo es desconocida. El ejemplar se conserva en el Instituto Paleontológico de Moscú (PIN 2879/5) y las escamas comparables proceden de Bielorrusia, así que su mundo sería el de los mares y aguas del este europeo del Devónico final.

5. Tamaño y peso. Lo que la ciencia aún no sabe: las fuentes consultadas describen el cráneo, el neurocráneo, los arcos viscerales y la parte delantera del tronco del único ejemplar, sin dar una longitud total segura del animal. Su peso: Lo que la ciencia aún no sabe.

6. Anatomía. Su conservación tridimensional perfecta permitió estudiar el esqueleto dérmico del cráneo, el neurocráneo, los arcos viscerales y el esqueleto postcraneal delantero como en casi ningún pez de su época. Estudios recientes han escaneado su endocasto etmosfenoide para

comparar el cerebro de los tetrápodos troncales.

7. Armas y defensas naturales. Como sarcopterigio depredador, sus armas serían sus mandíbulas dentadas, con colmillos en las coronoides como en sus parientes cercanos. No se le conoce ninguna estructura defensiva especial.

8. Sentidos. Los canales de la línea lateral se leen en los poros de sus huesos craneales en los análisis filogenéticos, y su endocasto cerebral escaneado aporta datos sobre el cerebro de los primeros tetrapodomorfos. El detalle funcional de sus sentidos: Lo que la ciencia aún no sabe.

9. Cómo se movía. Nadaba como un pez de aletas lobuladas: impulso de la cola y aletas carnosas con esqueleto interno, útiles para maniobrar. El detalle concreto de su natación: Lo que la ciencia aún no sabe.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Se le interpreta como un depredador de peces e invertebrados, por su parentesco y su dentición de tetrapodomorfo carnívoro. No hay contenidos digestivos que lo confirmen.

11. Comportamiento. Lo que la ciencia aún no sabe: un único ejemplar, por perfecto que sea, no cuenta cómo vivía en grupo o en solitario.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe. No existe evidencia fósil de comunicación en este género.

13. Reproducción y crías. Lo que la ciencia aún no sabe para este género: no se conocen huevos ni crías.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe. No hay estimaciones publicadas de su longevidad.

15. Depredadores, rivales y presas. Sus presas serían peces menores e invertebrados de su ambiente. Como rivales y posibles depredadores tendría a los demás grandes sarcopterigios y placodermos del Devónico final de su región.

16. Adaptaciones. Su valor científico es su anatomía «de manual»: un tetrapodomorfo intermedio, con el cráneo y el cerebro conservados en 3D, que sirve de puente de comparación entre peces como *Osteolepis* y los primeros tetrápodos.

17. Evolución y parientes vivos. Es un tetrapodomorfo troncal: pertenece a la gran línea de los peces de aletas lobuladas de la que salieron los tetrápodos. Sus parientes vivos lejanos son los peces pulmonados, los celacantos y, en sentido amplio, todos los animales terrestres con extremidades.

18. Descubridor del primer fósil. El género y la especie los describió Oleg Lebedev en 1995 a partir del único ejemplar, de localidad desconocida, conservado en Moscú con la sigla PIN 2879/5.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. Solo hay uno, pero es excepcional: el holotipo PIN 2879/5, escaneado en el Instituto Paleontológico de la Academia Rusa de Ciencias para los estudios recientes de endocastos cerebrales. No se localizó foto libre de él en esta pasada.

20. Causa de su desaparición. Lo que la ciencia aún no sabe: con un registro de un solo ejemplar y una edad discutida entre el Fameniense y el Tournaisiense, no se puede asignar su desaparición a un evento concreto.

21. Debate científico abierto. Dos debates a la vez: su edad (Fameniense superior frente a Tournaisiense tardío, según el diente acompañante o las escamas de Bielorrusia) y su familia (Osteolepididae clásica frente a Medoevididae monotípica de Borgen y Nakrem).

22. Dato curioso. Es un fósil sin dirección: el pez tetrapodomorfo mejor conservado en 3D de su grupo apareció sin localidad conocida, y su edad tuvo que leerse en un diente de tiburón diminuto que salió durante la preparación química.

MEGALICHTHYS

**Megalichthys hibberti* Agassiz, 1839*



Ilustración: Megalichthys en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL



Foto real del fósil: [Augustios Paleo, CC BY-SA 4.0; mandíbula de M. mullisoni, ANSP 21160].

1. Nombre y significado. *Megalichthys* une las voces griegas para «grande» y «pez»: literalmente, «el gran pez», un nombre directo para uno de los sarcopterigios mayores de su tiempo. El nombre de la especie tipo, *hibberti*, honra a Hibbert, vinculado al material original británico.

2. Clasificación. Cordado sarcopterigio de la familia Megalichthyidae, de la que es el género tipo. El género y la especie tipo los creó Agassiz en 1839. Hoy se le reconocen cinco especies: *M. hibberti*, *M. pygmaeus* (Traquair, 1879), *M. laticeps* (Traquair, 1884), *M. syndentolaminaris* (Borgen y Nakrem, 2016) y *M. mullisoni* (Downs y Daeschler, 2020).

3. Cuándo vivió. Vivió entre el Devónico y el Carbonífero, según Wikipedia. La especie tipo es carbonífera, de las medidas de carbón británicas, mientras que *M. mullisoni* es del Devónico tardío (Fameniense) de Pensilvania: el género cruza la frontera entre ambos períodos, y así se declara.

4. Dónde vivió. La especie tipo procede del Reino Unido. El género en conjunto se ha citado también de Groenlandia, Marruecos, Australia y Estados Unidos (Illinois y Pensilvania), en ambientes continentales de agua dulce: era un pez de ríos y lagos, no de mar abierto.

5. Tamaño y peso. Era un pez grande dentro de su familia —las reconstrucciones de *M. hibberti* lo muestran como un animal robusto con una escala de 50 centímetros solo para una parte del cuerpo—, pero las fuentes consultadas no fijan una longitud total única y segura para el género, así que no se inventa una cifra. Su peso: Lo que la ciencia aún no sabe.

6. Anatomía. Tenía las aletas pectorales grandes y en forma de abanico, marca de su familia, un cuerpo robusto cubierto de escamas con cosmina y una mandíbula potente con colmillos grandes: la foto de esta ficha muestra la mandíbula fósil de *M. mullisoni* con sus colmillos todavía en su sitio.

7. Armas y defensas naturales. Sus armas eran sus mandíbulas y sus colmillos, hechos para sujetar presas que se debatían. Su tamaño y su gruesa cubierta de escamas con cosmina eran su defensa.

8. Sentidos. Conservaba la línea lateral para percibir vibraciones en aguas de ríos y lagos, a menudo turbias. El detalle específico de su visión y su olfato: Lo que la ciencia aún no sabe.

9. Cómo se movía. Nadaba con la cola y con sus grandes aletas pectorales en abanico, un equipo pensado para maniobrar y arrancar con fuerza en aguas continentales con vegetación y obstáculos.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Era un depredador de peces y otros animales de ríos y lagos, a los que atraparía de cerca con sus colmillos, como indican su mandíbula y su dentición de megalictíido.

11. Comportamiento. Se le imagina un cazador de emboscada de aguas dulces, el papel que su familia desempeñó en las comunidades continentales del Devónico tardío y el Carbonífero. No hay pruebas de vida en grupo.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe. No existe evidencia fósil de comunicación en este género.

13. Reproducción y crías. Lo que la ciencia aún no sabe para este género: no se conocen huevos ni crías asignados a *Megalichthys*.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe. No hay estimaciones publicadas de su longevidad.

15. Depredadores, rivales y presas. En sus ríos y lagos era un depredador alto de la red alimentaria: sus presas serían peces menores y otros sarcopterigios jóvenes, y sus rivales, los demás grandes peces depredadores continentales de su época.

16. Adaptaciones. Su fórmula fue el tamaño con maniobra: cuerpo robusto, escamas con cosmina muy duras y aletas pectorales en abanico, un diseño que permitió a su linaje sobrevivir al final del Devónico y seguir en el Carbonífero.

17. Evolución y parientes vivos. Es el género que da nombre a los megalictíidos y a todo el clado Megalichthyiformes, definido como los tetrapodomorfos más cercanos a *Megalichthys* que a *Eusthenopteron*. Sus parientes vivos lejanos son los peces pulmonados, los celacantos y los

tetrápodos.

18. Descubridor del primer fósil. Louis Agassiz estableció el género y su especie tipo en 1839, a partir del material británico de las medidas de carbón. La historia, posición y estructura del género las resumió Wellburn en 1900.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. Destacan los numerosos ejemplares británicos de *M. hibberti* de localidades como Fenton, Newcastle y Longton, repartidos por museos del Reino Unido, y la mandíbula de *M. mullisoni* ANSP 21160, de la Formación Catskill de Pensilvania, que es la foto de esta ficha y se guarda en la Academia de Ciencias Naturales de Filadelfia.

20. Causa de su desaparición. El género no continúa más allá del Carbonífero en el registro consultado. La causa concreta: Lo que la ciencia aún no sabe; su familia en conjunto se registra entre el Devónico medio-tardío y el Pérmico temprano según las fuentes de la familia, sin un evento único demostrado para este género.

21. Debate científico abierto. La composición de su familia ha cambiado una y otra vez desde que Hay la creó en 1902: géneros que entraron y salieron de Megalichthyidae, y la propia familia tratada durante décadas como una simple subfamilia de los osteolepídidos antes de resucitar en 1992.

22. Dato curioso. Su especie más nueva llegó en 2020 y lleva el nombre de un preparador de fósiles, C. Frederick Mullison: la mandíbula con colmillos de la foto de esta ficha es de esa especie, *Megalichthys mullisoni*.

MEGALOPLAX

**Megaloplax* Obruchev, 1933*

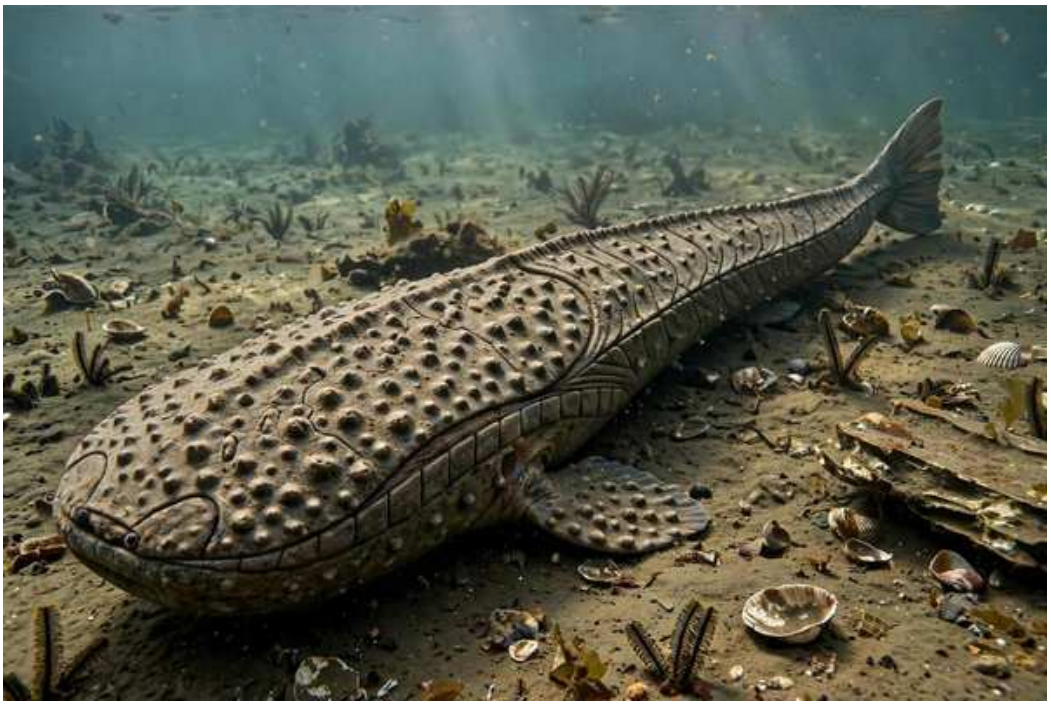


Ilustración: Megaloplax en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL



Foto real del fósil: [Natural History Museum of Denmark, CC BY 4.0, vía Wikimedia Commons].

1. Nombre y significado. El origen exacto del nombre *Megaloplax* no consta explicado de forma segura en las fuentes consultadas. Sus componentes griegos apuntan a «placa grande», un nombre coherente con un placodermo conocido sobre todo por sus placas de coraza.

2. Clasificación. Cordado placodermo del orden Arthrodira y la familia Holonematidae. El género lo creó Obruchev en 1933 y figura como válido en la lista de géneros de placodermos. Como la especie tipo no consta de forma segura en las fuentes consultadas, esta ficha encabeza solo con el género.

3. Cuándo vivió. Vivió en el Devónico. Su familia, los holonemátidos, se extiende del Devónico temprano al tardío, pero el rango preciso de este género concreto: Lo que la ciencia aún no sabe a partir de las fuentes consultadas en esta pasada, y queda señalado para revisión.

4. Dónde vivió. Lo que la ciencia aún no sabe con seguridad en esta pasada: las fuentes abiertas consultadas no fijan localidades concretas para *Megaloplax*. Su familia era marina y de distribución amplia en los océanos devónicos, pero atribuirle una región concreta sin una fuente directa sería inventar, y no se hace.

5. Tamaño y peso. Los holonemátidos eran artrodiros relativamente grandes, pero el tamaño concreto de *Megaloplax*: Lo que la ciencia aún no sabe a partir de las fuentes consultadas. Su peso: Lo que la ciencia aún no sabe.

6. Anatomía. Por su familia, su coraza del tronco era muy alargada, con un aspecto general de «barril», y sus placas llevaban una ornamentación de tubérculos en patrones únicos que sirven para diagnosticar a los holonemátidos. Casi todo el material de la familia son fragmentos de coraza.

7. Armas y defensas naturales. Su defensa era la coraza en forma de barril que protegía la cabeza y el tronco, el chaleco óseo de los artrodiros.

8. Sentidos. Lo que la ciencia aún no sabe para este género: no se conserva material que permita describir sus ojos o su línea lateral en detalle propio.

9. Cómo se movía. Por el modelo de su familia, con formas como *Holonema* interpretadas como peces de fondo, se infiere una natación pegada al lecho marino, donde la forma abovedada del cuerpo funciona mejor hidrodinámicamente. Es una inferencia familiar, declarada como tal, no una observación directa de este género.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Lo que la ciencia aún no sabe para este género. En su familia, los estudios de mandíbulas y placas dentales de *Holonema* han pasado de interpretarlo como un raspador del fondo a proponer un estilo más planctívoro, un debate que no se puede trasladar sin más a *Megaloplax*.

11. Comportamiento. Lo que la ciencia aún no sabe: no hay ninguna observación de comportamiento atribuible a este género.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe. No existe evidencia fósil de comunicación en este género.

13. Reproducción y crías. Lo que la ciencia aún no sabe para este género: no se conocen huevos, embriones ni crías.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe. No hay estimaciones publicadas de su longevidad.

15. Depredadores, rivales y presas. Lo que la ciencia aún no sabe en concreto para este género: en los mares devónicos, un holonemátido convivía con artrodiros mayores que podían ser rivales o depredadores, pero no hay ninguna escena de depredación registrada para *Megaloplax*.

16. Adaptaciones. La adaptación de su familia, que este género comparte, fue la coraza de tronco alargada en forma de barril con ornamentación tuberculada única en cada género: protección pesada para la vida junto al fondo.

17. Evolución y parientes vivos. Pertenece a los holonemátidos, una rama de artrodiros relativamente grandes del Devónico. Los placodermos desaparecieron a finales del Devónico sin descendientes directos; sus parientes vivos son, en sentido amplio, todos los vertebrados con mandíbulas actuales.

18. Descubridor del primer fósil. El género lo estableció Obruchev en 1933, según la lista de géneros de placodermos. Los detalles del material original no constan en las fuentes abiertas consultadas en esta pasada.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. Lo que la ciencia aún no sabe en esta pasada: no se localizó un ejemplar famoso ni una foto libre de este género; en Wikimedia Commons la búsqueda de «Megaloplax» devuelve además estrellas de mar actuales con ese epíteto, que no tienen nada que ver con este placodermo.

20. Causa de su desaparición. Su familia desapareció dentro de las crisis del Devónico tardío que acabaron con los placodermos. La causa concreta para este género: Lo que la ciencia aún no sabe.

21. Debate científico abierto. El debate de esta ficha es de escasez: con un género válido desde 1933 pero casi sin presencia en la literatura abierta, su posición fina dentro de los holonemátidos y su rango real quedan pendientes de una revisión con el material original.

22. Dato curioso. Su nombre es una trampa de buscador: «megaloplax» también es el nombre de especies vivas de estrellas de mar, así que el placodermo devónico pasa inadvertido entre fotos de animales actuales que no tienen ningún parentesco con él.

MERAGONIATITES

**Meragoniatites costulatus* (Bensaïd, 1974)*



Ilustración: Meragoniatites en vida (reconstrucción).

1. Nombre y significado. El origen exacto del nombre *Meragoniatites* no consta explicado de forma segura en las fuentes consultadas. Su segunda mitad es transparente: «agoniatites», por su pertenencia al gran grupo de los ammonoideos agoniatítidos del Devónico.

2. Clasificación. Molusco cefalópodo ammonoideo del orden Agoniatitida. Aquí hay una disputa declarada: el catálogo de esta enciclopedia lo presenta como agoniatítido, mientras que el trabajo de Korn que creó el género lo definió dentro de la familia Atlantoceratidae, en el suborden Gephuroceratina. Su especie típica es *Agoniatites costulatus meridionalis* Bensaïd, 1974, citada en la ficha en su forma abreviada habitual.

3. Cuándo vivió. El catálogo maestro lo sitúa en el Devónico inferior, y así se mantiene en esta ficha, con la salvedad de la disputa familiar ya declarada: la línea evolutiva en la que Korn lo coloca culmina en el Devónico medio. Las fuentes consultadas no cierran un piso único para el género, y eso queda señalado para revisión.

4. Dónde vivió. Su especie típica procede del material marroquí descrito por Bensaïd en 1974, así que su hogar conocido son los mares del Devónico del norte de África, en la plataforma del Anti-Atlas y sus cuencas vecinas.

5. Tamaño y peso. La definición original del género describe proporciones, no una talla cerrada: concha discoidal con una tasa de expansión de vuelta de 2,50. Una longitud concreta y segura para el género: Lo que la ciencia aún no sabe a partir de las fuentes consultadas. Su peso: Lo que la ciencia aún no sabe.

6. Anatomía. Su concha era discoidal, con el ombligo moderadamente ancho, surcos ventrolaterales y una zona de impresión muy baja, de solo 0,10 a 0,15 de la altura de vuelta. Su lóbulo externo era trífido con una silla mediana muy alta, el rasgo que lo separa de los agoniatítidos sencillos.

7. Armas y defensas naturales. Su defensa era la concha enrollada y dura que protegía el cuerpo blando, y como cefalópodo contaba con tentáculos y pico para capturar alimento.

8. Sentidos. Por comparación con los cefalópodos actuales y con los ammonoideos mejor conocidos, tendría ojos desarrollados y tentáculos sensibles. No se conservan partes blandas de este género que lo confirmen.

9. Cómo se movía. Nadaba expulsando agua por el embudo y regulando la flotación con las cámaras de la concha, el sistema general de los ammonoideos de concha discoidal como él.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Se le interpreta como un depredador de pequeños animales del plancton y del fondo, atrapados con los tentáculos, siguiendo el modelo general de los ammonoideos devónicos. No hay pruebas directas en este género.

11. Comportamiento. Lo que la ciencia aún no sabe: no hay observaciones de comportamiento para un género definido sobre todo por la forma y la sutura de su concha.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe. No existe evidencia fósil de comunicación en este género.

13. Reproducción y crías. Lo que la ciencia aún no sabe para este género en concreto. En los ammonoideos en general, las crías salían de huevos diminutos con la concha ya enrollada y pasaban una fase planctónica.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe. No hay estimaciones publicadas de su longevidad.

15. Depredadores, rivales y presas. Sus presas serían pequeños invertebrados; sus enemigos, los peces con mandíbulas y otros cefalópodos de los mares devónicos norteafricanos. No hay escenas de depredación registradas para este género.

16. Adaptaciones. Su rasgo adaptativo y diagnóstico es la sutura con lóbulo externo trífido y silla mediana muy alta: un refuerzo de los tabiques de la concha dentro de una forma discoidal e hidrodinámica.

17. Evolución y parientes vivos. Korn lo presentó como una pieza intermedia: los atlantocerátidos muestran un lóbulo externo más profundo que el de los agoniatítidos, en el camino hacia los lóbulos trífidos plenos de los gephurocerátidos. Sus parientes vivos lejanos son los coleoides actuales.

18. Descubridor del primer fósil. El género lo introdujo Dieter Korn en su revisión de la filogenia de los ammonoideos del Devónico temprano y medio, a partir de la especie marroquí que Bensaïd había descrito en 1974 como una subespecie de *Agoniatites costulatus*.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. Lo que la ciencia aún no sabe en esta pasada: no se localizó un ejemplar famoso ni foto libre alguna de este género en Wikimedia Commons —la búsqueda devuelve cero resultados—, así que la ficha lleva solo la reconstrucción.

20. Causa de su desaparición. Lo que la ciencia aún no sabe: un género escaso y definido hace pocas décadas no tiene una causa de desaparición demostrada; su grupo sufrió las crisis repetidas de los ammonoideos a lo largo del Devónico.

21. Debate científico abierto. El debate es el ya declarado en su clasificación: agoniatítido en el

sentido del catálogo frente a atlantocerátido gephuroceratino en la propuesta original de Korn, con su marco temporal (Devónico inferior frente a la línea que culmina en el medio) pendiente de cierre.

22. Dato curioso. Nació como «pieza que faltaba»: Korn lo creó expresamente como eslabón intermedio entre dos familias de ammonoideos, un género cuya razón de existir es conectar dos capítulos de la evolución.

MESACANTHUS

**Mesacanthus* Traquair, 1888*



Ilustración: Mesacanthus en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL



Foto real del fósil: [Harold9595959, CC BY-SA 4.0; ejemplar citado como M. peachi].

1. Nombre y significado. *Mesacanthus* significa «espina intermedia», y el nombre describe su rasgo definitorio: además de las espinas de sus aletas, llevaba un par de espinas prepélvicas situadas justo entre las pectorales y las pélvicas.

2. Clasificación. Cordado acantodio del orden Acanthodiformes y la familia Mesacanthidae, a la que da nombre. El género lo creó Ramsay Traquair en 1888 para especies que antes estaban dentro de *Acanthodes* de Agassiz. Como la especie tipo no consta designada de forma segura en las fuentes consultadas, esta ficha encabeza solo con el género.

3. Cuándo vivió. Vivió del Devónico temprano al medio: aparece en los conjuntos de la Arenisca Roja Antigua inferior y media de Escocia. *M. mitchelli* es su única especie del Devónico inferior y *M. pusillus*, la del Devónico medio.

4. Dónde vivió. Todos sus fósiles proceden de Escocia: la cuenca Orcadiana y el Midland Valley, en el norte y el centro del país. Vivía en los lagos y ríos del continente de las Areniscas Rojas Antiguas.

5. Tamaño y peso. Era diminuto: la longitud media citada por Wikipedia es de solo unos 30 milímetros, del tamaño de un clip. Su peso en vida: Lo que la ciencia aún no sabe, aunque sería de apenas una fracción de gramo, sin medición publicada.

6. Anatomía. Tenía espinas en las aletas pectorales, pélvicas, anal y dorsal, más el par de espinas prepélvicas intermedias que le da nombre. Su cuerpo iba cubierto de escamas pequeñas, romboidales y sin ornamentación. Su cola era inconfundible: el lóbulo superior se alargaba hasta una punta afilada y el inferior formaba un triangulito.

7. Armas y defensas naturales. Su defensa era su cinturón de espinas: un pez de tres centímetros erizado de púas de dentina era una captura muy incómoda para cualquier depredador de su lago.

8. Sentidos. Lo que la ciencia aún no sabe en detalle para este género: no se conservan tejidos sensoriales, más allá de la anatomía general de un pez pequeño de aguas continentales.

9. Cómo se movía. Nadaba con su cuerpo fusiforme y su cola de lóbulo superior alargado, usando las aletas sostenidas por espinas como estabilizadores: un nadador activo y conservador en su anatomía, según la descripción clásica.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Con su tamaño de pocos centímetros, su menú serían microorganismos y pequeños invertebrados acuáticos. El detalle de su alimentación: Lo que la ciencia aún no sabe con pruebas directas.

11. Comportamiento. Es un género común y bien representado en las colecciones británicas, con más de cien ejemplares medidos en el estudio de 2015, lo que sugiere poblaciones abundantes en sus lagos. Si vivía en grupos o en solitario: Lo que la ciencia aún no sabe.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe. No existe evidencia fósil de comunicación en este género.

13. Reproducción y crías. Lo que la ciencia aún no sabe para este género: no se conocen huevos ni crías asignados a *Mesacanthus*.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe. No hay estimaciones publicadas de la longevidad de un pez de este tamaño en este género.

15. Depredadores, rivales y presas. Sus enemigos habrían sido los peces mayores de los lagos escoceses del Devónico, incluidos acantodios grandes y sarcopterigios. Sus presas serían organismos diminutos del agua y del fondo somero.

16. Adaptaciones. Su adaptación fue la miniaturización con armamento completo: mantener todo el sistema de espinas de los acantodios en un cuerpo de tres centímetros, una fórmula conservadora que le funcionó del Devónico temprano al medio.

17. Evolución y parientes vivos. Está entre los acantodios devónicos más primitivos, y los acantodios se sitúan hoy en la línea troncal de los peces cartilaginosos. Sus parientes vivos lejanos son tiburones y rayas.

18. Descubridor del primer fósil. Ramsay Traquair erigió el género en 1888 para reunir especies escocesas que Agassiz había metido en *Acanthodes*: *M. mitchelli*, *M. pusillus*, *M. peachi* y *M. coriaceus*.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. Destacan los ejemplares de las areniscas de Sandwick, en Quoyloo (Orcadas), y el material medido en la revisión morfométrica de Baron de 2015, repartido por colecciones de paleoictiología del Reino Unido. La foto de esta ficha muestra un ejemplar real citado como *M. peachi*, nombre hoy en sinonimia, como se explica en la sección siguiente.

20. Causa de su desaparición. El registro del género termina en el Devónico medio en las fuentes consultadas. La causa concreta: Lo que la ciencia aún no sabe; los acantodios en conjunto fueron perdiendo diversidad tras su esplendor devónico.

21. Debate científico abierto. Su taxonomía es un caso clásico de limpieza: Woodward ya sinonimizó *M. peachi* y *M. coriaceus* en 1891, y el estudio morfométrico de Baron de 2015, con más de cien ejemplares, concluyó que tampoco *M. peachi* se distingue de *M. pusillus*. Hoy solo se consideran válidas dos especies: *M. mitchelli* y *M. pusillus*. †

22. Dato curioso. El pez entero mide lo que una de sus propias fichas tarda en leerse: tres centímetros de media, y aun así los científicos han necesitado más de un siglo y un estudio con cien ejemplares para decidir cuántas especies era en realidad.

METACANTHINA

Metacanthina



Ilustración: Metacanthina en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL



Foto real del fósil: [Tortie tude, CC0].

1. Nombre y significado. El nombre *Metacanthina* no tiene una etimología explicada de forma segura en las fuentes consultadas, así que no la inventamos: Lo que la ciencia aún no sabe sobre el porqué exacto de este nombre. La especie más conocida, *M. issoumourensis*, toma su nombre del Jebel Issoumour, la montaña marroquí de donde proceden muchos de sus ejemplares.

2. Clasificación. Aquí hay una corrección importante respecto al catálogo maestro, que lo describía como trilobite «licho»: las fuentes especializadas consultadas lo clasifican como un trilobite del orden Phacopida, superfamilia Acastoidea, familia Acastidae y subfamilia

Asteropyginae. No pertenece, por tanto, a la familia Lichidae. En el comercio fósil se le ha llamado también «Asteropyge» y «Kayserops», nombres que corresponden a otros géneros de la misma subfamilia.

3. Cuándo vivió. Vivió en el Devónico. La especie *M. maderensis* procede del Devónico inferior, piso Emsiense, y *M. issoumourensis* del Devónico medio; los ejemplares de museo de esta última se datan en torno a los 387 millones de años. El rango completo y cerrado del género: Lo que la ciencia aún no sabe con la precisión deseable, porque el género carece todavía de una revisión moderna accesible.

4. Dónde vivió. Todos sus registros seguros proceden de Marruecos, en el sur del Anti-Atlas: Jebel Issoumour y Alnif, Oufaten, Lghaft, la región del Maïder y Rkon Tafraoute, entre otras localidades. En vida habitaba los mares someros de la costa norte del supercontinente de Gondwana.

5. Tamaño y peso. Los ejemplares medidos en las fuentes consultadas miden entre unos 38 y 62 milímetros de longitud (medida sobre la curva del cuerpo) por entre 22 y 32 milímetros de anchura: un trilobite de la palma de la mano, del tamaño de un pulgar. Su peso en vida: Lo que la ciencia aún no sabe, aunque sería de pocos gramos.

6. Anatomía. Tenía el cuerpo trilobulado típico de su grupo: escudo cefálico amplio, tórax de segmentos articulados y escudo caudal (pigidio) con espinas pleurales alargadas. Sus ojos compuestos, de facetas finas y bien visibles en los mejores ejemplares, son una de sus señas de identidad. El exoesqueleto, de un marrón oscuro intenso en los fósiles marroquíes, lleva la ornamentación de tubérculos propia de los asteropiginos.

7. Armas y defensas naturales. Su defensa era su exoesqueleto mineralizado, rematado por las espinas genales de la cabeza y las espinas del pigidio, que hacían de un animal de pocos centímetros una presa incómoda de tragar. Como otros trilobites de su familia, se le atribuye la capacidad general de arquear el cuerpo para proteger el vientre, aunque la enrollación completa documentada en un ejemplar concreto de este género no consta en las fuentes consultadas.

8. Sentidos. Su sentido estrella era la vista: las facetas individuales de sus ojos compuestos se conservan con tanta nitidez en los ejemplares de Marruecos que los especialistas las usan para comprobar la autenticidad de las piezas. Sumaba las antenas y las sedas sensoriales propias de los trilobites para percibir el entorno cercano.

9. Cómo se movía. Caminaba sobre el fondo marino con sus numerosas patas articuladas, bajo el cuerpo segmentado, desplazándose entre el sedimento en busca de alimento y refugio.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Se le interpreta como un animal bentónico que se alimentaba de restos orgánicos y pequeños organismos del fondo, rebuscando en el sedimento. No se conocen contenidos digestivos fosilizados de este género que lo confirmen directamente.

11. Comportamiento. Lo que la ciencia aún no sabe en detalle. Los yacimientos marroquíes entregan a veces varios individuos asociados en la misma laja —incluido un caso de dos ejemplares juntos, uno de ellos en postura contraflexionada—, lo que al menos muestra que compartían el mismo fondo y el mismo momento de enterramiento.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe. No hay evidencia de comunicación entre individuos en este género.

13. Reproducción y crías. Lo que la ciencia aún no sabe para este género en concreto: no se conocen huevos ni larvas asignados a *Metacanthina*. En los trilobites en general, el desarrollo pasaba por etapas larvarias diminutas que iban añadiendo segmentos al crecer.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe. No existe ninguna estimación publicada de la longevidad de *Metacanthina*.

15. Depredadores, rivales y presas. En los mares devónicos de Marruecos convivía con cefalópodos, peces con mandíbulas y otros artrópodos de mayor tamaño, candidatos a depredadores de un trilobite de pocos centímetros. Sus «presas» serían partículas orgánicas y organismos diminutos del sedimento.

16. Adaptaciones. Sus adaptaciones clave fueron unos ojos compuestos de gran detalle visual para un animal de fondo, un caparazón articulado que combinaba protección y movilidad, y un repertorio de espinas cefálicas y caudales que ampliaba su silueta defensiva sin apenas añadir peso.

17. Evolución y parientes vivos. Pertenece a los trilobites, el gran grupo de artrópodos marinos que dominó los océanos paleozoicos y desapareció por completo a finales del Pérmico. Los trilobites no dejaron descendientes directos; sus parientes vivos más cercanos en el gran árbol de los artrópodos incluyen a quelicerados como los cangrejos cacerola y las arañas, en un parentesco lejano y debatido.

18. Descubridor del primer fósil. Lo que la ciencia aún no sabe de forma verificable en esta pasada: las fuentes accesibles consultadas (literatura comercial especializada y colecciones de museo) no cierran quién erigió formalmente el género ni en qué año, así que esta ficha lleva el encabezado solo con el nombre del género y el dato queda señalado en la lista de revisión. Sí está documentado que sus especies marroquíes se han descrito y revisado dentro de los estudios modernos de los asteropiginos del Anti-Atlas.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. Los ejemplares de *M. issoumourensis* de Jebel Issoumour, Alnif y Lghaft son clásicos del Devónico marroquí y figuran en colecciones de museo, como los dos ejemplares del Bob Campbell Geology Museum de la Universidad de Clemson (EE. UU.). La foto de esta ficha muestra un ejemplar real de *Metacanthina barrandei* procedente de Alnif, fotografiado en exhibición en la feria del condado de San Diego (California). *M. maderensis*, del Maïder, es mucho más rara en el mercado y en las colecciones que *M. issoumourensis*.

20. Causa de su desaparición. El registro del género no pasa del Devónico en las fuentes consultadas. La causa concreta de su desaparición: Lo que la ciencia aún no sabe; los trilobites en conjunto fueron perdiendo diversidad a lo largo del Devónico tardío.

21. Debate científico abierto. Su identidad ha sido un quebradero de cabeza: los asteropiginos han sufrido una revisión reciente y este trilobite ha circulado con los nombres de «Asteropyge» y «Kayserops», que hoy corresponden a géneros distintos. A ello se suma la corrección de esta ficha frente al catálogo: no es un líchido, sino un facópido acástido. Queda además material marroquí atribuido a *Metacanthina* sp. que podría representar especies aún no descritas formalmente.

22. Dato curioso. Es una víctima de su propia fama: como los ejemplares marroquíes de ojos perfectos se venden en todo el mundo, los especialistas recomiendan mirar las facetas de los ojos con lupa antes de comprar uno, porque esa estructura fina es casi imposible de falsificar bien.

METAXYGNATHUS

**Metaxygnathus denticulus* Campbell & Bell, 1977*



Ilustración: Metaxygnathus en vida (reconstrucción).

1. Nombre y significado. El origen exacto del nombre *Metaxygnathus* no consta explicado de forma segura en las fuentes consultadas, así que no lo inventamos. El nombre de la especie, *denticulus*, alude a los dientecillos de la mandíbula que lo define. Su historia, eso sí, es enorme para un fósil tan pequeño: durante años fue casi la única prueba de que los tetrápodos también vivieron en el hemisferio sur devónico.

2. Clasificación. Es un cordado tetrapodomorfo, un tetrápodo troncal (ictiostegalio) emparentado con los primeros vertebrados con patas. El género y la especie los describieron Campbell y Bell en 1977. Primero se le tomó por un pez de aletas lobuladas, y después fue reasignado al grupo más temprano de los tetrápodos.

3. Cuándo vivió. Vivió en el Devónico tardío, en la edad Fameniense, hace en torno a 360 millones de años.

4. Dónde vivió. Su único fósil procede de Nueva Gales del Sur, en Australia. En su época, esa región formaba parte del norte tropical de Gondwana, el gran supercontinente austral, y su ambiente se interpreta como el de aguas continentales o costeras someras, en coherencia con el resto de tetrápodos devónicos conocidos.

5. Tamaño y peso. Lo que la ciencia aún no sabe. Todo el género se conoce por una sola mandíbula inferior, y de una mandíbula no se puede deducir con honestidad la longitud ni el peso del animal completo. Cualquier cifra sería inventada, así que esta ficha no da ninguna.

6. Anatomía. Lo único conocido es la mandíbula inferior: una rama mandibular con su dentición y la estructura interna propia de un tetrápodo primitivo, redescrita en detalle en los estudios comparativos de mandíbulas de tetrápodos devónicos. Del cráneo completo, el cuerpo, las patas y la cola no se conserva nada. Esa es la verdad completa de su anatomía conocida.

7. Armas y defensas naturales. Lo que la ciencia aún no sabe. La mandíbula dentada servía para apresar alimento, pero no existe ninguna evidencia sobre defensas concretas de este animal.

8. Sentidos. Lo que la ciencia aún no sabe. No se conserva ningún órgano sensorial de este género.

9. Cómo se movía. Lo que la ciencia aún no sabe para este género en concreto. Por su parentesco con tetrápodos devónicos mejor conocidos, como *Ichthyostega* o *Acanthostega*, se infiere una vida sobre todo acuática, remando en aguas someras, pero esa es una inferencia del grupo, no una observación de *Metaxygnathus*.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Lo que la ciencia aún no sabe con certeza. Una mandíbula de tetrápodo primitivo con dientes pequeños sugiere un depredador de animales acuáticos pequeños, como otros tetrápodos devónicos, pero no hay contenidos asociados ni presas documentadas para este género.

11. Comportamiento. Lo que la ciencia aún no sabe. Un solo hueso no puede contar cómo vivía su dueño.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe. No existe ninguna evidencia al respecto.

13. Reproducción y crías. Lo que la ciencia aún no sabe. No se conoce ningún resto reproductor ni juvenil de este género.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe. No existe ninguna estimación posible a partir de una mandíbula aislada.

15. Depredadores, rivales y presas. Lo que la ciencia aún no sabe para este género en concreto: su fauna acompañante detallada y su lugar exacto en la red alimentaria no están documentados en las fuentes consultadas.

16. Adaptaciones. Su mandíbula muestra la arquitectura de los primeros tetrápodos: un hueso adaptado a apresar presas en el agua en el momento evolutivo en que los vertebrados estaban probando las extremidades con dedos. Más allá de eso, Lo que la ciencia aún no sabe.

17. Evolución y parientes vivos. Es una pieza geográfica clave: junto a unas huellas halladas también en el este de Australia, fue durante décadas casi la única evidencia de tetrápodos devónicos en todo Gondwana, lo que sostuvo la idea de que los tetrápodos surgieron en los trópicos. El hallazgo posterior de tetrápodos sudafricanos dentro del círculo antártico devónico amplió ese mapa. Sus parientes vivos, en sentido amplio, son todos los tetrápodos actuales, incluidos los humanos.

18. Descubridor del primer fósil. La mandíbula la describieron Kenneth S. W. Campbell y M. W. Bell en 1977, en la revista *Alcheringa*, con el título «Un anfibio primitivo del Devónico tardío de Nueva Gales del Sur». Ese único hueso fundó el género y sigue siendo todo su registro.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. Su único fósil famoso es él mismo: la mandíbula tipo de *M. denticulus*, la pieza que sostuvo durante años la presencia de tetrápodos en Gondwana. Ha sido redescrita en los grandes estudios comparativos de mandíbulas devónicas, como el de Clack y colaboradores de 2012. La colección concreta que lo custodia no consta confirmada en las fuentes consultadas en esta pasada, y queda señalada en la lista de revisión.

20. Causa de su desaparición. Lo que la ciencia aún no sabe. Con un solo ejemplar no puede saberse cuándo apareció ni cuándo desapareció realmente el género: su «desaparición» es, por ahora, un silencio del registro fósil.

21. Debate científico abierto. Su posición exacta sigue discutiéndose: los análisis filogenéticos basados solo en caracteres de la mandíbula producen miles de árboles igualmente probables y colocan a *Metaxygnathus* en posiciones cambiantes dentro del grupo troncal de los tetrápodos, a veces sin resolver junto a *Ichthyostega* y *Ventastega*. También persiste la variante ortográfica *denticulatus* en algunas fuentes secundarias frente al *denticulus* original.

22. Dato curioso. Un género entero, un capítulo de la historia de los tetrápodos y un debate sobre en qué continente nacieron los animales terrestres… todo eso cuelga de un solo hueso de mandíbula encontrado en Australia.

MICROBRACHIUS

**Microbrachius dicki* Traquair, 1888*



Ilustración: Microbrachius en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL

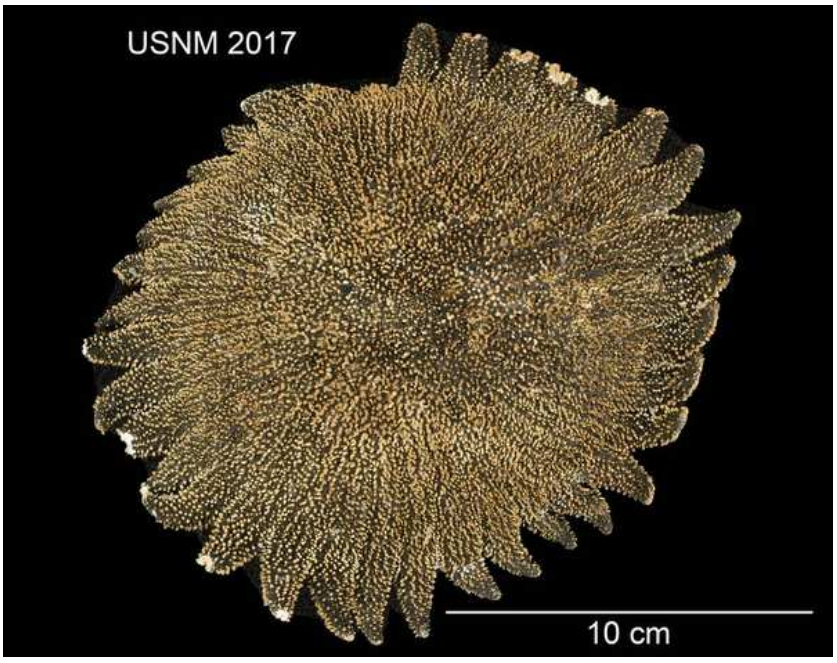


Foto real del fósil: [Walter Larrimore, CC0, vía Wikimedia Commons].

1. Nombre y significado. *Microbrachius* une el griego *mikrós*, «pequeño», y el latín *brachium*, «brazo»: «bracitos». El nombre apuntaba a sus pequeños apéndices pectorales óseos, parecidos a bracitos articulados, cuyo verdadero papel tardó más de un siglo en descubrirse. La especie tipo, *M. dicki*, honra a Robert Dick, el recolector que encontró el primer ejemplar en Escocia en 1888.

2. Clasificación. Es un cordado placodermo del orden Antiarchi y la familia Microbrachiidae, un antiarco diminuto y avanzado, pariente cercano de los botriolépidos. El género lo creó Ramsay Traquair en 1888 y su especie tipo es *Microbrachius dicki* Traquair, 1888. Hoy se reconocen

además *M. sinensis* Pan, 1984, *M. chuandongensis* Wang & Zhang, 1999 y *M. kedoae* Mark-Kurik y colaboradores, 2018.

3. Cuándo vivió. El género abarca desde el Devónico inferior tardío (Emsiense, hace unos 393,3 millones de años) hasta el Devónico medio alto (Givetiense superior, hace unos 382,7 millones de años). La especie tipo es la más joven del género.

4. Dónde vivió. Sus especies se han encontrado en Escocia, Estonia, Bielorrusia y China. *M. dicki* vivía en lagos de agua dulce de lo que hoy es Escocia —la arenisca de John O'Groats en Caithness y los niveles de Eday en las Orcadas— y de Estonia; las especies chinas, más antiguas, proceden de estratos de agua dulce del Emsiense.

5. Tamaño y peso. Era diminuto: la coraza de cabeza y tronco medía en promedio entre 2 y 4 centímetros, y el animal completo rondaba los 8 centímetros de longitud, según las síntesis del hallazgo de 2014. Su peso exacto: Lo que la ciencia aún no sabe, aunque sería de muy pocos gramos.

6. Anatomía. Como buen placodermo, la cabeza y el tronco iban encerrados en una coraza de placas óseas entrelazadas, cubiertas de pequeños tubérculos cuyo patrón varía entre especies. Su marca distintiva es la proporción: una cabeza grande con una coraza torácica corta, rematada por unos apéndices pectorales óseos articulados, los «bracitos» de su nombre. Detrás de la coraza, el cuerpo se estrechaba hasta la aleta caudal.

7. Armas y defensas naturales. Su defensa era la coraza misma: un chaleco óseo que protegía la cabeza y el tronco. No era un pez de dentellada poderosa; su tamaño diminuto lo hacía, además, un animal de esconderse entre la vegetación y el sedimento del lago.

8. Sentidos. Lo que la ciencia aún no sabe en detalle para este género: no se ha descrito un equipamiento sensorial específico más allá del general de los placodermos, con ojos y sistema de línea lateral para percibir vibraciones en el agua.

9. Cómo se movía. Nadaba sobre el fondo de los lagos, en la manera propia de los antiarcos: un pez de vida bentónica que se desplazaba pegado al sustrato y se apoyaba en él, usando sus apéndices pectorales articulados también para maniobrar entre las plantas acuáticas.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Lo que la ciencia aún no sabe con certeza: no se conocen contenidos estomacales de este género. Por su tamaño y su anatomía de antiarco de fondo, se le interpreta como un consumidor de pequeños invertebrados y restos orgánicos del sedimento lacustre.

11. Comportamiento. Su comportamiento mejor documentado es, sorprendentemente, el reproductor (véase la sección 13). Del resto de su vida social no hay evidencia: Lo que la ciencia aún no sabe si vivía solo o en grupos.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe. No existe evidencia fósil de comunicación en este género.

13. Reproducción y crías. Aquí está su récord mundial: *M. dicki* es el vertebrado más antiguo con pruebas de fecundación interna. Los machos desarrollaron unos «cláspers» óseos en forma de L para transferir el esperma a las hembras, y las hembras, unas pequeñas placas pares óseas donde esos órganos se acoplaban. El estudio publicado en *Nature* en 2014, dirigido por John Long, propuso además una postura de apareamiento lateral, con los apéndices óseos de ambos

trabados entre sí. De huevos o crías concretas: Lo que la ciencia aún no sabe.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe. No hay estimaciones publicadas de su longevidad.

15. Depredadores, rivales y presas. Compartía los lagos devónicos de Escocia con peces mayores, placodermos y peces de aletas lobuladas que serían candidatos naturales a depredadores de un pez de 8 centímetros. Sus presas serían invertebrados diminutos del fondo.

16. Adaptaciones. Su gran innovación fue reproductora: la fecundación interna con órganos copuladores óseos, la estrategia más antigua documentada en un vertebrado, aparecida en uno de los peces con mandíbulas más basales que se conocen. A eso sumaba una coraza ligera de tubérculos y una talla mínima que le permitía explotar las orillas de los lagos.

17. Evolución y parientes vivos. Su hallazgo obligó a reescribir la historia de la reproducción: si el antiarco más basal ya practicaba la fecundación interna, los descendientes posteriores que volvieron a la fecundación externa tuvieron que «desaprenderla», algo que los biólogos creían improbable. Los placodermos desaparecieron a finales del Devónico sin descendientes directos; son parientes lejanos, en la base, de todos los vertebrados con mandíbulas vivos.

18. Descubridor del primer fósil. El primer ejemplar de *M. dicki* lo encontró en Escocia en 1888 el recolector Robert Dick, a quien la especie debe su nombre, y Traquair describió el género ese mismo año. El papel de los «bracitos» lo desveló John Long en 2013, al reconocer un hueso suelto en las colecciones de la Universidad Tecnológica de Tallin, en Estonia.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. Los ejemplares escoceses de Caithness y las Orcadas y el material estonio revisado para el estudio de 2014 son las piezas clave del género. En Wikimedia Commons solo se localizó en esta pasada un modelo 3D/render del Museo Estonio de Historia Natural, que no es una fotografía del fósil y por eso esta ficha no lo usa como foto real.

20. Causa de su desaparición. El género no pasa del Givetiense en el registro consultado. La causa concreta de su desaparición: Lo que la ciencia aún no sabe; su grupo, los antiarcos, siguió existiendo hasta el final del Devónico.

21. Debate científico abierto. Se discute si la fecundación interna fue la condición original de todos los placodermos —y por extensión de los vertebrados con mandíbulas— y si los grupos posteriores la perdieron de verdad, y también la posición exacta de los microbráquidos dentro de los antiarcos, entre *incertae sedis* y parientes cercanos de los botriolépidos según el análisis.

22. Dato curioso. El sexo con fecundación interna, tal como lo practican los vertebrados, se estrenó en un pez acorazado de 8 centímetros que vivía en un lago escocés hace unos 385 millones de años… y nadie supo para qué servían sus «bracitos» durante más de 120 años.

MIGUASHAIA

**Miguashaia bureaui* Schultze, 1973*



Ilustración: Miguashaia en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL

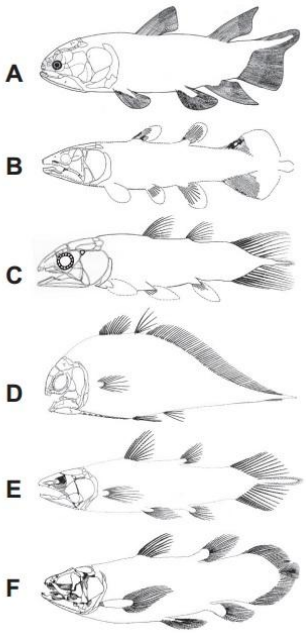


Foto real del fósil: [Robert Gess, CC BY-SA 3.0, vía Wikimedia Commons].

1. Nombre y significado. *Miguashaia* toma su nombre de Miguasha, la localidad de Quebec (Canadá) donde se encontraron sus fósiles, uno de los yacimientos devónicos más famosos del mundo. El nombre de la especie, *bureaui*, sigue la tradición de honrar a un naturalista vinculado al yacimiento, aunque las fuentes consultadas en esta pasada no cierran de forma explícita a quién se dedicó, así que no lo afirmamos: queda señalado en la lista de revisión.

2. Clasificación. Es un cordado sarcopterigio, un pez de aletas lobuladas del grupo de los celacantos (actinistios), considerado uno de los celacantos más primitivos y morfológicamente

basales que se conocen. El género y la especie los describió Hans-Peter Schultze en 1973. En la literatura se cita también una segunda especie, *M. grossi*, de Letonia.

3. Cuándo vivió. Vivió en el Devónico tardío, en el Frasniense medio, hace unos 375 millones de años, según la datación de la Formación Escuminac en los estudios histológicos recientes.

4. Dónde vivió. Todos sus fósiles canadienses proceden de la Formación Escuminac, en Miguasha, Quebec (Canadá), un antiguo estuario o bahía protegida de aguas salobres, hoy parque nacional y Patrimonio Mundial de la UNESCO por ser el yacimiento que mejor representa el Devónico. La cita de Letonia ampliaría su distribución al otro lado del océano de la época.

5. Tamaño y peso. Un ejemplar estudiado por sus escamas, de unos 25 milímetros de diámetro, permite estimar una longitud total de aproximadamente 40 centímetros. Es, por tanto, un celacanto modesto, muy lejos de los casi dos metros de su pariente vivo *Latimeria*. Su peso exacto: Lo que la ciencia aún no sabe.

6. Anatomía. Conservaba rasgos primitivos que los celacantos posteriores perdieron: una cola heterocerca asimétrica, con el lóbulo superior muy alargado, en lugar de la cola trilobulada simétrica de *Latimeria*. Su cuerpo iba cubierto de escamas redondeadas sin cosmina, ornamentadas con tubérculos puntiagudos y crestas estrechas de dentina rematadas en esmalte, dispuestos en al menos dos generaciones superpuestas. Como todos los celacantos, tenía aletas pares lobuladas, con un esqueleto interno carnoso, y la articulación intracraneal que permite a estos peces levantar la parte delantera del cráneo al alimentarse.

7. Armas y defensas naturales. No tenía armas especiales: su defensa era su cobertura de escamas óseas gruesas y su propia agilidad en un estuario lleno de depredadores mayores. Era un pez de talla media en un ecosistema con peces mucho más grandes que él.

8. Sentidos. Lo que la ciencia aún no sabe en detalle para este género. Los celacantos en general poseen un órgano rostral en el hocico vinculado a la percepción del entorno, y *Miguashaia* participaba del equipamiento general de su grupo, pero no existe un estudio sensorial específico publicado para esta especie en las fuentes consultadas.

9. Cómo se movía. Nadaba con las aletas lobuladas y la gran cola heterocerca, en el estilo de natación pausada propio de los celacantos, maniobrando en las aguas tranquilas del estuario de Miguasha.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Lo que la ciencia aún no sabe con certeza: no se conocen contenidos estomacales de este género. Por su anatomía de celacanto primitivo se le interpreta como un depredador de peces pequeños e invertebrados del estuario, en la línea de sus parientes del grupo.

11. Comportamiento. Lo que la ciencia aún no sabe en detalle. Los estudios de histología ósea de sus aletas han empezado a reconstruir su historia de vida —crecimiento y patrones de osificación— y lo comparan con el celacanto vivo, pero su comportamiento social sigue sin evidencia directa.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe. No existe evidencia fósil de comunicación en este género.

13. Reproducción y crías. Lo que la ciencia aún no sabe para este género fósil. Su pariente vivo, *Latimeria*, retiene los huevos dentro del cuerpo y pare crías vivas, pero trasladar ese rasgo a

Miguashaia sin fósiles que lo muestren sería una suposición, y esta ficha no la presenta como un hecho.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe con una cifra cerrada. Los estudios esqueletocronológicos de sus huesos aportan datos de crecimiento y edad de ejemplares concretos, pero no una longevidad demostrada para la especie.

15. Depredadores, rivales y presas. En Miguasha convivía con una fauna riquísima: el placodermo *Bothriolepis canadensis*, el pez de aletas lobuladas *Eusthenopteron foordi*, peces pulmonados como *Scaumenacia* y el tetrapodomorfo *Elpistostege watsoni*. Los depredadores mayores de ese estuario serían candidatos naturales a cazar un celacanto de 40 centímetros; sus presas serían peces pequeños e invertebrados.

16. Adaptaciones. Su valor científico es ser un celacanto «antes del molde»: muestra cómo era el grupo antes de fijar su famoso plan corporal conservador, con cola asimétrica de tiburón y escamas de diseño primitivo. Esa combinación permite reconstruir el estado ancestral de la escamación de todos los celacantos.

17. Evolución y parientes vivos. Es uno de los celacantos más antiguos y basales, clave para entender el arranque evolutivo del linaje. Su pariente vivo es el celacanto actual, *Latimeria*, con dos especies en los océanos Índico e Indonesia: el mismo linaje que en el Devónico nadaba en un estuario canadiense sigue vivo hoy en aguas profundas.

18. Descubridor del primer fósil. El género y la especie los describió Hans-Peter Schultze en 1973, a partir del material de la Formación Escuminac de Miguasha. El yacimiento en sí se conoce desde el siglo XIX y ha entregado más de 18.000 especímenes de peces.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. El material de *Miguashaia* se guarda sobre todo en el Museo de Historia Natural de Miguasha (MHNM), en Quebec; el bloque MHNM 06-1238, con escamas y elementos de la aleta caudal de un mismo individuo, es la pieza base de los estudios histológicos recientes. En Wikimedia Commons solo circula en esta pasada una reconstrucción dibujada del género, que no es una fotografía del fósil y por eso esta ficha no la usa como foto real.

20. Causa de su desaparición. Lo que la ciencia aún no sabe. El género se conoce del Frasniense y no continúa en el registro consultado; los celacantos en conjunto sobrevivieron al Devónico y llegaron hasta hoy, pero la desaparición concreta de *Miguashaia* no tiene una causa demostrada.

21. Debate científico abierto. Se discute su posición exacta en la base de los celacantos y la validez y alcance de la segunda especie citada, *M. grossi* de Letonia, además de cómo interpretar la evolución de las escamas del grupo: los datos de *Miguashaia* apoyan que la escamación redondeada sin cosmina es el estado primitivo de los celacantos, frente a escenarios alternativos derivados de otros sarcopterigios.

22. Dato curioso. El celacanto vivo presume de una cola simétrica de tres lóbulos como si siempre hubiera sido así; su primo devónico *Miguashaia* demuestra que no: empezó con una cola desigual, de lóbulo superior larguísimo, mucho más parecida a la de un tiburón.

MONOCLADODUS

**Monocladodus* Claypole, 1893*



Ilustración: Monocladodus en vida (reconstrucción).

1. Nombre y significado. El nombre *Monocladodus* se construye sobre *cladodus*, la dentición «cladodonta» de los tiburones primitivos —dientes con una cúspide central grande flanqueada por cúspides menores, hechos para enganchar presas y tragarlas enteras—, con el prefijo *mono-*, «uno». La etimología exacta declarada por su autor no consta reproducida en las fuentes consultadas, así que la lectura del nombre se presenta como interpretación razonable, no como cita.

2. Clasificación. Es un cordado condrictio, un «tiburón» primitivo de la familia Cladoselachidae, dentro del orden Cladoselachida según la clasificación del registro del holotipo de *M. pinnatus*. El género lo propuso Claypole en 1893. Advertencia taxonómica central de esta ficha: en la literatura moderna *Monocladodus* aparece citado con interrogante como posible sinónimo de *Cladoselache*, el tiburón devónico mejor conocido, así que su validez como género independiente está en entredicho (véase la sección 21).

3. Cuándo vivió. Vivió en el Devónico tardío, en la época de la lutita de Cleveland (Cleveland Shale), de edad Fameniense, hace en torno a 360-370 millones de años.

4. Dónde vivió. Sus registros proceden de Ohio (EE. UU.), del miembro Cleveland Shale de la lutita de Ohio, en localidades como Rocky River y Berea, en la orilla sur del actual lago Erie. En vida era un mar interior somero que cubría el noreste norteamericano, con aguas superficiales bien oxigenadas sobre un fondo fangoso y sin oxígeno donde los cuerpos se conservaban excepcionalmente.

5. Tamaño y peso. Lo que la ciencia aún no sabe con seguridad para este género. El material atribuido a *Monocladodus* es escaso y su independencia respecto a *Cladoselache* —un tiburón de en torno a 1,2 metros en los ejemplares de Cleveland— está debatida, así que asignarle una talla propia sería inventar un dato. Esta ficha no da una cifra.

6. Anatomía. Lo que se conoce del grupo en Cleveland son tiburones de cuerpo fusiforme, esqueleto cartilaginoso, grandes aletas pectorales y dientes cladodontos multicuspidados de bordes lisos, hechos para sujetar y no para cortar. La anatomía específica y diagnosticable de *Monocladodus* frente a *Cladoselache*: Lo que la ciencia aún no sabe de forma cerrada, porque el género nació en la literatura del siglo XIX y espera una revisión moderna.

7. Armas y defensas naturales. Sus armas eran sus dientes cladodontos: una cúspide central robusta con cúspides laterales menores, una trampa para peces que se tragaban enteros. Como defensa, la velocidad y la agilidad de un tiburón de la capa superficial, en un mar donde los placodermos gigantes eran el peligro mayor.

8. Sentidos. Lo que la ciencia aún no sabe para este género en concreto. Los tiburones cladodontos de Cleveland participaban del equipamiento general de los primeros tiburones, con vista y un olfato desarrollado inferidos del grupo, pero no existe un estudio sensorial específico de *Monocladodus*.

9. Cómo se movía. Se le interpreta, por el modelo de su grupo en Cleveland, como un nadador activo de la capa superficial: los especialistas describen a los pocos tiburones articulados de esa fauna —*Cladoselache*, *Monocladodus*, *Stethacanthus*, *Tamiobatis* y *Ctenacanthus*— como cazadores de superficie con dentición cladodonta.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Por su dentición y por el modelo de su grupo, sería un depredador de peces pequeños y otros animales acuáticos que apresaría y tragaría enteros. Los contenidos estomacales famosos de Cleveland corresponden a *Cladoselache*, no a este género, y esta ficha no se los atribuye.

11. Comportamiento. Lo que la ciencia aún no sabe. No hay observaciones de comportamiento atribuibles con seguridad a *Monocladodus*.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe. No existe ninguna evidencia al respecto.

13. Reproducción y crías. Lo que la ciencia aún no sabe para este género. No se conocen huevos, embriones ni crías asignados a *Monocladodus*.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe. No existe ninguna estimación publicada.

15. Depredadores, rivales y presas. Compartía el mar de Cleveland con el placodermo gigante *Dunkleosteus*, el depredador dominante de aquel ecosistema, y con otros tiburones cladodontos que serían a la vez rivales y posibles depredadores de un tiburón menor. Sus presas serían peces pequeños de la capa superficial.

16. Adaptaciones. Su fórmula era la del primer diseño de tiburón cazador: cuerpo hidrodinámico, aletas pectorales grandes y una dentición de agarre para presas que se tragan enteras, en un mar somero y productivo.

17. Evolución y parientes vivos. Pertenece a los cladoseláquidos, uno de los primeros grupos de tiburones verdaderos. No tiene descendientes directos demostrados; sus parientes vivos son, en sentido amplio, los tiburones y rayas actuales, herederos lejanos de aquella primera radiación de condrictios devónicos.

18. Descubridor del primer fósil. El género lo propuso Edward Waller Claypole en 1893, en el marco de sus estudios de los peces devónicos de Ohio; el registro del holotipo de *Monocladodus*

pinnatus Claypole, 1893 lo atribuye a material recogido en Rocky River y Berea (Ohio) y vinculado al recolector W. Clark.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. El holotipo de *M. pinnatus* figura en los registros de colecciones agregados por GBIF y Google Arts & Culture como pieza de referencia del género, procedente del Cleveland Shale de Ohio. Los grandes tiburones articulados de Cleveland que el público puede ver en museos como el de Historia Natural de Cleveland corresponden sobre todo a *Cladoselache* y *Dunkleosteus*; material verificable y expuesto de *Monocladodus* como tal: Lo que la ciencia aún no sabe en esta pasada.

20. Causa de su desaparición. Lo que la ciencia aún no sabe. Su registro se concentra en el Devónico tardío de Cleveland, en el contexto de las crisis ambientales que cerraron el período, pero no hay una causa específica demostrada para este género.

21. Debate científico abierto. El debate es su propia existencia: la página de *Cladoselache* en Wikipedia lista «*Monocladodus*? Claypole, 1893» entre sus sinónimos, con interrogante, y los especialistas subrayan que los taxones de tiburones devónicos creados en el siglo XIX a partir de material de Cleveland «siguen esperando revisión». Hasta que esa revisión llegue, *Monocladodus* queda marcado en esta enciclopedia como género de validez dudosa †.

22. Dato curioso. Es un tiburón fantasma: tiene nombre, holotipo y un lugar en los catálogos desde 1893, pero más de un siglo después los especialistas todavía no se ponen de acuerdo en si fue un animal distinto… o simplemente otro nombre para el famoso *Cladoselache*.

MORESNETIA

**Moresnetia zalesskyi* Stockmans, 1948*



Ilustración: Moresnetia en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL



Foto real del fósil: [Ghedoghedo, CC BY-SA 3.0].

1. Nombre y significado. *Moresnetia* toma su nombre de Moresnet, la localidad belga junto a la que se encontró. Es un nombre de mapa convertido en hito de la evolución: designa a una de las primeras plantas con semilla conocidas del planeta, y la más antigua de Europa en el momento de su estudio clásico. La especie es *M. zalesskyi* Stockmans, 1948.

2. Clasificación. Es una planta espermatofita primitiva, una de las primeras plantas con semilla (una «pteridosperma» en el sentido amplio y tradicional del término: una planta con aspecto de helecho que ya se reproducía por semillas). El género y la especie los estableció Stockmans en

1948, y Fairon-Demaret y Scheckler publicaron en 1987 su tipificación y redescripción formal.

3. Cuándo vivió. Vivió en el Devónico tardío, en el Fameniense superior, hace en torno a 360 millones de años, en el momento mismo en que las semillas aparecen en el registro fósil mundial, junto a géneros como *Elkinsia* y *Archaeosperma*.

4. Dónde vivió. Sus fósiles proceden de Bélgica, de localidades clásicas del Fameniense como el entorno de Moresnet y yacimientos posteriores como Becco, donde se han recogido ejemplares excelentemente conservados en los que incluso se distinguen las semillas. Crecía en las llanuras y márgenes fluviales del Devónico tardío belga.

5. Tamaño y peso. Lo que la ciencia aún no sabe con una cifra cerrada para la planta completa: el fósil conserva sobre todo la parte distal del sistema portador de semillas, con ejes de solo 0,5 a 1 milímetro de grosor, así que el porte total de la planta no puede afirmarse. Sus cúpulas medían de 8 a 10 milímetros de largo por 5 a 8 de ancho. El «peso» de una planta así no es un dato que el registro permita dar.

6. Anatomía. Su órgano estrella es la cúpula: una estructura muy dividida, compuesta por ocho partes fusionadas en la base y al menos 40 segmentos hacia el extremo, que rodeaba a la semilla como un cáliz abierto, sin cerrarse del todo y dejando visible la parte superior de la semilla. Cada cúpula guardaba una sola semilla, y cada eje fino y ramificado de forma ligeramente desigual terminaba en una de estas cúpulas.

7. Armas y defensas naturales. Una planta no tiene armas en el sentido animal, y esta ficha no se las inventa. Su «defensa» evolutiva era reproductora: envolver la semilla en una cúpula protectora, un primer paso hacia la protección completa que las semillas tienen hoy.

8. Sentidos. No se aplica: una planta no posee sentidos animales. Lo que sí hacía *Moresnetia*, como toda planta, era responder a la luz y a la gravedad en su crecimiento, pero no existe un estudio específico de esas respuestas en este género fósil: Lo que la ciencia aún no sabe en su caso concreto.

9. Cómo se movía. No se movía: era una planta arraigada al suelo. Solo sus estructuras reproductoras viajaban: la morfología dividida de la cúpula se ha interpretado como una posible adaptación a la dispersión por el viento de la semilla, según Prestianni y Gerrienne (2010).

10. Dieta y cómo conseguía comida. Una planta no caza ni come: fabricaba su alimento por fotosíntesis, con la luz del sol, el agua del suelo y el aire, como las plantas actuales. Su «estrategia» en este apartado era crecer en ambientes húmedos y luminosos de las llanuras devónicas.

11. Comportamiento. En términos vegetales, su comportamiento era crecer, ramificarse y producir cúpulas con semillas en los extremos de sus ejes. No hay evidencia de nada más complejo, y esta ficha no lo inventa.

12. Comunicación. No se aplica en el sentido animal. Lo que la ciencia aún no sabe —y probablemente no podrá saber de un fósil— es cualquier detalle de interacciones químicas entre individuos de esta especie.

13. Reproducción y crías. Su reproducción es su gran titular: producía semillas verdaderas, cada una protegida dentro de su cúpula parcialmente cerrada. La semilla es la «cría» empaquetada de la planta: un embrión con reserva de alimento y cubierta protectora, capaz de

esperar y de viajar antes de germinar. Es una de las primeras apariciones de esta innovación en la historia de la vida en tierra firme.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe. No existe ninguna estimación de cuánto vivía un individuo de *Moresnetia*.

15. Depredadores, rivales y presas. No tenía presas. Sus «rivales» eran las demás plantas de las llanuras devónicas —progimnospermas como *Archaeopteris* y otras plantas primitivas— en la competencia por la luz y el espacio. Sobre herbívoros que se alimentaran de ella en concreto: Lo que la ciencia aún no sabe; los primeros ecosistemas terrestres con animales herbívoros documentados son posteriores o escasos en su época.

16. Adaptaciones. Su adaptación revolucionaria fue la semilla misma, aunque en versión beta: una cúpula aún abierta, con la semilla asomando, que ya ofrecía protección y una posible ayuda a la dispersión por el viento. Con ese invento, las plantas dejaron de depender del agua para que sus células reproductoras se encontraran.

17. Evolución y parientes vivos. Es una de las primeras plantas con semilla del registro mundial y la clásica más antigua de Europa. Las plantas con semilla dominan hoy la tierra firme —coníferas, plantas con flor y sus parientes—, y todas descienden de experimentos devónicos como el suyo, aunque *Moresnetia* en sí no es el ancestro directo demostrado de ninguna especie viva concreta.

18. Descubridor del primer fósil. La especie la estableció François Stockmans en 1948, a partir del material belga del Fameniense superior. Cuatro décadas después, Murielle Fairon-Demaret y Stephen E. Scheckler la tipificaron y redescribieron formalmente en 1987, fijando su interpretación moderna como planta con semilla temprana.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. Los ejemplares belgas de Becco, con las cúpulas y hasta una semilla visible, son las piezas recientes más citadas. La foto de esta ficha muestra un fósil real de *Moresnetia* fotografiado por Ghedoghedo en el museo Naturalis de Leiden (Países Bajos).

20. Causa de su desaparición. Lo que la ciencia aún no sabe. No hay una causa específica demostrada para la desaparición de este género; las primeras plantas con semilla fueron diversificándose hacia el Carbonífero, y *Moresnetia* quedó como un experimento temprano de esa radiación.

21. Debate científico abierto. Se discute el detalle funcional de su cúpula —protección, dispersión por el viento o ambas cosas— y la posición exacta de *Moresnetia* entre las primeras espermatofitas, en un grupo cuya clasificación se reorganiza con cada nuevo hallazgo devónico. También se ha debatido cuánto de «semilla verdadera» tiene una estructura cuya envoltura aún no se cerraba por completo.

22. Dato curioso. Su semilla venía con la tapa abierta: la cúpula de *Moresnetia* rodeaba la semilla como un cáliz de más de 40 puntas, pero dejaba la parte superior al aire. La evolución aún estaba probando el embalaje que hoy protege a casi todas las plantas de la Tierra.

MOROCOPS

**Morocops* Basse, 2006*



Ilustración: Morocops en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL



Foto real del fósil: [DarkCryst, CC BY-SA 4.0].

1. Nombre y significado. *Morocops* une «Moro-», por Marruecos, su tierra, y «-ops», la terminación clásica de los nombres de facópidos que alude a los ojos y la cara: algo así como «el de los ojos de Marruecos». La etimología exacta declarada por su autor no consta reproducida en las fuentes consultadas, así que esta lectura se ofrece como interpretación del nombre, no como cita literal.

2. Clasificación. Es un artrópodo trilobite del orden Phacopida y la familia Phacopidae. El género lo erigió Martin Basse en 2006 y lo desarrollaron McKellar y Chatterton en 2009 en su monografía

de los facópidos del sur de Marruecos. Antes, sus especies se clasificaban dentro del género *Phacops*, del que fueron separadas. Las especies descritas en esa monografía son *M. granulops* y *M. ovatus*, que se distinguen sobre todo por la estructura de sus ojos; en 2018 se sumó *M. davidbrutoni*, de la fauna roja de Hamar Laghdad.

3. Cuándo vivió. Vivió en el Devónico, con registros del Devónico inferior final (Emsiense) en Hamar Laghdad y un rango temporal citado en Wikipedia centrado en el Eifeliense (Devónico medio). Las fichas comerciales de ejemplares concretos lo sitúan en torno a los 393-400 millones de años; el rango completo y cerrado del género queda declarado como ese intervalo Devónico inferior final–medio, sin una revisión más fina accesible en esta pasada.

4. Dónde vivió. Sus fósiles proceden de los estratos del Devónico medio (y final del inferior) del sur de Marruecos, incluida la Formación Aferdou El Mrakib y la localidad de Hamar Laghdad. En vida, esa región era la costa norte del supercontinente de Gondwana, bañada por mares someros.

5. Tamaño y peso. Era un trilobite pequeño: un ejemplar medido en las fuentes consultadas mide unos 22 milímetros de largo por 22 de ancho el animal, sobre su matriz. Su peso en vida: Lo que la ciencia aún no sabe, aunque sería de apenas unos gramos.

6. Anatomía. Tenía el cuerpo trilobulado típico de los facópidos: escudo cefálico con la glabela inflada y cubierta de pústulas —la especie *granulops* lleva esa granulación en el nombre—, tórax de segmentos articulados y un escudo caudal pequeño. Sus ojos son esquizocroales, el tipo avanzado de los facópidos, con lentes individuales grandes y separadas, y son justamente el rasgo que distingue a sus especies entre sí.

7. Armas y defensas naturales. Su defensa era su caparazón mineralizado y articulado, con la superficie pustulosa. Los facópidos son famosos por enrollarse en una bola para proteger el vientre, y ejemplares enrollados de *Morocops* circulan en el registro comercial marroquí, lo que apoya esa capacidad en este género.

8. Sentidos. Sus ojos esquizocroales eran su sentido estrella: cada lente funcionaba casi como un ojo individual, ofreciendo una visión de gran nitidez para un animal de fondo, y su estructura es tan diagnóstica que separa especies. Sumaba antenas y sedas sensoriales para el entorno cercano, como los demás trilobites.

9. Cómo se movía. Caminaba sobre el fondo marino con sus numerosas patas articuladas, bajo el cuerpo segmentado, desplazándose entre el sedimento en busca de alimento y refugio.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Se le interpreta como un animal bentónico que se alimentaba de restos orgánicos y pequeños organismos del fondo, rebuscando en el sedimento. No se conocen contenidos digestivos fosilizados de este género que lo confirmen directamente.

11. Comportamiento. Lo que la ciencia aún no sabe en detalle, más allá de la enrollación defensiva apoyada por los ejemplares enrollados y de su vida de fondo en los mares de Gondwana.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe. No hay evidencia de comunicación entre individuos en este género.

13. Reproducción y crías. Lo que la ciencia aún no sabe para este género en concreto: no se conocen huevos ni larvas asignados a *Morocops*. En los trilobites en general, el desarrollo pasaba por etapas larvarias diminutas que iban añadiendo segmentos al crecer.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe. No existe ninguna estimación publicada de su longevidad.

15. Depredadores, rivales y presas. En los mares devónicos de Marruecos convivía con cefalópodos, peces con mandíbulas y otros artrópodos mayores, candidatos a depredadores de un trilobite de dos centímetros. Sus «presas» serían partículas orgánicas y organismos diminutos del sedimento.

16. Adaptaciones. Sus adaptaciones clave fueron unos ojos esquizocroales de alto rendimiento, la enrollación defensiva y un caparazón pustuloso y articulado que combinaba protección y movilidad en los fondos de Gondwana.

17. Evolución y parientes vivos. Pertenece a los trilobites, el gran grupo de artrópodos marinos que dominó los océanos paleozoicos y desapareció por completo a finales del Pérmico. No dejó descendientes directos; sus parientes vivos más cercanos en el gran árbol de los artrópodos incluyen a quelicerados como los cangrejos cacerola y las arañas, en un parentesco lejano y debatido.

18. Descubridor del primer fósil. El género lo erigió Martin Basse en 2006, en el volumen 4 de su serie sobre trilobites del Eifel, separándolo de *Phacops*. Ryan McKellar y Brian Chatterton describieron en 2009 las especies marroquíes *M. granulops* y *M. ovatus* en *Palaeontographica Canadiana* 28.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. Los ejemplares del sur de Marruecos —incluidos los enrollados y los de la fauna roja de Hamar Laghdad, con restos a veces rojizos y ojos verdosos por la silicificación— son los clásicos del género. La foto de esta ficha muestra un ejemplar fósil real de *Morocops* compartido en Wikimedia Commons por DarkCryst.

20. Causa de su desaparición. Lo que la ciencia aún no sabe. El registro del género se concentra en el Devónico de Marruecos y no continúa en las fuentes consultadas; los trilobites en conjunto perdieron diversidad a lo largo del Devónico tardío.

21. Debate científico abierto. Su historia es un caso de reclasificación: estuvo dentro de *Phacops* hasta que Basse lo separó en 2006, y la frontera entre ambos géneros y la asignación de especies concretas siguen apoyándose en detalles finos de los ojos. A ello se suma la tensión de datación declarada en la sección 3: citas centradas en el Eifeliense frente a la especie de Hamar Laghdad, del Emsiense final.

22. Dato curioso. Sus especies gemelas se separan mirándolas a los ojos: *M. granulops* y *M. ovatus* son prácticamente iguales en todo… excepto en la estructura de sus ojos, que es donde los especialistas leen su identidad.

MOYTHOMASIA

**Moythomasia* Groß, 1950*



Ilustración: Moythomasia en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL



Foto real del fósil: [Oilshale, CC BY-SA 4.0].

1. Nombre y significado. El nombre *Moythomasia* honra al paleictiólogo J. A. Moy-Thomas, especialista en peces fósiles; esa dedicatoria es la lectura habitual del nombre, aunque las fuentes consultadas en esta pasada no la reproducen como una cita literal de Groß, así que se presenta con esa cautela. Detrás del nombre hay un pez pequeño con una historia desproporcionada: es uno de los géneros de peces de aletas radiadas devónicos más completos y más usados en los estudios de evolución.

2. Clasificación. Es un cordado actinopterigio, un pez de aletas radiadas primitivo, del orden

Palaeonisciformes y la familia Moythomasiidae (Kazantseva, 1971). El género lo estableció Walter Groß en 1950 (tras un primer uso como *Aldingeria* Groß, 1942). Sus especies citadas en Wikipedia son *M. devonica* (Clarke, 1885), *M. durgaringa* Gardiner & Bartram, 1977, *M. lineata* Choo, 2015, *M. nitida* Groß, 1953 y *M. perforata* (Groß, 1942); en 2020 se añadió *M. lebedevi* desde Bielorrusia, a partir de escamas aisladas.

3. Cuándo vivió. Vivió en el Devónico, con registros del Devónico medio (Givetiense, para *M. nitida* de Alemania y *M. lebedevi* de Bielorrusia) y del Devónico tardío (Frasniense, para las formas australianas de Gogo). Es uno de los géneros de actinopterigios devónicos con más especies y con material más completo.

4. Dónde vivió. Sus fósiles proceden de Europa y Australia: Alemania (Bergisch Gladbach), Letonia (Kokenhusen, localidad de la especie tipo), Bielorrusia y Rusia, y el arrecife devónico de Gogo, en Australia Occidental, donde *M. durgaringa* se conserva con una calidad excepcional. Wikipedia lo resume como un pez pequeño de agua dulce; el material de Gogo, en cambio, procede de un arrecife marino tropical, así que la ficha declara ambas lecturas: el género ocupó ambientes acuáticos variados según la especie y la localidad.

5. Tamaño y peso. Era un pez pequeño: la síntesis clásica citada por Wikipedia le da unos 9 centímetros de longitud. Su peso exacto: Lo que la ciencia aún no sabe, aunque sería de pocos gramos.

6. Anatomía. Tenía los ojos relativamente grandes y el cuerpo cubierto de escamas ganoides especializadas: cada escama llevaba en su parte superior una pequeña espiga que encajaba exactamente en el hueco de la escama siguiente, un sistema de «clavija y encaje» que le permitía ser a la vez acorazado y flexible. Los estudios histológicos recientes de *M. durgaringa* han descrito en detalle el esqueleto dérmico de la cabeza y el tronco, lo que lo convierte en un modelo para entender cómo era la piel ósea del primer pez de aletas radiadas.

7. Armas y defensas naturales. Su defensa era su traje de escamas ganoides entrelazadas: una cota de malla ósea que lo protegía sin impedirle nadar. No tenía espinas ni armas ofensivas conocidas.

8. Sentidos. Su sentido mejor inferido es la vista: sus ojos eran relativamente grandes, lo que se ha interpretado como una adaptación para localizar presas en aguas turbias. El resto de su equipamiento sensorial seguiría el patrón general de los peces, con línea lateral, sin un estudio específico adicional en las fuentes consultadas.

9. Cómo se movía. Nadaba con sus aletas de radios y su cola, en el estilo de los primeros actinopterigios: un pez activo de pequeño tamaño que se movía entre las aguas del arrecife de Gogo y de los ambientes europeos contemporáneos.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Lo que la ciencia aún no sabe con certeza para el género completo: no se conocen contenidos estomacales atribuidos directamente a *Moythomasia* en las fuentes consultadas. Por su tamaño, sus ojos grandes y su anatomía de actinopterigio primitivo, se le interpreta como un consumidor de animales acuáticos pequeños, pero eso es una inferencia, no una observación.

11. Comportamiento. Lo que la ciencia aún no sabe en detalle. El material excepcional de Gogo conserva en algunos actinopterigios del yacimiento hasta órganos internos, pero un comportamiento social concreto de *Moythomasia* no está documentado.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe. No existe evidencia fósil de comunicación en este género.

13. Reproducción y crías. Lo que la ciencia aún no sabe para este género: no se conocen huevos ni crías asignados a *Moythomasia* en las fuentes consultadas.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe. No hay una estimación cerrada publicada, aunque las escamas de la especie *M. lebedevi* muestran zonas de crecimiento que permitieron distinguir ejemplares adultos y subadultos.

15. Depredadores, rivales y presas. En Gogo convivía con una fauna de arrecife riquísima: placodermos, peces de aletas lobuladas como *Gogonasus* y otros actinopterigios como *Mimia* y *Gogosardina*, que serían a la vez rivales y, los mayores, posibles depredadores de un pez de 9 centímetros. Sus presas serían animales acuáticos diminutos.

16. Adaptaciones. Su adaptación estrella fue la escama ganoide con clavija y encaje: armadura y flexibilidad a la vez, el diseño que los peces de aletas radiadas pulirían durante el resto de su historia. Sumaba unos ojos grandes para aguas con poca visibilidad.

17. Evolución y parientes vivos. Es uno de los primeros miembros del grupo troncal de los actinopterigios, el linaje que hoy domina las aguas del planeta: casi la mitad de los vertebrados vivos son peces de aletas radiadas. *M. durgaringa* ha sido pieza recurrente en los análisis filogenéticos que reconstruyen ese arranque, y su esqueleto dérmico se usa como modelo del estado ancestral de todos los peces óseos.

18. Descubridor del primer fósil. El género lo estableció Walter Groß en 1950, sobre material europeo que él mismo había descrito antes como *Aldingeria* (1942). La especie australiana, *M. durgaringa*, la describieron Gardiner y Bartram en 1977 desde la Formación Gogo, y Brian Choo añadió *M. lineata* en 2015, en la revisión moderna del género.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. Los ejemplares completos de *M. durgaringa* de Gogo, conservados en nódulos calcáreos y preparados con ácido, son los más famosos: permitieron las primeras reconstrucciones rigurosas de cuerpo entero de la especie. La foto de esta ficha muestra un fósil real de *Moythomasia nitida* Groß, 1953, del Givetiense de Bergisch Gladbach (Alemania), de la colección de Oilshale.

20. Causa de su desaparición. Lo que la ciencia aún no sabe. Su registro se concentra en el Devónico medio y tardío y no continúa en las fuentes consultadas; los actinopterigios en conjunto sobrevivieron y se diversificaron, pero la desaparición concreta de este género no tiene causa demostrada.

21. Debate científico abierto. El género es, en palabras de la revisión de Choo y colaboradores, «problemático»: su especie tipo, *M. perforata*, se conoce de material muy fragmentario, y las tres especies conocidas por cuerpos completos —*M. durgaringa*, *M. nitida* y *M. lineata*— no comparten ningún carácter exclusivo basado en las escamas, lo que invalida las asignaciones al género hechas solo por escamas aisladas. Su posición también ha oscilado entre actinopterigio troncal primitivo y miembro temprano de la corona del grupo.

22. Dato curioso. Sus escamas funcionaban como un puzle de precisión: cada una llevaba una clavija que encajaba en el hueco de la vecina, de modo que un pez de 9 centímetros llevaba puesta una armadura articulada pieza a pieza… y aun así podía doblarse y nadar.

MUCROSPIRIFER

**Mucrospirifer mucronatus* (Conrad, 1841)*



Ilustración: Mucrospirifer en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL



Foto real del fósil: [Wilson44691, CC BY-SA 3.0].

1. Nombre y significado. *Mucrospirifer* une el latín *mucro*, «punta aguda», con *Spirifer*, el género clásico de los braquiópodos espiriféridos: «el *Spirifer* de puntas». El nombre describe su silueta inconfundible: una concha alargada como una mariposa, con los extremos de la charnela estirados en puntas afiladas. Por eso en inglés se les llama «conchas mariposa». La especie tipo, *mucronatus*, significa «terminado en punta».

2. Clasificación. Es un braquiópodo de la clase Rhynchonellata, orden Spiriferida y familia Mucrospiriferidae. El género lo propuso Amadeus William Grabau en 1931, con *Mucrospirifer mucronatus* como especie tipo; esa especie la había descubierto Timothy Abbott Conrad en 1841 como *Delthyris mucronatus*, y hasta 1931 casi todas las especies del género se clasificaban dentro

de *Spirifer*. Wikipedia lista más de una docena de especies atribuidas, de *M. albanensis* a *M. williamsi*.

3. Cuándo vivió. Vivió sobre todo en el Devónico medio, y el género se cita también del Devónico superior en las síntesis generales. *M. mucronatus* es tan característico de su intervalo que sirve como fósil guía (fósil índice) del Devónico medio; su historia en el noreste norteamericano abarca unos 5-7 millones de años sin cambios morfológicos direccionales, según el gran estudio de variación geográfica del género.

4. Dónde vivió. Sus fósiles aparecen en casi todo el mundo, excepto Australia y la Antártida según la síntesis de Wikipedia: el noreste de América del Norte y Canadá son su región clásica, con localidades en Nueva York, Michigan, Ohio y Ontario, y registros en Europa y otros continentes. Vivía en mares someros, incluidos ambientes de arrecife, sobre fondos fangosos.

5. Tamaño y peso. Su concha biconvexa medía típicamente unos 2,5 centímetros de longitud, y a veces llegaba a 4 centímetros; el animal es, sobre todo, ancho: la charnela se estiraba de lado a lado como unas alas. Su peso en vida: Lo que la ciencia aún no sabe, aunque sería de apenas unos gramos.

6. Anatomía. Su concha, formada por dos valvas biconvexas, estaba cubierta de costillas radiales (costae) y recorrida por el pliegue y el surco centrales (fold y sulcus) típicos de los espiriféridos. La línea de charnela, la parte más ancha, se prolongaba en los extremos cardinales formando puntas; en los ejemplares jóvenes esos extremos llegaban a convertirse en espinas. La valva pedicular tenía en su ápice (umbo) un pequeño pliegue para la salida del pedículo. Dentro, el lofóforo —el órgano filtrador en forma de brazos ciliados, sostenido por un esqueleto espiral— hacía el trabajo de alimentarse y respirar.

7. Armas y defensas naturales. Su defensa era la concha misma: dos valvas calcáreas que se cerraban sobre el cuerpo blando. Las puntas alargadas de la charnela, además, ampliaban su huella sobre el fango y dificultaban que un depredador lo despegara o lo volteara.

8. Sentidos. Lo que la ciencia aún no sabe en su caso concreto. Como los braquiópodos actuales, carecería de ojos y de un sistema nervioso complejo; su percepción del medio sería química y mecánica, a través del lofóforo y los bordes del manto.

9. Cómo se movía. No se movía de adulto: vivía fijo al fondo marino, anclado por el pedículo que salía de la valva inferior, medio asentado en el sedimento fangoso. Solo su fase larvaria, inferida por comparación con los braquiópodos actuales, sería nadadora por un tiempo breve antes de fijarse.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Era un filtrador: abría ligeramente las valvas y el lofóforo generaba corrientes que retenían el plancton y las partículas en suspensión del agua. Así se alimentaba toda su vida, sin moverse del sitio.

11. Comportamiento. Era un animal sedentario y a menudo gregario en los fondos adecuados: la especie era común en los arrecifes del Devónico medio, y sus conchas servían con frecuencia de soporte a otros organismos (epibiontes) que se fijaban sobre ellas, convirtiendo cada *Mucrospirifer* en una pequeña isla viviente.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe, y en un filtrador sésil sin sistema nervioso complejo no se espera comunicación entre individuos en el sentido animal habitual.

13. Reproducción y crías. Lo que la ciencia aún no sabe para este género fósil en concreto. Por comparación con los braquiópodos actuales, se infiere una reproducción con liberación de gametos al agua y larvas planctónicas que colonizaban nuevos fondos antes de fijarse.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe con una cifra demostrada. Las líneas de crecimiento de sus conchas registran su desarrollo —incluido el detalle de que todos los individuos son mucronados en alguna etapa de su crecimiento—, pero no una longevidad cerrada para la especie.

15. Depredadores, rivales y presas. No cazaba: su «comida» era el plancton y las partículas del agua. Sus rivales eran los demás filtradores sésiles del arrecife —otros braquiópodos, corales y briozoos— en la competencia por el espacio y el alimento en suspensión. Como posible presa, cualquier depredador capaz de abrir o aplastar una concha de pocos centímetros.

16. Adaptaciones. Su adaptación estrella era la forma: las «alas» mucronadas repartían su peso sobre el fango blando como raquetas de nieve, impidiendo que se hundiera, y estabilizaban la concha en la posición de filtrado. Sumaba una tolerancia notable a aguas con poco oxígeno, como la de los braquiópodos modernos, y una concha acanalada que ordenaba las corrientes de entrada y salida del agua.

17. Evolución y parientes vivos. Es un icono del Devónico medio y un caso de estudio clásico de la evolución en acción: el análisis de su variación geográfica en América del Norte mostró una estasis morfológica de 5-7 millones de años, citada como apoyo a la teoría del equilibrio puntuado. Los braquiópodos fueron el grupo dominante de animales con concha en los mares paleozoicos; hoy sobreviven unas 385 especies vivas, parientes lejanas de *Mucrospirifer*.

18. Descubridor del primer fósil. La especie tipo la descubrió y describió Timothy Abbott Conrad en 1841, como *Delthyris mucronatus*. Noventa años después, en 1931, Amadeus William Grabau erigió el género *Mucrospirifer* tomándola como especie tipo y rescatando a sus especies del cajón general de *Spirifer*.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. *M. mucronatus* es un clásico de los yacimientos norteamericanos: la pizarra de Windom (Nueva York) y la Formación Silica Shale (Ohio e Indiana) han entregado ejemplares de referencia, y la especie figura en innumerables colecciones de museo como fósil guía del Devónico medio. La foto de esta ficha muestra un ejemplar real de la Silica Shale del condado de Paulding (Ohio), en vista de la valva dorsal, fotografiado por Wilson44691.

20. Causa de su desaparición. Lo que la ciencia aún no sabe para este género en concreto. Su época dorada fue el Devónico medio; los braquiópodos espiriféridos en conjunto fueron perdiendo protagonismo después del Devónico, en mares reorganizados por las crisis del Devónico tardío.

21. Debate científico abierto. Su taxonomía de especies es un debate histórico: Tillman concluyó en 1964, midiendo poblaciones enteras, que casi todas las especies descritas eran variaciones de solo dos, *M. mucronatus* y *M. thedfordensis*, y el estudio de variación geográfica posterior llegó aún más lejos, reconociendo una sola especie politípica, *M. mucronatus*, en toda su área. Cuántas especies reales hay dentro de *Mucrospirifer* sigue abierto.

22. Dato curioso. Es el braquiópodo «mariposa» que casi no cambió en millones de años: mientras todo a su alrededor evolucionaba, *Mucrospirifer mucronatus* mantuvo la misma concha

alada durante unos 5-7 millones de años, y ese inmovilismo lo convirtió en un argumento famoso a favor de que la evolución a veces avanza… quedándose quieta.

NEWBERRIA

Newberria



Ilustración: Newberria en vida (reconstrucción).

1. Nombre y significado. *Newberria* es un braquiópodo de los mares devónicos cuyo nombre rinde homenaje al geólogo estadounidense John Strong Newberry (1822–1892), gran estudioso de la geología del Devónico de Norteamérica. No tiene un significado griego descriptivo: es un nombre propio convertido en género.

2. Clasificación. Reino Animalia; filo Brachiopoda; clase Rhynchonellata; orden Terebratulida; familia Stringocephalidae. Es pariente cercano de *Stringocephalus*, el enorme braquiópodo guía del Devónico medio, y durante mucho tiempo su material se discutió junto a los géneros *Rensselandia* y *Subrensselandia*.

3. Cuándo vivió. Vivió en el Devónico medio, sobre todo en el Eifeliense y el Givetiense (hace unos 393 a 383 millones de años). El representante más antiguo conocido, *Newberria pygmaea*, procede del Eifeliense temprano de Alaska y fue descrito en 2003 por Boucot y Blodgett.

4. Dónde vivió. Sus fósiles aparecen en rocas marinas de Norteamérica (entre ellas Alaska, en el llamado terreno Farewell, y el este de Estados Unidos) y de Europa. Habitaba mares cálidos y poco profundos que cubrían lo que hoy son continentes muy distintos.

5. Tamaño y peso. Era un braquiópodo de tamaño modesto a mediano para su grupo: las valvas de sus especies suelen medir unos pocos centímetros de ancho. *Newberria pygmaea*, la especie de Alaska, destaca por ser la más pequeña conocida del género. No existe una estimación de peso publicada para el animal en vida. †

6. Anatomía. Poseía dos valvas de calcita, una ventral y una dorsal, unidas por una charnela. La valva ventral terminaba en un pico curvo, rasgo típico de los stringocefálidos. Dentro de la concha guardaba el lofóforo, un órgano con tentáculos ciliados con el que respiraba y filtraba el alimento, sostenido por estructuras calcáreas internas.

7. Armas y defensas naturales. No tenía armas ofensivas. Su defensa era la propia concha dura, que se cerraba con fuerza gracias a los músculos aductores y lo protegía de los depredadores que intentaran abrirla.

8. Sentidos. Lo que la ciencia aún no sabe con detalle: como los braquiópodos actuales, carecía de ojos verdaderos y de cabeza, y probablemente percibía la luz, las vibraciones y los cambios químicos del agua a través de células sensibles del manto y del lofóforo.

9. Cómo se movía. Era un animal sésil: una vez fijado al fondo mediante un pedúnculo carnoso que salía entre las valvas, pasaba su vida adulta en el mismo sitio. Solo las larvas, nadadoras por poco tiempo, se desplazaban con la corriente antes de asentarse.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Era filtrador. Al abrir ligeramente las valvas, los cilios del lofóforo creaban una corriente que atrapaba el plancton y las partículas orgánicas suspendidas en el agua y las llevaba hasta la boca.

11. Comportamiento. Formaba agrupaciones sobre los fondos marinos, a veces en bancos densos junto a otros braquiópodos y a constructores de arrecifes de su época. Su vida era tranquila y estacionaria, dedicada a filtrar sin pausa.

12. Comunicación. No se conoce ninguna forma de comunicación en este género; como en los braquiópodos actuales, lo más probable es que no existiera comunicación entre individuos más allá de respuestas simples a estímulos del entorno.

13. Reproducción y crías. Se infiere, por comparación con los braquiópodos actuales, que liberaba los gametos al agua, donde ocurría la fecundación, y que de los huevos salían larvas planctónicas de vida corta que luego se fijaban al fondo. No hay fósiles directos de sus crías. †

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe: no hay un estudio de longevidad para *Newberria*; los braquiópodos actuales comparables pueden vivir desde unos pocos años hasta varias décadas.

15. Depredadores, rivales y presas. Sus depredadores habrían sido peces devónicos y cefalópodos que recorrían los mismos fondos. Competía por el espacio y el alimento en suspensión con otros braquiópodos, briozoos y corales. No tenía presas: su alimento era el plancton.

16. Adaptaciones. Su concha gruesa y su pico curvo lo anclaban bien en fondos de arrecife y bancos de conchas, y su lofóforo eficiente le permitía alimentarse en aguas con poco alimento disponible.

17. Evolución y parientes vivos. Pertenece al gran linaje de los braquiópodos articulados, que dominaron los mares del Paleozoico. Boucot y Blodgett propusieron en 2003 que *Newberria*, y no *Subrensselandia*, pudo ser el antepasado de los stringocefálidos. Hoy quedan unas pocas centenas de especies de braquiópodos vivas, una sombra de su esplendor devónico.

18. Descubridor del primer fósil. El material de este grupo se conoce desde el siglo XIX, de la mano de los primeros estudios del Devónico norteamericano vinculados a James Hall y a John Strong Newberry, a quien el género honra. La autoría formal del género no pudo confirmarse con seguridad en esta pasada y queda señalada para revisión. †

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. Los ejemplares de referencia de *Newberria pygmaea*

proceden de la caliza Cheeneetnuk de Alaska. Las colecciones de braquiópodos devónicos de museos de historia natural de Estados Unidos y Europa conservan material atribuido a este género, aunque no es una pieza habitual de exposición. †

20. Causa de su desaparición. El género desapareció dentro de la gran crisis del Devónico tardío, que golpeó con especial dureza a los ecosistemas de arrecife y a los braquiópodos de aguas cálidas y someras, su hábitat principal.

21. Debate científico abierto. Sigue abierto si *Newberria* es el antepasado directo de los stringocefálidos o si ese papel corresponde a *Subrensselandia*, y dónde trazar la frontera exacta entre estos géneros, externamente casi idénticos y diferenciados por detalles internos de la valva dorsal.

22. Dato curioso. La especie más antigua del género es también la más pequeña: *Newberria pygmaea*, de Alaska, recibió su nombre precisamente por su talla diminuta, y su hallazgo obligó a replantear el árbol familiar de todo su grupo.

NOTHIA

**Nothia aphylla* Lyon ex El-Saadawy & Lacy, 1979*



Ilustración: Nothia en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL

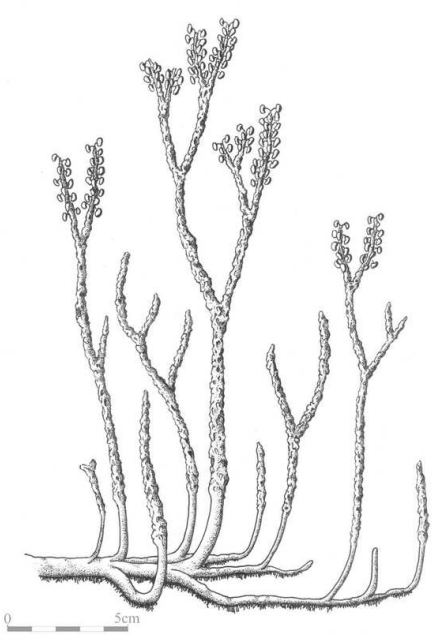


Foto real del fósil: [user:falconaumanni, CC0, vía Wikimedia Commons].

1. Nombre y significado. El epíteto *aphylla* significa «sin hojas», y describe a la perfección a esta planta: tallos desnudos, sin una sola hoja verdadera. El nombre del género, *Nothia*, fue propuesto por A. G. Lyon en 1964 y validado por El-Saadawy y Lacy en 1979.

2. Clasificación. Reino Plantae; plantas vasculares (traqueofitas); grupo de los zosterófilos, parientes primitivos de los licopodios actuales, aunque su posición exacta sigue siendo incierta. Es la única especie de su género: un género con una sola habitante.

3. Cuándo vivió. Vivió en el Devónico temprano, en el Pragiense, hace unos 413 a 411 millones

de años, cuando las plantas terrestres apenas estaban aprendiendo a vivir fuera del agua.

4. Dónde vivió. Solo se conoce del sílex de Rhynie, en Aberdeenshire, Escocia, uno de los yacimientos de plantas fósiles más famosos del mundo. Crecía en suelos arenosos y con materia vegetal en descomposición, en el entorno de manantiales calientes volcánicos.

5. Tamaño y peso. Era una planta pequeña y delicada: los tallos aéreos medían menos de 2,5 mm de diámetro y las reconstrucciones le dan una altura de unos 20 cm. Su peso en vida no se puede calcular con sentido a partir del material fósil. †

6. Anatomía. Tenía dos tipos de tallos: rizomas horizontales subterráneos de hasta 2 mm de diámetro, con una cresta ventral de la que salían rizoides unicelulares que hacían el trabajo de las raíces, y tallos aéreos erectos que se ramificaban en horqueta. Los tallos aéreos estaban cubiertos de pequeñas protuberancias, cada una con un estoma. En las últimas ramificaciones llevaba los esporangios, con forma de riñón, sobre pedúnculos cortos y curvos.

7. Armas y defensas naturales. No tenía espinas ni estructuras duras. Estudios del sílex de Rhynie han señalado grandes tubos bajo la superficie de sus tallos que pudieron contener un líquido disuasorio contra los pequeños artrópodos que intentaran alimentarse de la planta, una hipótesis aún en discusión.

8. Sentidos. Las plantas no tienen sentidos como los animales; *Nothia* respondía a la luz y a la humedad con su crecimiento, como hacen las plantas actuales. Cualquier detalle más fino es algo que la ciencia aún no sabe.

9. Cómo se movía. No se movía: vivía fija al suelo. Su forma de «viajar» era la dispersión de sus esporas, de unas 65 micras de diámetro y con marca trilete, capaces de alejarse con el viento y el agua.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Como planta verde, fabricaba su alimento mediante fotosíntesis. El agua y los nutrientes los absorbía por los rizoides de sus rizomas, en un suelo húmedo junto a los manantiales.

11. Comportamiento. Formaba matorrales bajos y densos, con aspecto de pequeña espesura, creciendo sola o mezclada con otras plantas pioneras de Rhynie como *Rhynia*, *Asteroxylon* y *Horneophyton*.

12. Comunicación. No existe comunicación en el sentido animal. Como en las plantas actuales, su «diálogo» con el entorno era químico y de crecimiento, un terreno en el que para una planta de hace 411 millones de años la ciencia solo puede hacer inferencias generales.

13. Reproducción y crías. Se reproducía por esporas, liberadas por una hendidura longitudinal en el ápice de los esporangios. Su fase gametofita, la generación que producía los gametos, se conoce con el nombre de *Kidstonophyton discoides* y era mucho más pequeña que la planta esporofita.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe: no hay datos sobre cuánto vivía un individuo de *Nothia*; por su tamaño y estructura se considera una planta herbácea de ciclo relativamente corto.

15. Depredadores, rivales y presas. No tenía presas. Sus rivales eran las demás plantas pioneras que competían por la luz y el suelo húmedo, y sus posibles consumidores, los pequeños

artrópodos terrestres y acuáticos del entorno de Rhynie.

16. Adaptaciones. Sus rizomas rastreros con rizoides le permitían extenderse por suelos pobres y mojados, sus estomas repartidos por las protuberancias del tallo regulaban el intercambio de gases, y su tejido conductor central, una protostela, ya movía el agua como en las plantas vasculares verdaderas.

17. Evolución y parientes vivos. Es una de las primeras plantas vasculares mejor descritas del planeta. Sus esporangios laterales con pedúnculo recuerdan a los zosterófilos, el grupo del que descienden los licopodios actuales, como los pequeños *Selaginella* e *Isoetes* de hoy.

18. Descubridor del primer fósil. Sus restos fueron descritos por primera vez por Kidston y Lang en 1920, a partir del sílex de Rhynie, aunque entonces se atribuyeron a *Asteroxylon mackiei*. Lyon reconoció en 1964 que eran una planta distinta y propuso el nombre *Nothia aphylla*, y la descripción completa llegó en 1979, con un estudio muy detallado en 2001.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. Sus fósiles son láminas y secciones del sílex de Rhynie, conservadas en colecciones del Reino Unido, entre ellas las del Museo de Historia Natural de Londres y colecciones geológicas escocesas. Al ser fósiles microscópicos en roca pulida, se estudian sobre todo al microscopio.

20. Causa de su desaparición. *Nothia* solo se conoce de un intervalo breve del Devónico temprano; desapareció del registro cuando cambió el entorno de manantiales de Rhynie y las floras posteriores, con plantas más altas y con hojas, transformaron los ecosistemas terrestres.

21. Debate científico abierto. Su clasificación sigue sin cerrarse: se la ha tratado como zosterófilo, pero combina rasgos de varios grupos primitivos y algunos autores la dejan en posición incierta entre las primeras plantas vasculares. También se debate la función de sus grandes tubos internos.

22. Dato curioso. Es una de las plantas terrestres primitivas mejor conocidas célula a célula gracias a la conservación extraordinaria del sílex de Rhynie, y aun así pasaron 44 años desde su descubrimiento hasta que alguien se dio cuenta de que era una especie distinta.

OBRUCHEVICHTHYS

**Obruchevichthys gracilis* Vorobyeva, 1977*



Ilustración: Obruchevichthys en vida (reconstrucción).

1. Nombre y significado. El género honra al geólogo y explorador ruso Vladímir Obrúchev. El epíteto *gracilis* significa «esbelto» o «delicado», en alusión a su mandíbula larga y fina. Nota de verificación: aunque a veces se le presenta como del Devónico medio, el material tipo es del Devónico tardío (Frasniense) de Letonia. †

2. Clasificación. Reino Animalia; filo Chordata; sarcopterigios; tetrapodomorfos; familia Elginerpetontidae. Junto a *Elginerpeton*, de Escocia, forma el grupo hermano de todos los demás tetrápodos: está en la primera fila de la historia de los animales de cuatro extremidades.

3. Cuándo vivió. Vivió en el Devónico tardío, en el Frasniense, hace unos 382 a 372 millones de años, en los primeros tiempos de los tetrápodos.

4. Dónde vivió. Se conoce de Letonia y del oeste de Rusia (región de Leningrado). Habitaba aguas dulces o salobres de ríos y llanuras deltaicas del continente de Laurusia, junto a una rica fauna de peces devónicos.

5. Tamaño y peso. Del único fósil seguro, fragmentos de mandíbula inferior, se estima un cráneo de unos 40 cm de largo, lo que sugiere un animal de alrededor de un metro o algo más. No existe estimación de peso publicada: con tan poco material, cualquier cifra sería una invención. †

6. Anatomía. Solo se conocen fragmentos de la mandíbula inferior. Era larga, baja y esbelta, con dientes marginales y rasgos que hoy se consideran propios de los tetrápodos y no de los peces de aletas lobuladas. No se conoce ni una sola extremidad, vértebra o hueso de la cintura de este animal.

7. Armas y defensas naturales. Su única «arma» documentada es la dentadura de la mandíbula, apta para atrapar presas pequeñas. De defensas no se conserva evidencia alguna.

8. Sentidos. Lo que la ciencia aún no sabe: no se conserva el cráneo completo ni los canales

sensoriales, así que sus sentidos solo pueden imaginarse por comparación con *Elginerpeton* y con los primeros tetrápodos mejor conocidos.

9. Cómo se movía. Lo que la ciencia aún no sabe: sin extremidades ni columna conocidas, no se puede afirmar si nadaba como un pez, si se apoyaba en el fondo o si podía asomarse fuera del agua. La reconstrucción de esta ficha es, en ese punto, una aproximación basada en sus parientes.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Por la forma esbelta de la mandíbula y sus dientes, se interpreta como un depredador acuático de peces pequeños y otros animales de su entorno fluvial, aunque no hay contenido estomacal ni presas asociadas que lo confirmen directamente.

11. Comportamiento. Lo que la ciencia aún no sabe: de un solo tipo de resto fósil no puede deducirse si vivía solo, en grupo o con algún comportamiento particular.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe: no existe evidencia fósil alguna sobre comunicación en este género.

13. Reproducción y crías. Lo que la ciencia aún no sabe: no se conocen huevos, juveniles ni ningún resto que informe sobre su reproducción; se asume, por su posición evolutiva, una reproducción acuática parecida a la de los primeros tetrápodos.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe: no hay anillos de crecimiento ni series de ejemplares que permitan estimar cuánto vivía.

15. Depredadores, rivales y presas. Compartía sus ríos con placodermos, peces pulmonados, acantodios y peces de aletas lobuladas, que pudieron ser a la vez sus presas y sus rivales. Un animal de su tamaño también pudo caer a manos de depredadores acuáticos mayores de la época.

16. Adaptaciones. Su rasgo clave no es una adaptación visible, sino evolutiva: su mandíbula ya muestra el patrón de los tetrápodos, una pista de que la transición del agua a la tierra estaba en marcha en la cabeza antes de que se conservaran las primeras extremidades.

17. Evolución y parientes vivos. Es, junto a *Elginerpeton*, el tetrápodo troncal más antiguo conocido por fósiles corporales. Todos los vertebrados terrestres actuales, incluidos los seres humanos, descienden del mismo gran tronco evolutivo al que esta mandíbula pertenece.

18. Descubridor del primer fósil. La mandíbula fue descrita en 1977 por la paleontóloga Elena Vorobyeva, que la interpretó inicialmente como un pez de aletas lobuladas. En 1991, Per Ahlberg demostró que sus rasgos eran los de un tetrápodo primitivo, y el fósil cambió de identidad sin moverse de su cajón.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. El material tipo se conserva en colecciones paleontológicas vinculadas a los institutos de Moscú y de Letonia que estudiaron la fauna devónica báltica. Es una pieza de estudio científico, no una estrella habitual de exposición. †

20. Causa de su desaparición. Su linaje, el de los elginerpetóntidos, no superó el Devónico tardío, un periodo marcado por crisis ambientales que afectaron sobre todo a los ecosistemas marinos y de aguas someras.

21. Debate científico abierto. Recientemente se ha revisado el material ruso atribuido a este género y parte de él se ha separado como un género nuevo, *Weberepeton*, de modo que el

contenido exacto de *Obruchevichthys* sigue en revisión. También se debate si tenía extremidades verdaderas o aún aletas.

22. Dato curioso. Es uno de los tetrápodos más antiguos conocidos y, a la vez, uno de los más incompletos: toda su fama descansa sobre fragmentos de una sola mandíbula que primero pasaron por pez.

ODONTOCHILE

**Odontochile hausmanni* (Brongniart, 1822)*



Ilustración: Odontochile en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL



Foto real del fósil: [Ghedoghedo, CC BY-SA 3.0].

1. Nombre y significado. El nombre combina raíces griegas asociadas a los dientes y al borde, en referencia a los márgenes dentados de su caparazón. La especie tipo, *O. hausmanni*, fue descrita originalmente por Brongniart en 1822 dentro de otro género, y Hawle y Corda crearon *Odontochile* en 1847.

2. Clasificación. Reino Animalia; filo Arthropoda; clase Trilobita; orden Phacopida; familia Dalmanitidae. Es uno de los dalmanítidos más conocidos, el grupo de trilobites de ojos grandes y caparazón ornamentado del Silúrico y el Devónico.

3. Cuándo vivió. El género vivió desde finales del Silúrico hasta el Devónico, con su esplendor en el Devónico temprano y medio, hace unos 414 a 391 millones de años según la síntesis de su registro.

4. Dónde vivió. Era un género de amplia distribución: sus fósiles aparecen en China, Australia, Estados Unidos, Argelia, Canadá, la República Checa, Francia, Alemania, Kazajistán, Marruecos y España, entre otros lugares. Vivía en mares cálidos y someros de varios continentes paleozoicos.

5. Tamaño y peso. Era un trilobite grande para lo habitual: los ejemplares comunes miden de 5 a 13 cm de largo, con individuos documentados de 7,3 cm medidos a lo largo del eje, y piezas excepcionales aún mayores. Su peso en vida no se ha estimado de forma publicada. †

6. Anatomía. Tenía el cuerpo ovalado y alargado, dividido en cefalón, tórax articulado y pigidio. El cefalón llevaba una glabela prominente, grandes ojos compuestos y espinas genales que se prolongaban hacia atrás con elegancia. El tórax, de muchos segmentos finamente articulados, le permitía cierta flexión del cuerpo.

7. Armas y defensas naturales. Su defensa era el exoesqueleto mineralizado, reforzado con espinas en las mejillas y en el pigidio. Como otros trilobites facópidos, pudo enrollarse al menos parcialmente para proteger la cara ventral blanda.

8. Sentidos. Destacaba por la vista: sus ojos compuestos, grandes y elevados, le daban un amplio campo visual sobre el fondo marino. Las antenas, conservadas solo en casos excepcionales en trilobites, le habrían servido para explorar el sedimento por tacto y por señales químicas.

9. Cómo se movía. Era un caminante activo del fondo: se le clasifica como epifauna móvil y rápida para un trilobite, desplazándose sobre sus numerosas patas articuladas en busca de alimento entre el sedimento.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Era detritívoro: se alimentaba de la materia orgánica depositada en el fondo, que recogía y procesaba al avanzar sobre el sedimento, un modo de vida parecido al de un pequeño recolector del lecho marino.

11. Comportamiento. Recorría los fondos someros en su actividad diaria de búsqueda de alimento. No hay evidencia de vida social; los hallazgos suelen ser individuos aislados o mudas abandonadas tras el crecimiento.

12. Comunicación. No se conoce comunicación en los trilobites. Su mundo era sobre todo visual y químico, y cualquier interacción entre individuos es algo que la ciencia aún no sabe.

13. Reproducción y crías. Como los demás trilobites, se reproducía con huevos de los que salían larvas diminutas, las protaspis, que crecían añadiendo segmentos en sucesivas mudas. No se conoce una serie de crecimiento completa específica de este género. †

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe: no existe una estimación directa para *Odontochile*; por comparación con artrópodos marinos actuales y con el número de mudas de los trilobites, se supone una vida de varios años.

15. Depredadores, rivales y presas. Estaba en el menú de cefalópodos, peces primitivos y grandes artrópodos marinos de su época. Sus «presas» no eran animales, sino los detritos orgánicos del fondo, por los que competía con otros organismos detritívoros.

16. Adaptaciones. Sus grandes ojos, su caparazón articulado y sus espinas posteriores forman un

conjunto pensado para la vida activa en fondos iluminados: ver lejos, moverse con agilidad y resultar difícil de tragar.

17. Evolución y parientes vivos. Los trilobites no tienen descendientes directos: el grupo entero desapareció al final del Pérmico. Sus parientes vivos más cercanos, en sentido amplio, son los demás artrópodos, incluidos los cangrejos herradura, las arañas y los crustáceos actuales.

18. Descubridor del primer fósil. La especie tipo fue descrita por Alexandre Brongniart en 1822, en los albores de la paleontología de trilobites, y el género fue establecido por Hawle y Corda en 1847 a partir del material clásico de Bohemia.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. El Museo Nacional de Praga conserva ejemplares clásicos checos, como *Odontochile cristata*, y los ejemplares marroquíes de Hamar Laghdad son célebres en colecciones de todo el mundo por su conservación y su tamaño.

20. Causa de su desaparición. El género no sobrevivió al Devónico: las crisis del Devónico tardío, que golpearon los mares someros y los arrecifes, fueron reduciendo a los grandes trilobites facópidos hasta hacerlos desaparecer mucho antes del final de los trilobites como grupo.

21. Debate científico abierto. La frontera entre *Odontochile* y el género muy próximo *Zlichovaspis* sigue discutiéndose: muchas piezas de Marruecos se venden y se publican bajo ambos nombres, y la lista de especies válidas del género continúa en revisión.

22. Dato curioso. Algunos ejemplares de este género se encuentran entre los trilobites devónicos más grandes y vistosos que existen, con las espinas de las mejillas extendidas hacia atrás como dos sables curvos.

ONCHUS

**Onchus* Agassiz, 1837*



Ilustración: Onchus en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL



Foto real del fósil: [Agassiz, 1837, CC BY-SA 4.0, vía Wikimedia Commons].

1. Nombre y significado. El nombre procede del griego *onkos*, «gancho» o «masa», y hace referencia a las espinas robustas y curvadas que son su único resto conocido. Louis Agassiz lo estableció en 1837, en su obra monumental sobre los peces fósiles.

2. Clasificación. Reino Animalia; filo Chordata; peces con mandíbulas primitivos. Su afinidad está debatida: se le ha tratado como acantodio (los llamados «tiburones espinosos») y como condrictio troncal emparentado con los tiburones. Hoy se le considera sobre todo un género de forma, basado en espinas aisladas.

3. Cuándo vivió. Su registro va del Silúrico al Devónico, hace aproximadamente 435 a 380 millones de años según las distintas especies atribuidas, uno de los rangos más largos entre los peces definidos por espinas.

4. Dónde vivió. Las espinas atribuidas a *Onchus* aparecen en los bordes del Viejo Mundo paleozoico: Gran Bretaña (las capas de Ludlow y el Old Red Sandstone), Escandinavia, la región báltica, Europa del Este y Norteamérica, en mares someros y en ambientes de transición a ríos.

5. Tamaño y peso. Lo que la ciencia aún no sabe: solo se conocen espinas aisladas, algunas de unos 9 cm de longitud incluso incompletas, como las de *Onchus murchisoni*. Sin cuerpo conservado, el tamaño total del animal y su peso no pueden calcularse sin inventar datos. †

6. Anatomía. Lo único conocido con certeza es la espina: una estructura ósea alargada, con costillas longitudinales y base de inserción en la piel, del tipo que los acantodios y los primeros condrictios llevaban delante de las aletas. Todo lo demás —el cuerpo, las aletas, la cabeza— no se ha conservado asociado a estas espinas.

7. Armas y defensas naturales. Las espinas eran su defensa: erectas delante de las aletas, hacían al pez más difícil de tragar y disuadían a depredadores de mayor tamaño, igual que las espinas dorsales de algunos tiburones actuales.

8. Sentidos. Lo que la ciencia aún no sabe: sin cráneo ni canales sensoriales asociados, no existe evidencia directa sobre sus sentidos.

9. Cómo se movía. Lo que la ciencia aún no sabe en sentido estricto: por comparación con los peces espinosos de su época se reconstruye como un nadador activo de cuerpo fusiforme, pero ningún fósil de *Onchus* conserva el cuerpo que permitiría afirmarlo.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Lo que la ciencia aún no sabe: no se conocen dientes ni mandíbulas atribuibles con seguridad al mismo animal que llevaba estas espinas, así que su dieta es desconocida. La ilustración de esta ficha muestra un pez pequeño genérico a modo de hipótesis visual, no un dato. †

11. Comportamiento. Lo que la ciencia aún no sabe: las espinas aisladas no conservan información sobre su comportamiento.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe: no existe ninguna evidencia al respecto.

13. Reproducción y crías. Lo que la ciencia aún no sabe: no se conocen huevos ni juveniles; por su posición entre los primeros peces con mandíbulas, su reproducción se infiere solo de forma muy general a partir de sus parientes mejor conocidos.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe: una espina suelta no guarda un calendario de la vida del animal.

15. Depredadores, rivales y presas. Vivía en mares con grandes depredadores sin mandíbulas acorazados primero y con peces con mandíbulas cada vez mayores después; sus espinas apuntan a una presión constante de depredación. Sus presas, si las tuvo como depredador, no están documentadas. †

16. Adaptaciones. Su única adaptación demostrable es la espina misma: ligera, resistente, con surcos que la aligeraban sin debilitarla, y diseñada para quedar firmemente anclada en la piel del animal.

17. Evolución y parientes vivos. Si su afinidad condrictia se confirma, estaría en el tronco del que descienden los tiburones, las rayas y las quimeras actuales. Si era un acantodio, formaría parte del grupo que hoy se considera, en gran medida, el grado primitivo de esos mismos condrictios.

18. Descubridor del primer fósil. Las espinas fueron descritas por Louis Agassiz en 1837 y 1845 a partir de material británico, entre ellos ejemplares de la región de Ludlow y Ledbury reunidos por coleccionistas como J. E. Lee y asociados al círculo de Roderick Murchison, a quien honra la especie *O. murchisoni*.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. Los ejemplares históricos británicos se conservan en el Museo de Historia Natural de Londres. Las espinas de *Onchus* son piezas de estudio más que de exposición, y parte del material tipo original se considera perdido. †

20. Causa de su desaparición. Al ser un género definido por espinas, su «desaparición» del registro puede reflejar tanto una extinción real de los peces que las llevaban como cambios en la clasificación: muchas espinas antes llamadas *Onchus* se han reasignado a otros géneros como *Ctenacanthus* o *Amelacanthus*.

21. Debate científico abierto. Es uno de los debates clásicos de la paleontología de peces: ¿a qué animal pertenecían estas espinas? Sin un solo cuerpo articulado asociado, la identidad de *Onchus* sigue abierta, y parte de su material histórico pudo pertenecer incluso a animales distintos entre sí.

22. Dato curioso. Algunas espinas de *Onchus murchisoni* miden, aun incompletas, más del doble que la espina dorsal mayor de un tiburón espinoso actual: el dueño de esa espina no era, desde luego, un pez diminuto.

ONYCHODUS

**Onychodus sigmoides* Newberry, 1857*



Ilustración: Onychodus en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL



Foto real del fósil: [James St. John, CC BY 2.0].

1. Nombre y significado. Su nombre viene del griego y significa «diente en garra», la descripción perfecta de su rasgo estrella: unos colmillos curvos como garras montados en espirales en la parte delantera de la mandíbula. La especie tipo, *O. sigmoides*, alude a la forma de «S» (sigmoide) de esos colmillos.

2. Clasificación. Reino Animalia; filo Chordata; clase Sarcopterygii (peces de aletas lobuladas); orden Onychodontiformes; familia Onychodontidae, de la que es el género tipo. Ocupa una posición basal entre los peces óseos, fuera del gran grupo que une a celacantos, peces pulmonados y tetrápodos.

3. Cuándo vivió. Vivió durante el Devónico, del Eifeliense al Fameniense, hace unos 397 a 374 millones de años, en el apogeo de la era de los peces.

4. Dónde vivió. Tuvo una distribución casi mundial para su época: Ohio y Nueva York en Estados Unidos, Canadá, Inglaterra, Alemania, Noruega (Spitsbergen), Irán y Australia. El ejemplar mejor conservado procede de la Formación Gogo, en Australia Occidental, un antiguo arrecife tropical.

5. Tamaño y peso. Medía de 2 a 4 metros de largo según la especie: *O. sigmoides* rondaba los 3 metros y fue el mayor pez óseo conocido del Devónico medio, y una mandíbula de Ohio sugiere individuos de hasta 4 metros. En cambio, el ejemplar completo de *O. jandemarrai* medía solo 47 cm, con una cabeza de 10 cm. No hay estimaciones de peso publicadas. †

6. Anatomía. Su cráneo era muy cinético, con los huesos unidos de forma laxa por cartílago y tejido blando. La mandíbula superior llevaba unos 30 dientes que decrecían hacia atrás. El cuerpo, de sección ovalada, estaba cubierto de escamas cicloides solapadas, de 5 a 22 mm, y una serie de poros laterales formaba un sistema sensorial. La aleta caudal era casi simétrica y muy flexible, y una segunda aleta dorsal larga recorría la mitad posterior del cuerpo.

7. Armas y defensas naturales. Su arma era inconfundible: un par de espirales dentales parasinfisarias retráctiles en el frente de la mandíbula inferior, con colmillos como dagas (seis en los juveniles, tres grandes en los adultos) que se alojaban en cavidades profundas del paladar y se proyectaban hacia fuera al levantar la cabeza.

8. Sentidos. Los poros sensoriales repartidos por los flancos le permitían detectar presas y orientarse en espacios estrechos del arrecife, un complemento útil para un depredador de emboscada, además de la vista.

9. Cómo se movía. Era un animal pelágico y a la vez de fondo: la potente aleta dorsal posterior le daba aceleración para el ataque, y sus fuertes aletas pectorales lobuladas le permitían «caminar» apoyado entre las colonias de coral en busca de escondite, según la interpretación de John A. Long.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Era un depredador de emboscada: esperaba oculto en el arrecife y se lanzaba sobre los peces que pasaban. La prueba más espectacular es un ejemplar australiano conservado con un pez placodermo de la mitad de su tamaño atravesado en la garganta: su última comida fue demasiado grande. †

11. Comportamiento. Todo apunta a un cazador solitario y paciente, fiel a un escondite entre corales, con ataques explosivos de corta distancia, un estilo de vida comparable al de las morenas y los meros actuales.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe: no hay evidencia de comunicación acústica ni visual en este género; su mundo social, si lo tuvo, no dejó registro fósil.

13. Reproducción y crías. Se conocen juveniles, reconocibles porque su espiral dental llevaba seis colmillos en lugar de los tres grandes del adulto: al crecer, el armamento se hacía menor en número y mayor en tamaño. No se conocen huevos ni zonas de cría.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe: no existe un estudio de edad y crecimiento para *Onychodus*; un pez de 3 metros de crecimiento lento habría vivido previsiblemente muchos años, pero es una inferencia, no un dato. †

15. Depredadores, rivales y presas. Cazaba peces de arrecife, incluidos placodermos, como demuestra el fósil de Gogo. A su vez, compartía el mar con gigantes como *Dunkleosteus*, frente a los que incluso este depredador de 3 metros pasaba a ser una presa potencial.

16. Adaptaciones. El mecanismo de colmillos retráctiles es único entre los vertebrados: la articulación totalmente cartilaginosa de su mandíbula, sin pieza intermedia entre ambos lados, permitía que las dos mitades se movieran lateralmente y que las espirales encajaran con precisión en el paladar al cerrar la boca.

17. Evolución y parientes vivos. Es un sarcopterigio basal, emparentado a distancia con los celacantos y los peces pulmonados actuales. Curiosamente, las especies tipo originales de Newberry, que se creían perdidas, fueron redescubiertas en 2023–2024 en una colección del siglo XIX, y el nuevo estudio concluyó que *O. hopkinsi* es en realidad la misma especie que *O. sigmoides*.

18. Descubridor del primer fósil. John Strong Newberry describió el género en 1857 a partir de dientes dispersos de Ohio, ilustrados en parte por Grove Karl Gilbert. La especie mejor conocida, *O. jandemarrai*, fue descrita en 2006 por Mahala Andrews, John Long, Per Ahlberg, Ken Campbell y Richard Barwick a partir del material de Gogo.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. El cráneo holotipo de *O. jandemarrai*, de la Formación Gogo, es la pieza estrella del género. Material histórico de Newberry se conserva en el Museo Americano de Historia Natural de Nueva York y en el Museo Geológico Orton de la Universidad Estatal de Ohio.

20. Causa de su desaparición. El género se extingue dentro del Devónico, sin superar las crisis del Devónico tardío que transformaron los arrecifes tropicales que eran su coto de caza.

21. Debate científico abierto. Se debate su posición exacta en el árbol de los sarcopterigios —muy cercana a *Psarolepis*, el pez óseo primitivo de China— y cuántas de las especies nombradas por dientes aislados son realmente válidas, un problema que el redescubrimiento de los tipos de Newberry acaba de reabrir.

22. Dato curioso. Su nombre australiano más famoso, *jandemarrai*, no viene del latín ni del griego: honra a Jandamarra, un guerrero aborigen bunuba que vivió en la misma región de Kimberley donde apareció el fósil.

ORODUS

**Orodus* Agassiz, 1838*



Ilustración: Orodus en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL



Foto real del fósil: [Jonathan Chen, CC BY-SA 4.0].

1. Nombre y significado. Su nombre une dos palabras griegas: *oraíos*, «bello», y *odoús*, «diente»: el «diente bello». No es un capricho: sus dientes bajos, redondeados y cubiertos de crestas ornamentales son su rasgo más reconocible y casi lo único que se conoce de la mayoría de sus especies.

2. Clasificación. Reino Animalia; filo Chordata; clase Chondrichthyes (peces cartilaginosos); subclase Holocephali; orden Orodontiformes; familia Orodontidae, que según Ginter y colaboradores (2010) tiene en *Orodus* a su único miembro. Sus parientes vivos más cercanos

serían las quimeras actuales.

3. Cuándo vivió. Vivió desde el Devónico tardío hasta el Carbonífero tardío, hace aproximadamente 375 a 307 millones de años: es uno de los géneros de este libro que sobrevivió al final del Devónico y prosperó en el periodo siguiente.

4. Dónde vivió. Sus fósiles se conocen de Europa, Asia y Norteamérica, en mares cálidos y someros. Las dos especies conocidas por el cuerpo completo, *O. greggi* y *O. micropterygius*, proceden del Carbonífero de Norteamérica.

5. Tamaño y peso. *Orodus micropterygius* medía alrededor de 1 metro y *O. greggi* entre 2 y 4 metros. La especie mayor, *O. ramosus*, solo se conoce por dientes de unos 11 cm de ancho: escalar esos dientes a cuerpo completo daría 12 a 15 metros, una cifra que los estudios recientes consideran desproporcionada y poco fiable, y debe leerse como advertencia, no como dato. No hay estimaciones de peso publicadas. †

6. Anatomía. Los ejemplares con cuerpo muestran un pez de silueta parecida a un tiburón, con aletas pectorales sorprendentemente pequeñas y aletas dorsales sin espinas. La forma de los dientes variaba según su posición en la boca, un caso claro de heterodoncia.

7. Armas y defensas naturales. No tenía espinas ni armamento defensivo conocido. Su especialidad no era defenderse ni perseguir: era su dentición trituradora, una batería de dientes bajos y redondeados diseñada para aplastar presas de caparazón duro.

8. Sentidos. Lo que la ciencia aún no sabe en detalle: no se ha descrito un sistema sensorial específico para el género, más allá de lo esperable en un condrictio de su época, con buena detección química y de vibraciones en el agua.

9. Cómo se movía. Nadaba con ondulaciones del cuerpo como un tiburón de fondo, y sus pequeñas aletas pectorales sugieren que no era un nadador de persecución, sino un visitante pausado de los fondos donde se alimentaba.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Era durófago: se alimentaba de animales con concha o caparazón —braquiópodos, moluscos y otros invertebrados del fondo— que aplastaba entre sus dientes bajos y estriados, como hoy hacen algunas rayas y quimeras.

11. Comportamiento. Se infiere un animal de hábitos bentónicos o cercanos al fondo, tranquilo y metódico, recorriendo los fondos someros en busca de presas duras. No hay evidencia de vida en grupo.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe: no existe registro alguno de comunicación en este género.

13. Reproducción y crías. Lo que la ciencia aún no sabe: no se conocen huevos ni juveniles atribuidos con seguridad. Por su parentesco con los holocéfalos, se supone una reproducción con huevos en cápsula como la de las quimeras actuales, pero es una inferencia. †

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe: no hay estudios de crecimiento ni de longevidad para *Orodus*.

15. Depredadores, rivales y presas. Sus presas eran los invertebrados acorazados del fondo. Como rivales y posibles depredadores tuvo a los numerosos tiburones y peces cartilaginosos del Carbonífero, la gran época dorada de su grupo.

16. Adaptaciones. Su gran adaptación es dental: coronas bajas, redondeadas y con crestas, hechas de dentina tubular, ideales para una dieta dura y abrasiva sin romperse, y renovadas de forma continua como en sus parientes actuales.

17. Evolución y parientes vivos. Pertenece a los orodontiformes, un grupo que la propia literatura describe como probablemente artificial, es decir, una agrupación práctica de formas parecidas más que una familia natural cerrada. Dentro de los condrictios, su rama es la de los holocéfalos, hoy representada por las quimeras o «tiburones fantasma».

18. Descubridor del primer fósil. Louis Agassiz estableció el género en 1838 a partir de dientes fósiles, en el marco de sus *Recherches sur les poissons fossiles*, la obra que fundó el estudio de los peces extinguidos.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. El ejemplar con cuerpo de *Orodus greggi* del Museo Field de Historia Natural de Chicago (espécimen FMNH PF 2201) es la pieza de referencia del género, junto a los dientes de *O. ramosus* conservados en colecciones europeas.

20. Causa de su desaparición. El género dejó de existir dentro del Carbonífero, antes del final de ese periodo, en un contexto de cambios de los mares someros y de una competencia creciente entre los propios peces cartilaginosos, que vivían su máxima diversificación.

21. Debate científico abierto. Dos debates siguen vivos: si los orodontiformes forman un grupo natural o un cajón artificial, y cuántas de las muchas especies históricas de *Orodus*, nombradas solo por dientes, son válidas; varias ya se han declarado no relacionadas con los verdaderos orodóntidos.

22. Dato curioso. Es el «diente bello» con el cuerpo casi desconocido: de un género presente en tres continentes durante casi 70 millones de años, solo dos especies conservan algo más que la dentadura.

OTZINACHSONIA

**Otzinachsonia beerboweri* Cressler & Pfefferkorn, 2005*



Ilustración: Otzinachsonia en vida (reconstrucción).

1. Nombre y significado. Nota de verificación importante: el encargo de esta ficha situaba el género en Sudáfrica, pero la fuente primaria que lo describe lo sitúa en Pensilvania, Estados Unidos; no se localizó ningún *Otzinachsonia* sudafricano. El género fue creado por Walt Cressler y Hermann Pfefferkorn en 2005, y la especie *beerboweri* honra a James R. Beerbower, estudioso de los ecosistemas del Devónico tardío. †

2. Clasificación. Reino Plantae; licofitas; orden Isoetales. Es una licopsida isoetal, el linaje de plantas con base bulbosa y lobulada del que hoy sobrevive el modesto *Isoetes*, la hierba de laguna. Precisamente esa base, el rizomorfo, es lo que la hace científicamente valiosa.

3. Cuándo vivió. Vivió en el Devónico tardío, en el Fameniense, hace unos 372 a 359 millones de años, en los primeros bosques verdaderos del planeta.

4. Dónde vivió. Se conoce de Red Hill, en el condado de Clinton, Pensilvania, Estados Unidos, en el miembro Duncannon de la Formación Catskill. Crecía al borde de charcas de llanura de inundación, con la base sumergida al menos parte del año, dentro de una flora dominada por el árbol progimnospermo *Archaeopteris* y por *Rhacophyton*.

5. Tamaño y peso. Solo se conservan las porciones bajas de la planta: bases lobuladas con raicillas, por lo que la altura total y el peso del organismo completo son algo que la ciencia aún no sabe. La ilustración de esta ficha reconstruye la parte aérea de forma prudente y modesta, por comparación con otros isoetales primitivos. †

6. Anatomía. Lo conocido es inconfundible: la parte inferior del tallo y una base (rizomorfo) dividida en lóbulos separados por surcos, con raicillas todavía unidas y las cicatrices redondeadas que dejaban las raicillas al desprenderse. Ese patrón de «lóbulos y surcos» es la firma de los isoetales.

7. Armas y defensas naturales. No tenía defensas estructurales conocidas: era una planta herbácea de orilla, sin espinas ni madera protectora en la parte conservada.

8. Sentidos. Las plantas no tienen sentidos animales; respondía a la luz, al agua y a la gravedad con su crecimiento, como sus parientes actuales. Nada más puede afirmarse desde el fósil.

9. Cómo se movía. No se movía: vivía anclada por sus raicillas en el fango de la orilla. Su dispersión corría a cargo de las esporas, producidas en la base fértil propia de las licopsidas.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Fabricaba su alimento con la fotosíntesis y tomaba el agua y los nutrientes por las raicillas de su base lobulada, hundida en un sustrato fino y encharcado, de muy bajo nivel de energía, que es lo que permitió su conservación tan delicada.

11. Comportamiento. Formaba parte del sotobosque herbáceo de las primeras riberas boscosas: mientras *Archaeopteris* levantaba el dosel, plantas como esta ocupaban el suelo húmedo de las orillas, un papel ecológico que hoy desempeñan sus parientes *Isoetes* en lagunas de todo el mundo.

12. Comunicación. No existe comunicación en sentido animal; su interacción con el entorno era la propia de una planta: química, crecimiento y reproducción por esporas.

13. Reproducción y crías. Como licopsida isoetal, se reproduciría por esporas producidas en esporangios asociados a las bases de las hojas-esporofilos, el sistema que define a su orden y que en *Isoetes* actual produce dos tipos de esporas. En *Otzinachsonia* los esporangios no se han conservado, así que ese apartado es una inferencia razonada, no un dato directo. †

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe: no hay datos sobre la longevidad de un individuo; su estructura herbácea sugiere una planta perenne de orilla que rebrotaba de su base lobulada temporada tras temporada, pero no está demostrado.

15. Depredadores, rivales y presas. No tenía presas. Sus rivales eran las demás plantas de la llanura de inundación, que competían por la luz bajo *Archaeopteris*, y sus posibles consumidores, los primeros animales terrestres y semiacuáticos del entorno de Red Hill, el mismo yacimiento famoso por sus tetrápodos primitivos.

16. Adaptaciones. Su gran adaptación es el rizomorfo lobulado: un órgano de anclaje y absorción pensado para suelos blandos y anegados, que le permitía vivir con la base bajo el agua parte del año sin perder su posición en la orilla.

17. Evolución y parientes vivos. Es una prueba temprana y directa de que el plan corporal isoetal —base con lóbulos y surcos— ya existía en el Devónico tardío, mucho antes de lo que se documentaba con seguridad. Su pariente vivo es *Isoetes*, que hoy crece discreto en lagunas y charcas temporales de todos los continentes.

18. Descubridor del primer fósil. Los fósiles fueron descritos en 2005 por Walt L. Cressler y Hermann W. Pfefferkorn en el *American Journal of Botany*, a partir de compresiones e impresiones recogidas en Red Hill, Pensilvania.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. El material tipo procede de una lente de limolita gris oscura de apenas un metro de espesor en Red Hill, conservada con las raicillas intactas porque el depósito era tan tranquilo que la planta apenas se movió tras quedar enterrada. Se guarda en las colecciones científicas vinculadas a sus descriptores y al estudio del yacimiento. †

20. Causa de su desaparición. Dejó de existir dentro de los cambios del final del Devónico que afectaron a los ecosistemas fluviales y a las primeras comunidades forestales, aunque con un registro de un solo yacimiento es imposible señalar una causa concreta: puede que simplemente no se haya conservado en ningún otro sitio.

21. Debate científico abierto. Su propio papel en la historia es el debate: demostrar que el rizomorfo isoetal ya existía en el Fameniense adelanta el origen de todo un linaje de plantas, y futuras revisiones deberán confirmar si formas parecidas de otros yacimientos pertenecen al mismo género o a parientes distintos.

22. Dato curioso. Es una planta que hizo historia por su base: ni flores, ni hojas espectaculares —sus fósiles son tallos bajos con una base hinchada y llena de raicillas— y, aun así, ese humilde bulbo cambió la fecha de nacimiento conocida de todo un grupo de plantas que aún vive hoy.

PACHYPORA

**Pachypora lamellicornis* Lindström, 1874*



Ilustración: Pachypora en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL



Foto real del fósil: [Mai Seppel, CC BY-SA 4.0].

1. Nombre y significado. *Pachypora* significa, en griego, «poro grueso»: sus coralitos tienen las paredes extraordinariamente engrosadas por capas de tejido esquelético (esclerenquima), y ese grosor es su seña de identidad. Lindström lo fundó en 1874 para una especie silúrica de Gotland, *P. lamellicornis*, pero el género se hizo muy conocido en los arrecifes devónicos. †

2. Clasificación. Cnidario antozoo, orden Tabulata (corales tabulados, hoy desaparecidos), familia Favositidae según la Paleobiology Database. Es pariente de *Favosites* y de *Thamnopora*, con el que ha llegado a considerarse sinónimo (ver sección 21).

3. Cuándo vivió. Su registro va del Silúrico al Devónico (en torno a 433–359 millones de años según la Paleobiology Database), con gran abundancia en el Devónico medio, cuando los arrecifes de tabulados y estromatopóridos alcanzaron su máximo esplendor.

4. Dónde vivió. Mares tropicales someros de todo el mundo paleozoico: Gotland (Suecia), el Eifel (Alemania), Ontario y Michigan (Norteamérica), Queensland (Australia) y muchos otros puntos. Formaba colonias ramificadas —como pequeños cuernos de ciervo de piedra— o láminas sobre el fondo arrecifal.

5. Tamaño y peso. Las colonias ramificadas medían centímetros a decenas de centímetros: las ramas de especies como *P. cervicornis* alcanzaban unos 2 cm de diámetro y se dividían una y otra vez. El peso de una colonia viva no se ha calculado de forma verificada.

6. Anatomía. La colonia (corallum) se compone de cientos de coralitos tubulares poligonales que divergen desde el eje de la rama y se abren en la superficie en pequeños cálices. Las paredes están dilatadas por esclerenquima laminado que aumenta hacia la boca, los septos son obsoletos o espinas diminutas, las tábulas (pisos internos) son escasas y los poros murales, que conectaban unos pólipos con otros, son pocos, grandes e irregulares.

7. Armas y defensas naturales. Como otros corales, sus pólipos dispondrían de células urticantes para defenderse y capturar alimento, aunque el tejido blando nunca se fosiliza y esto se infiere de sus parientes vivos. Su defensa principal era el esqueleto calcáreo grueso y el crecimiento colonial.

8. Sentidos. Lo que la ciencia aún no sabe en detalle. Los pólipos de los corales actuales responden a la luz y al contacto con receptores sencillos repartidos por el tejido, sin ojos ni órganos especializados, y se supone algo parecido para *Pachypora*.

9. Cómo se movía. No se movía: era un animal sésil, fijo al fondo desde su fase larvaria. Solo la larva plánula, en su breve vida libre, se desplazaba con las corrientes antes de asentarse y fundar una colonia nueva.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Se alimentaba de plancton y partículas en suspensión que los pólipos capturaban con sus tentáculos y llevaban a la boca. Estudios isotópicos recientes en tabulados del Devónico medio sugieren que algunos pudieron albergar simbiontes fotosintéticos, como muchos corales actuales, aunque no se ha demostrado específicamente en *Pachypora*.

11. Comportamiento. Vivía en colonias densas que competían por el espacio del arrecife con esponjas estromatopóridas, otros corales y briozoos. Sus ramas ofrecían refugio a pequeños animales del arrecife.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe. Los poros murales conectaban físicamente los tejidos de los pólipos vecinos, lo que permitía a la colonia responder como un solo organismo ante un daño o un estímulo, como ocurre en los corales actuales.

13. Reproducción y crías. Se reproducía como los corales actuales: liberando gametos al agua, de donde salía una larva nadadora, y también por gemación, añadiendo coralitos nuevos dentro de la propia colonia, que es como la colonia crecía.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe para el género. Las colonias de corales tabulados crecían temporada a temporada y podían mantenerse vivas muchos años mientras el arrecife prosperara.

15. Depredadores, rivales y presas. Sus presas eran el plancton. Sus rivales eran los demás constructores del arrecife, que le disputaban luz y espacio. Entre sus posibles depredadores estarían peces y otros animales capaces de ramonear pólipos, aunque no hay evidencia directa para este género.

16. Adaptaciones. Las paredes engrosadas por capas de esclerenquima daban a sus ramas una resistencia mecánica notable en aguas agitadas de arrecife, y los grandes poros murales mantenían la colonia bien comunicada por dentro.

17. Evolución y parientes vivos. Los tabulados fueron, junto a los rugosos, los grandes corales del Paleozoico, y desaparecieron por completo al final del Pérmico. No dejaron descendientes directos: los corales arrecifales actuales (escleractinios) surgieron después, de antepasados de cuerpo blando emparentados.

18. Descubridor del primer fósil. El género fue fundado por Gustaf Lindström en 1874 a partir de material silúrico de Visby, en Gotland (Suecia). Henry Alleyne Nicholson lo estudió a fondo en su monografía clásica sobre los corales tabulados del Paleozoico.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. Hay ejemplares en el Museo de Historia Natural de Estonia (como el de la foto de esta ficha, *P. lamellicornis*) y en colecciones de Gotland, del Eifel y de Norteamérica. Las secciones pulidas que muestran sus paredes gruesas son piezas clásicas de las colecciones de corales paleozoicos.

20. Causa de su desaparición. El género desapareció del registro al final del Devónico, en el contexto del colapso de los grandes arrecifes de tabulados y estromatopóridos durante las crisis del Frasniense–Fameniense. Los tabulados como grupo sobrevivieron, muy reducidos, hasta el final del Pérmico.

21. Debate científico abierto. ¿Es *Pachypora* un género válido o un sinónimo de *Thamnopora*? Hill (1937) lo consideró sinónimo al ver que la laminación de las paredes ocultaba su estructura fibrosa; Lindström ya había discrepado en 1896, y la Paleobiology Database lo mantiene como válido. † Y sigue en discusión si los tabulados devónicos albergaban simbiontes fotosintéticos como los corales actuales.

22. Dato curioso. Su nombre dice exactamente lo que lo delata al microscopio: basta un corte fino de la roca para ver esos «poros gruesos», coralitos casi ahogados por su propio esqueleto laminado, una firma que ningún otro favosítido muestra igual.

PACIPHACOPS

**Paciphacops logani* (Hall, 1861)*



Ilustración: Paciphacops en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL

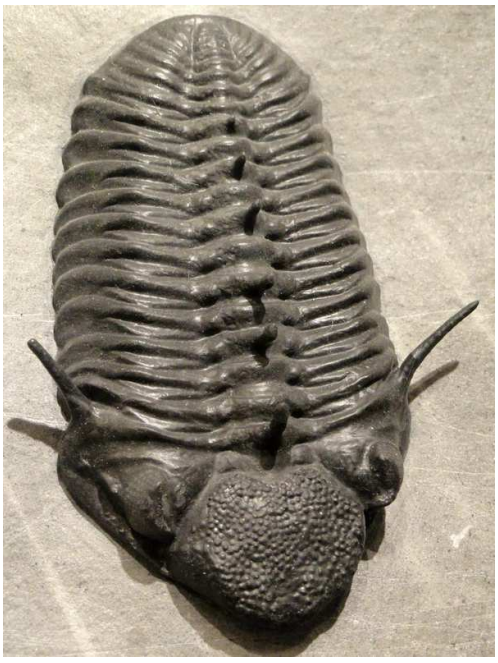


Foto real del fósil: [Daderot, CC0].

1. Nombre y significado. *Paciphacops* es un nombre compuesto sobre *Phacops*, el facópido clásico: Maksimova lo erigió en 1972 para los facópidos de ojos con la esclerótica engrosada y abultada del Pacífico paleozoico y de Norteamérica. Su especie tipo es *Phacops logani* Hall, 1861, del Devónico inferior de Norteamérica.

2. Clasificación. Artrópodo trilobite, orden Phacopida, suborden Phacopina, familia Phacopidae. Género de Maksimova, 1972. Se parece mucho a *Phacops* y a *Kainops*, y distinguirlos exige contar las facetas del ojo: *Kainops* tiene más facetas y *Paciphacops* se reconoce además porque su

glabela sobrepasa el margen anterior del cefalón.

3. Cuándo vivió. Devónico, sobre todo Devónico inferior (con raíces en el Silúrico tardío en algunos linajes sudamericanos afines). Las especies norteamericanas clásicas, como *P. campbelli* y *P. logani*, son del Devónico inferior (formaciones Haragan y equivalentes).

4. Dónde vivió. Fondos marinos de lo que hoy es Estados Unidos (Tennessee, Oklahoma, Nevada) y Australia (Nueva Gales del Sur), es decir, los mares que bordeaban Laurusia y el este de Gondwana. También se han citado formas afines en el Devónico de Argentina, aunque parte de ese material fue reasignado después a otros géneros.

5. Tamaño y peso. Era un trilobite pequeño: los ejemplares de *P. campbelli* de Oklahoma miden entre 1 y 4 cm de longitud. El peso en vida no se ha calculado de forma verificada, pero sería de apenas unos gramos.

6. Anatomía. Cefalón con la glabela ancha y elevada que se proyecta más allá del borde anterior, cubierta de tubérculos (muchos de ellos perforados), mejillas con espinas genales cortas en los juveniles, tórax segmentado y pigidio pequeño. Sus ojos esquizocroales tienen la superficie visual (esclerótica) engrosada y abultada alrededor de cada lente, un rasgo diagnóstico del género.

7. Armas y defensas naturales. Su defensa era el exoesqueleto grueso, la tuberculación y la capacidad de enrollarse, común en los facópidos. En un linaje sudamericano atribuido a *Paciphacops* se documentó incluso un patrón de muda bajo el sedimento, interpretado como una forma de esconderse en su momento más vulnerable.

8. Sentidos. Destacan sus ojos esquizocroales: cada lente, grande y separada de las demás por la esclerótica engrosada, funcionaba como una unidad visual propia, un diseño excelente para detectar movimiento en el fondo marino. Las antenas le daban tacto y «olfato» químico del sedimento.

9. Cómo se movía. Caminaba sobre el fondo con sus numerosas patas articuladas y podía semienterrarse en el sedimento blando, un hábito que se ha propuesto para el género a partir de sus fósiles de muda.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Como otros facópidos, se interpreta como un detritívoro y depredador oportunista de pequeños organismos del fondo: removía el sedimento con las patas espinosas y filtraba las partículas comestibles hacia la boca, situada bajo el cefalón.

11. Comportamiento. Se lo interpreta como un animal bentónico, activo sobre y dentro del sedimento. Sus mudas (exuvias) aparecen con frecuencia agrupadas en los yacimientos de Oklahoma y Australia, lo que sugiere que mudaba en lugares concretos del fondo.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe. Los trilobites no muestran estructuras de comunicación conocidas; se guiaban por el tacto, la química del agua y la vista.

13. Reproducción y crías. Lo que la ciencia aún no sabe en detalle para este género. Los trilobites pasaban por fases larvarias diminutas (protaspis) que iban añadiendo segmentos en cada muda hasta la forma adulta.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe. Por comparación con otros trilobites pequeños, su vida adulta se mediría en años, contados muda a muda en el exoesqueleto.

15. Depredadores, rivales y presas. Era presa de peces acorazados, cefalópodos y otros

artrópodos grandes del Devónico; el endurecimiento progresivo del exoesqueleto en su grupo se interpreta como respuesta a esa presión. Sus presas serían gusanos y pequeños invertebrados del sedimento.

16. Adaptaciones. La combinación de glabela proyectada, ojos de esclerótica gruesa con pocas facetas grandes y un cuerpo apto para semienterrarse lo adaptaba a fondos de aguas tranquilas y sedimentación fina, como los de la Formación Haragan de Oklahoma.

17. Evolución y parientes vivos. Los trilobites no tienen descendientes vivos: desaparecieron al final del Pérmico. *Paciphacops* pertenece a la gran radiación devónica de los facópidos, el mismo grupo que incluye a *Phacops* y *Eldredgeops*, famosos por sus ojos.

18. Descubridor del primer fósil. La especie tipo fue descrita como *Phacops logani* por James Hall en 1861, a partir de material norteamericano. El género *Paciphacops* lo fundó Z. A. Maksimova en 1972.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. Los ejemplares de la cantera Black Cat Mountain y de Clarita (Oklahoma), preparados con enorme detalle, son célebres entre coleccionistas y museos; la foto de esta ficha muestra un *P. claviger* del Devónico inferior de Nevada expuesto en el Houston Museum of Natural Science. También hay material silicificado muy fino de Nueva Gales del Sur (Australia).

20. Causa de su desaparición. El género desapareció dentro del declive general de los facópidos a lo largo del Devónico; no se conoce una causa específica separada para *Paciphacops*.

21. Debate científico abierto. Dónde poner la frontera entre *Paciphacops*, *Phacops* y *Kainops* sigue discutiéndose especie a especie, contando facetas oculares; y material sudamericano antes atribuido a *Paciphacops* fue reasignado a *Echidnops*, lo que mueve su mapa biogeográfico.

22. Dato curioso. Es el trilobite que se confunde con todos: los propios especialistas advierten de que se lo confunde fácilmente con *Phacops* y *Kainops*, y que la única forma honesta de separarlos es ponerse a contar, lente a lente, las facetas de sus ojos.

PAGEA

**Pagea sturrocki* Waterston, 1962*



Ilustración: Pagea en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL



Foto real del fósil: [Traumrune, CC BY-SA 3.0, vía Wikimedia Commons].

1. Nombre y significado. *Pagea* honra a David Page, pionero en el estudio de la fauna de la Old Red Sandstone y descriptor del primer euriptérido estilonurino. Waterston erigió el género en 1962 con *P. sturrocki* como especie tipo.

2. Clasificación. Artrópodo quelicerado, orden Eurypterida (los «escorpiones marinos»), superfamilia Stylonuroidea, familia Stylonuridae. Contiene tres especies: *P. sturrocki* y *P. symondsii* del Reino Unido y *P. plotnicki* de Nunavut (Canadá).

3. Cuándo vivió. Devónico inferior, del Lochkoviense al Pragiense (en torno a 419–408 millones

de años), según Wikipedia y la literatura del grupo.

4. Dónde vivió. Las areniscas rojas continentales (Old Red Sandstone) del Reino Unido —Escocia y las fronteras galesas— y el Ártico canadiense (Nunavut). Vivía en aguas dulces o salobres de ríos y lagos, el ambiente típico de los estilonurinos devónicos.

5. Tamaño y peso. Wikipedia lo describe como un estilonúrido grande, pero el material es fragmentario (el ejemplar tipo de *P. sturrocki* ni siquiera conserva las estructuras dorsales completas) y no hay una longitud total verificada publicada para el género. El peso, tampoco: lo que la ciencia aún no sabe con precisión.

6. Anatomía. Prosoma (caparazón) subrectangular con los ojos situados en su mitad anterior. Los apéndices prosomales tercero y cuarto llevaban dobles filas de espinas planas. El metastoma era estrecho —la mitad de ancho que de largo— y el telson, la «cola», era largo, estiliforme y aquillado. No tenía las grandes paletas natatorias de otros euriptéridos: era un caminante.

7. Armas y defensas naturales. Sus apéndices espinosos delanteros le servían para sujetar presas y defenderse, y el telson largo y aquillado cerraba el cuerpo por detrás. Carecía de las pinzas gigantes de los pterigótidos, sus parientes más temibles.

8. Sentidos. Sus ojos, colocados en la mitad delantera del caparazón, le daban la visión principal; como en otros quelicerados, el tacto de los apéndices y de las espinas completaba la percepción del entorno cercano.

9. Cómo se movía. Caminaba sobre el fondo de ríos y lagos con sus apéndices locomotores, al modo de los demás estilonurinos, en lugar de nadar con paletas. Es el plan corporal de un euriptérido de fondo, no de un nadador de aguas abiertas.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Se infiere que era depredador o carroñero oportunista de fondo: pequeños peces sin mandíbulas, otros artrópodos y restos orgánicos estaban a su alcance en los ríos del Devónico inferior. No hay contenido digestivo fósil publicado para el género.

11. Comportamiento. Lo que la ciencia aún no sabe en detalle. Por su anatomía se lo interpreta como un animal solitario de fondo, activo entre la vegetación y los cantos de los cauces de la Old Red Sandstone.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe.

13. Reproducción y crías. Lo que la ciencia aún no sabe para este género. Los euriptéridos en general se reproducían en el agua, con crías parecidas a adultos en miniatura que crecían mudando el exoesqueleto.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe.

15. Depredadores, rivales y presas. En los ríos de Escocia convivía con otros euriptéridos (*Erieopterus*, *Tarsopterella*, *Stylonurus* y el gran *Pterygotus*), con peces acantodios y con cefaláspidos. Un *Pagea* adulto, por su tamaño, tendría pocos enemigos naturales; los juveniles sí serían presa de peces y de euriptéridos mayores.

16. Adaptaciones. Es un especialista de agua dulce en un grupo que nació en el mar: los estilonurinos caminantes como *Pagea* muestran cómo los euriptéridos colonizaron ríos y lagos durante el Devónico.

17. Evolución y parientes vivos. Los euriptéridos desaparecieron al final del Pérmico y no tienen descendientes. Sus parientes vivos más cercanos son los demás quelicerados: arañas, escorpiones y cangrejos herradura.

18. Descubridor del primer fósil. Charles D. Waterston erigió el género en 1962. Una de sus especies, *P. symondsii*, venía de material descrito ya en el siglo XIX (Salter, 1859), de la Old Red Sandstone británica.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. El caparazón de *P. symondsii* es la pieza ilustrada clásica del género. El material británico se conserva en colecciones del Reino Unido y el canadiense (*P. plotnicki*) en colecciones de Nunavut y Ottawa; no hay un ejemplar completo famoso en exhibición permanente ampliamente documentado.

20. Causa de su desaparición. El género no pasa del Devónico inferior en el registro conocido. Los estilonúridos continuaron hasta el Pérmico, pero *Pagea* desapareció pronto, sin una causa específica demostrada.

21. Debate científico abierto. En 2025, Lamsdell sinonimizó *Leiopterella tetliei* —un pequeño euriptérido de Nunavut conocido por un único ejemplar— con *Pagea plotnicki*, al concluir que era simplemente un juvenil de esa especie: un recordatorio de lo fácil que es multiplicar géneros con material escaso.

22. Dato curioso. Lleva el nombre de David Page, que describió el primer estilonurino sin tener nombre de género para él: un siglo después, Waterston le devolvió el favor bautizando con su apellido a uno de los estilonúridos más grandes del Devónico.

PANDERICHTHYS

**Panderichthys rhombolepis* Gross, 1941 — «el pez con cuello»*



Ilustración: Panderichthys en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL



Foto real del fósil: [Ghedoghedo, CC BY-SA 4.0].

1. Nombre y significado. *Panderichthys* significa «pez de Pander», en honor del paleontólogo germano-báltico Christian Heinrich Pander. Su apodo, «el pez con cuello», resume su fama: un pez de aletas lobuladas con la cabeza aplanada y los rasgos de un tetrápodo en construcción.

2. Clasificación. Pez sarcopterigio (de aletas lobuladas), clado Elpistostegalia, familia Panderichthyidae. Género de Gross, 1941, con dos especies: *P. rhombolepis*, conocida por varios ejemplares bastante completos, y *P. stolbovi*, conocida solo por fragmentos del hocico y una mandíbula incompleta (hoy a menudo separada como *Parapanderichthys*).

3. Cuándo vivió. Devónico tardío, Frasniense (en torno a 380 millones de años), en los depósitos de Letonia.

4. Dónde vivió. Aguas someras y fangosas de Letonia, en el margen de la cuenca báltica: el yacimiento clásico es Lode. Era un pez de fondos blandos y aguas bajas, el escenario que el propio catálogo de esta enciclopedia subraya para el género.

5. Tamaño y peso. Las fuentes dan rangos distintos y aquí se escribe el rango completo: de 90–130 cm según las síntesis más citadas, hasta 1,5–2 m según la descripción actual de Wikipedia. Era, en cualquier caso, un depredador de buen tamaño para su ambiente; el peso no está calculado de forma verificada.

6. Anatomía. Cabeza grande y aplanada, estrecha en el hocico y ancha por detrás, con los ojos en la parte superior y muy juntos, como los de un tetrápodo. Perdió la articulación intracraneal externa típica de otros peces lobulados, no tenía aletas dorsal ni anal, y su cola era más parecida a la de los primeros tetrápodos que a la de otros sarcopterigios. Las aletas pectorales contenían húmero, radio y cúbito reconocibles, y la tomografía reveló en su extremo radiales diferenciados que se han interpretado como precursores de los dedos. Su columna vertebral estaba osificada en toda su longitud.

7. Armas y defensas naturales. Sus armas eran la boca con dientes de estructura compleja (poliplocodonte) y su tamaño. No tenía coraza: su defensa era el camuflaje en el fango y la huida a aguas más profundas.

8. Sentidos. Los ojos dorsales y cercanos entre sí le permitían vigilar la superficie desde el fondo, como un cocodrilo en miniatura conceptual. La cámara espiracular, muy ampliada respecto a *Eusthenopteron*, está ligada a la respiración aérea más que a un sentido, aunque el espiráculo también participa en la audición en los tetrápodos primitivos.

9. Cómo se movía. Nadaba ondulando el cuerpo de lado a lado y, según la interpretación de Boisvert, podía anclarse con una aleta pectoral mientras la ondulación empujaba el cuerpo hacia adelante. La cintura pélvica era aún primitiva y sus aletas traseras, pequeñas, no soportaban peso: nada de caminar como un tetrápodo, pero sí de impulsarse y erguir la cabeza en aguas someras.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Era depredador de aguas someras: peces más pequeños y otros animales del fondo fangoso, capturados con su boca ancha de dientes poliplocodontes, probablemente al acecho desde el sedimento.

11. Comportamiento. Se lo interpreta como un cazador de emboscada de aguas bajas, capaz de erguir la cabeza apoyándose en las aletas pectorales —gesto que, unido a su capacidad de respirar aire, le permitía asomar los ojos y el espiráculo a la superficie.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe.

13. Reproducción y crías. Lo que la ciencia aún no sabe. Por su parentesco, pondría huevos en el agua como los demás peces de su grupo, pero no hay evidencia fósil directa.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe.

15. Depredadores, rivales y presas. En la cúspide de su pequeño mundo de aguas someras, un adulto de metro y medio tendría pocos depredadores; competiría con otros sarcopterigios y

placodermos de la cuenca báltica. Sus presas serían peces menores e invertebrados.

16. Adaptaciones. Es un mosaico andante de la transición pez–tetrápodo: cráneo externo de tetrápodo con caja craneana aún de pez, espiráculo agrandado para respirar aire en aguas pobres en oxígeno —el oxígeno atmosférico cayó durante el Frasniense y respirar aire era una ventaja decisiva— y aletas delanteras ya organizadas como protoextremidades.

17. Evolución y parientes vivos. Pertenece al grupo hermano de los primeros tetrápodos, junto a *Tiktaalik* y *Elpistostege*. No tiene descendientes directos conocidos: sus parientes vivos más cercanos son los tetrápodos —todos los vertebrados terrestres, incluidos nosotros— y, por el lado pez, los celacantos y peces pulmonados.

18. Descubridor del primer fósil. Walter Gross: encontró *P. rhombolepis* en Lode (Letonia) en 1930 y erigió el género en 1941. Emilia Vorobyeva describió la segunda especie, *P. stolbovi*, en 1960. Su cercanía a los tetrápodos no se reconoció plenamente hasta el trabajo de Schultze y Arsenault en 1985.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. Los ejemplares de Lode son los clásicos del género; hay moldes y material en museos europeos —la foto de esta ficha muestra un cráneo expuesto en el Musée d'Histoire Naturelle de Lille—. El húmero no aplastado estudiado en detalle y las aletas escaneadas por tomografía en 2008 son piezas de referencia mundial.

20. Causa de su desaparición. El género desapareció dentro de la renovación faunística del Devónico tardío; no se conoce una causa específica separada para *Panderichthys*.

21. Debate científico abierto. En 2010 se publicaron huellas de tetrápodos de unos 397 millones de años en Polonia, anteriores a *Panderichthys*: si esas huellas son lo que parecen, *Panderichthys* no sería un antepasado directo, sino un superviviente tardío que muestra rasgos evolucionados de forma convergente durante la transición. El debate sobre su papel exacto sigue abierto.

22. Dato curioso. Dentro de sus aletas, ocultos bajo las escamas y los radios, la tomografía computarizada encontró en 2008 unos huesecillos diferenciados que se interpretan como dedos en embrión: los dedos no nacieron en tierra firme; ya se estaban ensayando dentro de la aleta de un pez.

PARALEJURUS

**Paralejurus* Hawle & Corda, 1847*



Ilustración: Paralejurus en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL



Foto real del fósil: [Tomleetaiwan, dominio público].

1. Nombre y significado. *Paralejurus* fue erigido por Hawle y Corda en 1847. Es uno de los grandes trilobites «escutélidos» del Devónico: su pigidio enorme, liso y en forma de escudo es el rasgo que lo separa de *Scutellum*, su pariente de pigidio muy surcado. La especie tipo no se declara en esta ficha por no estar verificada con seguridad en las fuentes consultadas en esta pasada. †

2. Clasificación. Artrópodo trilobite, orden Corynexochida, familia Styginidae (escitelinos o escuteluinos, según la fuente; Wikipedia lo sitúa en Styginidae). Muy próximo a *Scutellum*, del

que se distingue por su pigidio liso y fuertemente fusionado.

3. Cuándo vivió. Del Silúrico tardío al Devónico medio según Wikipedia; el estudio bioestratigráfico de referencia precisa su historia devónica: aparece en el Pragiense, se expande en el Emsiense y sus últimos representantes desaparecen en la base del Devónico medio. El catálogo de esta enciclopedia lo trata como trilobite del Devónico inferior, que es su época de esplendor.

4. Dónde vivió. Mares de África y Europa: el margen norte de Gondwana y las microplacas vecinas (Marruecos, España, Alemania, Bohemia). Al principio estaba restringido a ese margen; a finales del Emsiense, al cerrarse las barreras oceánicas, el grupo de *P. dormitzeri* alcanzó también el margen de Laurusia.

5. Tamaño y peso. Hasta 9 cm de longitud según Wikipedia, un tamaño respetable para un trilobite devónico; especies tardías alemanas como *P. colossicus* hacen honor a su nombre con tallas grandes para el género. El peso en vida no se ha calculado de forma verificada.

6. Anatomía. Contorno oval y exoesqueleto fuertemente arqueado. Cefalón de superficie lisa y casi sin detalles, con el anillo occipital apenas insinuado tras la glabela y ojos de facetas con párpados en forma de media luna. Tórax de diez segmentos estrechos con el lóbulo axial ancho y bien arqueado. Pigidio muy ancho, liso y fusionado, con el lóbulo axial que termina redondeado y elevado, del que parten de doce a catorce surcos finos en abanico.

7. Armas y defensas naturales. Su defensa era pasiva pero eficaz: un exoesqueleto muy convexo y liso, difícil de asir, y la capacidad de enrollarse, que en las formas tardías del género llegó a ser casi perfecta según los estudios del material alemán.

8. Sentidos. Sus ojos, con párpados en medialuna, le daban visión sobre el fondo; las antenas exploraban el sedimento por tacto y química, como en los demás trilobites.

9. Cómo se movía. Caminaba sobre el fondo y, según la interpretación funcional de referencia, llevaba una vida semienterrada (semiendobentónica): su cuerpo muy convexo y su eje ancho recuerdan a los de los ilénidos excavadores, una convergencia ligada al hábito de semienterrarse en el sedimento.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Se alimentaba en el sedimento: detritos y pequeños organismos que sus patas, provistas de branquias y superficies espinosas, filtraban y llevaban hacia la boca, el modo de alimentación reconstruido para los trilobites de su tipo.

11. Comportamiento. Semioculto en el fondo buena parte del tiempo, salía a la superficie del sedimento para alimentarse y desplazarse. Las formas tardías muestran una tendencia a una vida más expuesta (epibentónica) y a un enrollamiento más completo.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe.

13. Reproducción y crías. Lo que la ciencia aún no sabe en detalle. Como los demás trilobites, crecería por mudas sucesivas desde una larva diminuta de pocos segmentos.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe.

15. Depredadores, rivales y presas. Compartía los mares del Devónico inferior con peces acorazados, cefalópodos y grandes artrópodos, sus depredadores potenciales. Sus presas y alimento eran los pequeños invertebrados y el detrito del fondo.

16. Adaptaciones. Forma hidrodinámica y lisa para semienterrarse, exoesqueleto grueso y convexo, y un pigidio-escudo que cerraba el cuerpo por detrás: todo en él habla de un especialista del contacto íntimo con el sedimento.

17. Evolución y parientes vivos. Los trilobites desaparecieron por completo al final del Pérmico, sin descendientes. *Paralejurus* pertenece a los estigínidos escuteluinos, una de las últimas grandes familias de trilobites del Devónico inferior europeo y norteafricano.

18. Descubridor del primer fósil. El género fue erigido por Ignaz Hawle y August Corda en 1847, en su obra sobre los trilobites de Bohemia, uno de los territorios clásicos del género.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. Los ejemplares completos de las montañas del Atlas (Marruecos), como el de la foto de esta ficha, y los de la pizarra de Rupbach (Alemania) son las piezas de referencia; en 2010 se describió además el primer representante español del género, *P. carlsi*.

20. Causa de su desaparición. Sus últimos representantes desaparecen en la base del Devónico medio. No se conoce una causa específica separada de la renovación general de las faunas de trilobites a lo largo del Devónico.

21. Debate científico abierto. Su parecido con el silúrico *Rhaxeros* —convexidad extrema y eje ancho— se considera hoy una homeomorfia ligada al hábito excavador, no un parentesco real: un ejemplo de manual de cómo la forma de vida puede disfrazar la filogenia. También se sigue afinando su uso bioestratigráfico con datos de conodontos.

22. Dato curioso. Su pigidio es tan grande y tan liso que parece un escudo pulido pegado a un trilobite: frente a *Scutellum*, su gemelo de pigidio todo surcos, *Paralejurus* es la versión «aerodinámica» pensada para deslizarse dentro del sedimento.

PARAPANDERICHTHYS

**Parapanderichthys stolbovi* (Vorobyeva, 1960) Vorobyeva, 1992*



Ilustración: Parapanderichthys en vida (reconstrucción).

1. Nombre y significado. *Parapanderichthys* significa «el que está junto a *Panderichthys*»: Vorobyeva lo separó en 1992 del género de Gross al concluir que la especie rusa *stolbovi*, descrita en 1960 como un *Panderichthys*, merecía género propio. Es el eco ruso del famoso «pez con cuello» letón.

2. Clasificación. Pez sarcopterigio, clado Elpistostegalia (los panderíctidos), muy próximo a *Panderichthys*. En las clasificaciones actuales figura como elpistostegalio de posición incierta dentro del grupo, con una única especie, *P. stolbovi*.

3. Cuándo vivió. Devónico tardío, Frasniense, como su pariente letón, según la lista de referencia de los tetrápodos devónicos.

4. Dónde vivió. Rusia, en los depósitos frasnienses de la plataforma rusa. Es el representante oriental del grupo de los panderíctidos, conocido en el Báltico por *Panderichthys* y *Livoniana*.

5. Tamaño y peso. Lo que la ciencia aún no sabe. El material conocido es fragmentario —la especie se conoce sobre todo por restos del hocico y de la mandíbula, como ocurría con el *Panderichthys stolbovi* original— y no permite dar una longitud total verificada. Por su parentesco estrecho, se supone un pez del orden de un metro, pero eso es una inferencia, no una medida.

6. Anatomía. Lo conocido con seguridad es craneal: hocico y mandíbula inferior con los rasgos de los panderíctidos, dientes de estructura compleja y la organización ósea propia de los elpistostegalios. El resto del cuerpo se reconstruye por comparación con *Panderichthys* y debe tomarse como hipótesis razonable, no como dato directo.

7. Armas y defensas naturales. Como en su pariente, su armamento sería la boca dentada de depredador de aguas someras. No se le conoce coraza ni defensa especializada.

8. Sentidos. Lo que la ciencia aún no sabe en detalle. Por analogía con *Panderichthys*, tendría los ojos en posición alta sobre un cráneo aplanado, aptos para vigilar la superficie desde el fondo, pero el material de *Parapanderichthys* no lo documenta directamente.

9. Cómo se movía. Lo que la ciencia aún no sabe con evidencia propia. Se infiere un nado ondulante y vida de fondo en aguas someras, igual que en *Panderichthys*, por su anatomía craneal y su contexto sedimentario.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Se infiere que era depredador de pequeños peces e invertebrados de aguas bajas, capturados al acecho, como su género hermano. No hay evidencia directa (contenido digestivo o desgaste dental publicado) para esta especie.

11. Comportamiento. Lo que la ciencia aún no sabe.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe.

13. Reproducción y crías. Lo que la ciencia aún no sabe.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe.

15. Depredadores, rivales y presas. Conviviría con la fauna frasniense de la plataforma rusa —placodermos, otros sarcopterigios y peces de radios— en los papeles intercambiables de depredador y de presa según su tamaño, que desconocemos.

16. Adaptaciones. Comparte con los panderíctidos el paquete de adaptaciones a las aguas someras y pobres en oxígeno del Frasniense: cráneo aplanado de tipo tetrápodo y rasgos ligados a la respiración aérea, documentados en el grupo aunque no medidos directamente en este género.

17. Evolución y parientes vivos. Es parte del mismo experimento evolutivo que *Panderichthys* y *Tiktaalik*: los elpistostegalios, grupo hermano de los tetrápodos. Sus parientes vivos más cercanos son, por esa vía, los vertebrados terrestres.

18. Descubridor del primer fósil. Emilia Vorobyeva describió la especie en 1960 como *Panderichthys stolbovi*, figuró el material en sus trabajos sobre panderíctidos y, en 1992, la trasladó a su propio género, *Parapanderichthys*.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. No hay un ejemplar completo famoso: el género se conoce por material craneal fragmentario conservado en colecciones rusas. Es, de los elpistostegalios, uno de los menos expuestos al público.

20. Causa de su desaparición. Desapareció con el resto de la fauna frasniense de su región; no se conoce una causa específica para el género.

21. Debate científico abierto. Si merece género propio o debería volver a *Panderichthys*: Vorobyeva lo asignó primero a *Panderichthys* y lo separó después, y las listas modernas lo mantienen como válido pero de afinidades inciertas dentro de Elpistostegalia. Con material tan fragmentario, cada nuevo resto puede moverlo.

22. Dato curioso. Nació dos veces en los libros: primero como una especie más de *Panderichthys* (1960) y, treinta y dos años después, como género propio (1992), firmado en ambas ocasiones por la misma investigadora, Emilia Vorobyeva, la gran especialista soviética en estos peces.

PAREXUS

**Parexus recurvus* Agassiz, 1845*



Ilustración: Parexus en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL

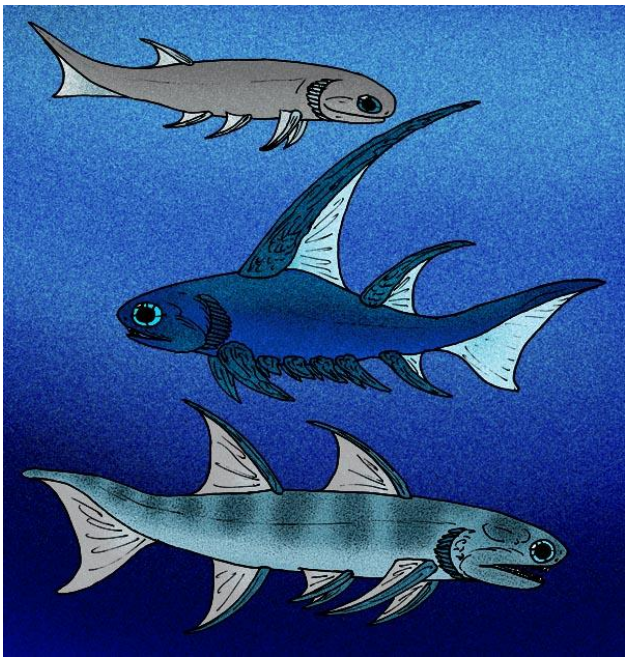


Foto real del fósil: [No machine-readable author provided. Јованвб assumed (based on copyright claims)., CC BY 2.5, vía Wikimedia Commons].

1. Nombre y significado. *Parexus* es un acantodio —un «tiburón espinoso»— del Devónico inferior escocés. Su especie, *recurvus*, alude a su rasgo inconfundible: la enorme espina de la primera aleta dorsal, alta y curvada. Agassiz lo describió en 1845 (algunas fuentes citan 1844, fecha del trabajo sobre las espinas; ver la lista de revisión). †

2. Clasificación. Pez con mandíbulas del grupo de los acantodios, hoy situados dentro de los condrictios (peces cartilaginosos) como formas tronco. Orden Climatiiformes, familia Climatiidae. Género monotípico en la revisión moderna: *P. falcatus*, la segunda especie histórica, es un

sinónimo menor de *P. recurvus* según Burrow y colaboradores (2013).

3. Cuándo vivió. Devónico inferior, Lochkoviense según la lista de géneros de acantodios, en el Devónico temprano de Escocia.

4. Dónde vivió. La Midland Valley de Escocia: localidades como Tillywhandland y Balruddery Den. Vivía en las aguas del sistema de lagos y ríos de la Old Red Sandstone, junto a *Mesacanthus* e *Ischnacanthus*, los otros dos acantodios clásicos de Gran Bretaña.

5. Tamaño y peso. En torno a 15 cm de longitud según las reconstrucciones habituales del género. Una sola de sus espinas dorsales anteriores llegó a medir 63 mm en un ejemplar estudiado por secciones seriadas: la espina era una fracción enorme de su cuerpo. El peso no se ha calculado de forma verificada.

6. Anatomía. Cuerpo de acantodio típico —esqueleto interno cartilaginoso con osificación pericondral en la cintura escapular— cubierto de escamas diminutas de crecimiento por aposición, muy peculiares y comparadas con las del condrictio tronco *Seretolepis*. Su firma es la primera espina dorsal: gigantesca, ornamentada y con el borde posterior dentado, sostén de una aleta anterior altísima. Lo que Traquair describió como una columna vertebral con el nombre *Farnellia tuberculata* resultó ser, en realidad, filas de dientes de su mandíbula, hoy también sinónimo de *P. recurvus*.

7. Armas y defensas naturales. Era un pez armado de espinas: la gran espina dorsal curvada, erguida sobre el lomo, es una defensa evidente contra depredadores que intentaran tragarlo, como las espinas de los peces globo o los bagres actuales en espíritu, aunque sin parentesco.

8. Sentidos. Tenía ojos grandes para su tamaño, como otros acantodios de su fauna, lo que sugiere un animal visual y activo. Del resto de los sentidos no hay datos específicos publicados.

9. Cómo se movía. Nadaba con el cuerpo y las aletas sostenidas por espinas, al modo de los acantodios: un nadador activo de aguas abiertas de lago, no un pez de fondo.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Sus filas de dientes mandibulares indican un depredador de presas pequeñas —invertebrados y peces menores— capturadas en la columna de agua. No hay contenido digestivo publicado para el género.

11. Comportamiento. Lo que la ciencia aún no sabe en detalle. Se lo representa como un pequeño depredador pelágico de los lagos devónicos escoceses, en compañía de otros acantodios.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe.

13. Reproducción y crías. Lo que la ciencia aún no sabe. Los acantodios en general se reproducirían como otros peces cartilaginosos primitivos, sin evidencia directa en este género.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe.

15. Depredadores, rivales y presas. En los lagos de la Midland Valley convivía con peces pulmonados, otros sarcopterigios y grandes artrópodos, posibles depredadores suyos pese a su espina. Sus presas serían animales pequeños de la columna de agua.

16. Adaptaciones. Su desproporcionada espina dorsal es una de las más extremas entre los acantodios: defensa, quizá también señal visual, en un pez de apenas 15 cm. Sus escamas de crecimiento aposicional, parecidas a las de un condrictio muy primitivo, lo hacen valioso para

entender el origen de los peces cartilaginosos.

17. Evolución y parientes vivos. Los acantodios no son tiburones verdaderos —aparecieron unos 50 millones de años antes que ellos— pero comparten rasgos con peces óseos y cartilaginosos, y hoy se los considera en gran parte condrictios tronco: sus parientes vivos más cercanos serían, por esa vía, tiburones y rayas.

18. Descubridor del primer fósil. Louis Agassiz lo describió en 1845: fue uno de los primeros «tiburones espinosos» del Devónico inferior en recibir nombre, a partir del material escocés de la Old Red Sandstone.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. El material tipo y los ejemplares de Tillywhandland y Balruddery Den se conservan en colecciones escocesas (National Museums Scotland). La redescripción completa de Burrow, Newman, Davidson y den Blaauwen (2013) reunió todos los ejemplares conocidos, incluidas las espinas seccionadas en serie para estudiar su estructura interna.

20. Causa de su desaparición. El género no pasa del Devónico inferior en el registro. Los acantodios en conjunto declinaron ante la competencia de los peces óseos y desaparecieron en el Pérmico, pero *Parexus* se había ido mucho antes, sin causa específica demostrada.

21. Debate científico abierto. Su limpieza taxonómica es reciente: dos especies y hasta un «género» basado en dientes (*Farnellia*) colapsaron en 2013 en una sola especie, *P. recurvus*. Y sus escamas, tan parecidas a las de *Seretolepis*, alimentan el debate sobre dónde encajan exactamente los climatiformes entre los primeros peces con mandíbulas.

22. Dato curioso. Su espina dorsal era tan grande que, seccionada en rodajas de laboratorio, una sola pieza de 63 mm dio para un estudio anatómico entero: en un pez de 15 cm, llevaba sobre el lomo una «vela» espinosa de más de un tercio de su longitud.

PENTLANDIA

**Pentlandia macroptera* (Traquair, 1888)*

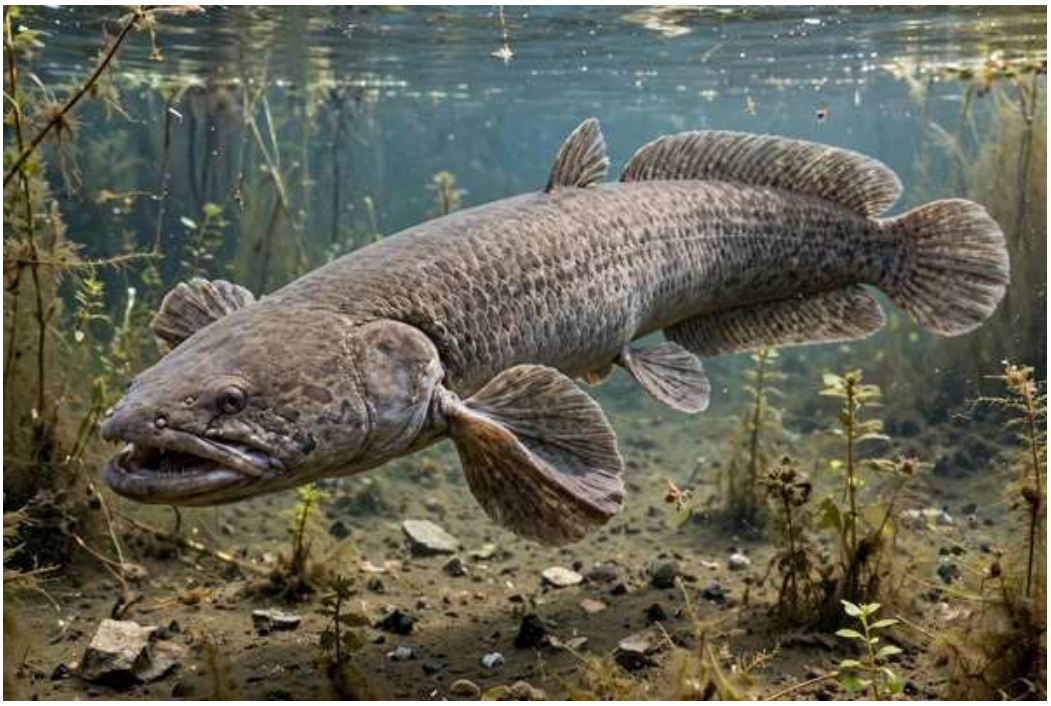


Ilustración: Pentlandia en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL



Foto real del fósil: [Ghedoghedo, CC BY-SA 3.0].

1. Nombre y significado. *Pentlandia* toma su nombre de las Pentland Hills escocesas, tierra clásica de la Old Red Sandstone. Su especie, *macroptera* —«de aletas grandes»—, nació como *Dipterus macroptera* en manos de Traquair (1888) y pasó a género propio con Watson y Day en 1916.

2. Clasificación. Pez sarcopterigio, clase Dipnoi (peces pulmonados), familia Dipteridae según Wikipedia (otras clasificaciones lo agrupan con los faneropleúridos; ver sección 21). Es uno de los dipnoos primitivos mejor conocidos del Devónico medio.

3. Cuándo vivió. Devónico medio, Givetiense (en torno a 387–383 millones de años), en los depósitos lacustres de la cuenca orcadiana de Escocia.

4. Dónde vivió. El gran lago Orcadiano del noreste de Escocia: el lecho de peces de John o' Groats (Caithness), las areniscas de Eday en las Orcadas (Herston Taing, South Ronaldsay; Deerness) y la cantera de Cruaday Hill. Eran horizontes lacustres discretos, capas donde muchos peces dejaron de existir a la vez y quedaron enterrados, lo que fosilizó ejemplares completos.

5. Tamaño y peso. Los adultos mayores rondan los 30 cm de longitud; un ejemplar fósil típico bien conservado mide unos 19 cm. El peso no se ha calculado de forma verificada.

6. Anatomía. Pez pulmonado primitivo de cuerpo alargado y escamas gruesas, con las aletas de radios blandos propias de los dipteridos. Su joya anatómica es el esqueleto interno de la aleta pectoral, conservado excepcionalmente en un ejemplar de John o' Groats: una serie de al menos ocho mesómeros con radiales preaxiales y postaxiales, algunos articulados, y —único entre los dipnomorfos— un centro de osificación diferenciado interpretable como radio, el hueso del antebrazo.

7. Armas y defensas naturales. No tenía armas especializadas: sus placas dentales servían para procesar alimento, no para combatir. Su defensa sería la huida entre la vegetación lacustre y el camuflaje del fondo.

8. Sentidos. Como los peces pulmonados actuales, dispondría de buena percepción química del agua y de la línea lateral para detectar vibraciones; no hay estudios sensoriales específicos para el género.

9. Cómo se movía. Nadaba ondulando el cuerpo y remando con sus grandes aletas lobuladas, las que le dan el nombre de especie. Su aleta pectoral, con eje segmentado y radiales a ambos lados, era el remo típico de los dipnoos primitivos.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Las placas dentales de los dipteridos servían para triturar presas de caparazón —moluscos y otros invertebrados del lago— y material vegetal, como hacen en parte los peces pulmonados actuales. Para *Pentlandia* en concreto no hay contenido digestivo publicado.

11. Comportamiento. Vivía en el lago Orcadiano junto a *Dipterus*, placodermos antiarcos y otros peces del Devónico medio escocés. Los horizontes con muchos ejemplares sugieren concentraciones de peces en aguas someras del lago.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe.

13. Reproducción y crías. Lo que la ciencia aún no sabe para esta especie. Los peces pulmonados actuales ponen huevos en el agua y algunas especies cuidan el nido, pero no hay evidencia fósil directa en *Pentlandia*.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe.

15. Depredadores, rivales y presas. En el lago convivía con placodermos y sarcopterigios mayores que pudieron depredarlo; sus presas serían invertebrados lacustres de fondo. Algunos ejemplares se conservan con las escamas operculares proyectadas, un detalle que se ha interpretado como signo de asfixia en aguas que se quedaron sin oxígeno.

16. Adaptaciones. Como pez pulmonado, pertenece al linaje que desarrolló la respiración aérea para sobrevivir en lagos cálidos y con poco oxígeno: la adaptación que define a los dipnoos desde el Devónico hasta hoy.

17. Evolución y parientes vivos. Los peces pulmonados son los parientes vivos más cercanos de los tetrápodos, y *Pentlandia* es una pieza clave para reconstruir cómo era la aleta de los dipnoos primitivos: su radio diferenciado y su larga serie de mesómeros aclaran el patrón del que derivó la aleta del pez pulmonado australiano actual, *Neoceratodus*.

18. Descubridor del primer fósil. Ramsay Heatley Traquair describió la especie en 1888 como *Dipterus macroptera*, a partir del material de la Old Red Sandstone escocesa. D. M. S. Watson y H. Day la trasladaron al nuevo género *Pentlandia* en 1916.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. El ejemplar con la aleta pectoral completa de John o' Groats (Caithness) es la pieza científica estrella, descrita en 2014. La foto de esta ficha muestra un adulto completo, fotografiado en la feria de fósiles de Múnich de 2011. Hay material en National Museums Scotland y en colecciones de las Orcadas y Caithness.

20. Causa de su desaparición. El género no sobrevive al Devónico medio en el registro conocido; desapareció con los cambios del lago Orcadiano, sin una causa específica demostrada. Los dipnoos como grupo, eso sí, llegaron vivos hasta hoy.

21. Debate científico abierto. Su familia exacta se mueve entre Dipteridae y el grado de los faneropleúridos-fleurántidos: la redescripción de 2016 lo situó junto a *Barwickia* y *Howidipterus* entre los dipnoos de segunda aleta dorsal de base larga e independiente, un ordenamiento que deshizo la serie evolutiva «ordenada» que se suponía para esa aleta.

22. Dato curioso. Es el único pez pulmonado fósil en el que se ha encontrado un hueso radio diferenciado en la aleta: el mismo hueso que tú tienes en el antebrazo, ya ensayado por un pez de lago escocés hace 385 millones de años.

PERTICA

**Pertica quadrifaria* Kasper & Andrews, 1972*



Ilustración: Pertica en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL



Foto real del fósil: [Ghedoghedo, CC BY-SA 3.0].

1. Nombre y significado. *Pertica* viene del latín *pertica*, «vara» o «pértiga»: un nombre perfecto para una planta hecha de varas verdes sin hojas. Su especie tipo, *P. quadrifaria* —«en cuatro filas»—, describe su rasgo inconfundible: las ramas laterales nacen en cuatro filas a lo largo del tallo principal. En 1985 fue proclamada fósil estatal de Maine.

2. Clasificación. Planta vascular primitiva (traqueófita), del grupo de las «trimerofitas», un conjunto fuertemente parafiletico de eufilofitas tempranas en la línea que lleva a los helechos y a las plantas con semillas. Género de Kasper y Andrews (1972), con tres especies: *P. quadrifaria*, *P.*

dalhousii (Doran y colaboradores, 1978) y *P. varia* (Granoff y colaboradores, 1976).

3. Cuándo vivió. Devónico inferior a medio (en torno a 420–380 millones de años según Wikipedia); su especie tipo es del Devónico inferior de la Formación Trout Valley, en el norte de Maine (Estados Unidos).

4. Dónde vivió. Las llanuras fluviales del noreste de Norteamérica (Maine) y del este de Canadá (Nuevo Brunswick, para *P. dalhousii* y *P. varia*). Crecía en ambientes de canales y llanuras de inundación, los hábitats inestables y soleados de las primeras plantas altas.

5. Tamaño y peso. Era gigante para su época: entre 1 y 3 m de altura según las reconstrucciones, probablemente la planta más alta del paisaje del Devónico inferior, cuando la mayoría de la vegetación medía centímetros. Un tallo principal de apenas unos 2,5 cm de grosor no habría podido sostener mucho más de 2–3 m sin doblarse bajo su propio peso.

6. Anatomía. Sin hojas y sin raíces verdaderas conocidas: un eje principal erguido y fuertemente pseudomonopodial (un tronco que sigue creciendo mientras ramifica), con nudos y entrenudos definidos que recuerdan a los de las colas de caballo. Las ramas laterales salen en espiral formando cuatro filas claras, a menudo en pares o casi en verticilos, y se bifurcan repetidamente. La superficie está cubierta de papilas diminutas de unos 0,4 mm. Su anatomía interna es desconocida porque los fósiles son compresiones.

7. Armas y defensas naturales. No tenía espinas ni defensas conocidas contra herbívoros —apenas los había en tierra firme—: sus únicas «defensas» eran crecer rápido y producir esporas en cantidad en un ambiente de canales efímeros y muy alterado.

8. Sentidos. No aplica como en un animal: una planta no tiene sentidos ni sistema nervioso. Sí respondía a la luz creciendo hacia ella, como toda planta fotosintética, pero eso es fisiología, no un sentido en el sentido habitual de esta sección.

9. Cómo se movía. No se movía: vivía fija al suelo, anclada por su base y sus ejes rastreros. Lo único que viajaba eran sus esporas, dispersadas por el viento y el agua.

10. Dieta y cómo conseguía comida. No comía: fabricaba su alimento por fotosíntesis con la superficie verde de sus tallos —no tenía hojas—, absorbiendo agua y sales del suelo húmedo de la llanura fluvial a través de su base.

11. Comportamiento. Formaba rodales de varas altas en las orillas y llanuras de inundación, colonizando deprisa los suelos recién depositados por los ríos: una pionera de tallo alto en un mundo de plantas bajas.

12. Comunicación. No aplica: las plantas no se comunican con señales comparables a las de los animales. A lo sumo, la colonia compartía el mismo sustrato y las mismas condiciones de luz y agua.

13. Reproducción y crías. Se reproducía por esporas: las ramas fértiles, mezcladas con las estériles, terminan en densos racimos esféricos de esporangios alargados que se abrían por una hendidura lateral y liberaban esporas todas iguales (homosporia). De cada espora nacía una nueva generación diminuta que, fecundación mediante, producía otra vara alta.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe con precisión. Por su hábitat inestable y su estrategia pionera, se supone un ciclo rápido, de temporadas más que de décadas, como el de

otras eufilofitas tempranas de canales efímeros.

15. Depredadores, rivales y presas. No tenía presas. Sus rivales eran las demás plantas primitivas —*Psilophyton*, *Cooksonia*, licófitos bajos— en la competencia por la luz y por los suelos nuevos de los ríos. Los primeros herbívoros terrestres, artrópodos diminutos, empezaban justo entonces a mordisquear plantas como ella.

16. Adaptaciones. Su gran innovación es la arquitectura: un eje principal dominante con ramificación compleja en cuatro filas multiplica la superficie fotosintética y levanta los esporangios por encima de la competencia, el primer paso hacia las copas de los bosques. Está considerada una forma intermedia entre las plantas ramificadas sencillas tipo *Psilophyton* y las plantas leñosas posteriores.

17. Evolución y parientes vivos. Las trimerofitas son un grado, no una familia natural: *Pertica* se sitúa en la base del linaje de los eufilofitas, cerca del origen de helechos y plantas con semillas. Sus parientes vivos más cercanos, en sentido amplio, son los helechos y, por la otra rama del mismo tronco, todas las plantas con semillas.

18. Descubridor del primer fósil. Andrew E. Kasper y Henry N. Andrews Jr. describieron *Pertica quadrifaria* en 1972, a partir de fósiles de compresión de la Formación Trout Valley, en el norte de Maine.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. Los ejemplares de Trout Valley (Maine) son los clásicos; la foto de esta ficha muestra un fósil de *Pertica varia* expuesto en Naturalis (Leiden). En 1985, *Pertica quadrifaria* fue nombrada fósil oficial del estado de Maine, un honor raro para una planta sin hojas.

20. Causa de su desaparición. El género desapareció del registro hacia el Devónico medio, superado por plantas con arquitecturas más eficaces —progimnospermas leñosas y licófitos arborescentes— que formaron los primeros bosques verdaderos. No se conoce una causa única y repentina.

21. Debate científico abierto. Las «trimerofitas» son un grupo parafíletico de conveniencia: distintos análisis colocan a *Pertica* ora como grupo basal hermano de helechos y plantas con semilla juntos, ora más cerca solo de las plantas con semilla, junto a la progimnosperma *Tetraxylopteris*. Su posición exacta sigue moviéndose con cada cladograma.

22. Dato curioso. La planta más alta de su mundo no tenía ni una sola hoja: eran varas verdes de hasta tres metros que hacían la fotosíntesis con la piel, coronadas por racimos de esporangios —y aun así Maine la eligió en 1985 como su fósil estatal.

PHACOPS

**Phacops latifrons* (Bronn, 1825)*



Ilustración: Phacops en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL



Foto real del fósil: [James St. John, CC BY 2.0].

1. Nombre y significado. *Phacops* viene del griego *phakos*, «lente», y *ops*, «ojo» o «rostro»: el «rostro de lente», por sus enormes ojos formados por lentes separadas. La especie tipo es *Phacops latifrons*, descrita primero como *Calymene latifrons* por Bronn en 1825; el género lo estableció Emmrich en 1839. Es, para mucha gente, EL trilobite devónico por excelencia.

2. Clasificación. Artrópodo de la clase Trilobita, orden Phacopida, suborden Phacopina y familia Phacopidae. Es uno de los facópidos clásicos, el grupo de trilobites con los ojos más sofisticados del Paleozoico.

3. Cuándo vivió. Su rango es muy largo: desde el Ordovícico tardío hasta el final mismo del Devónico, hace unos 359 millones de años. Su momento de mayor abundancia fue el Devónico, sobre todo el Devónico medio, hace entre unos 393 y 383 millones de años.

4. Dónde vivió. Vivió en mares cálidos y poco profundos de Europa, el noroeste de África, América del Norte, América del Sur y China. Sus fósiles aparecen en calizas y lutitas marinas de Alemania, Marruecos, Estados Unidos y muchos otros lugares: fue un género casi cosmopolita.

5. Tamaño y peso. Era un trilobite pequeño: la mayoría de los ejemplares miden entre 2 y 8 centímetros de largo extendidos, y mucho menos al enrollarse. Su peso en vida habría sido de apenas unos gramos; no existe una cifra de peso medida y cualquier número exacto sería inventado.

6. Anatomía. Cuerpo redondeado y ovalado, dividido en tres lóbulos a lo largo y en tres partes a lo ancho: cefalón globoso con una glabela inflada, tórax articulado de 11 segmentos y un pigidio pequeño y redondeado. Su exoesqueleto de calcita se conserva a menudo con un detalle extraordinario.

7. Armas y defensas naturales. No tenía armas ofensivas destacadas: su gran defensa era enrollarse por completo formando una bola casi cerrada, la llamada volvación, perfeccionada en este género más que en casi ningún otro trilobite. Muchos fósiles de *Phacops* se encuentran precisamente enrollados, tal como quedaron al protegerse.

8. Sentidos. Su sentido estrella era la vista: ojos esquizocroales, formados por lentes grandes y separadas, cada una con su propia «córnea» de calcita, sin una córnea común. Es uno de los sistemas visuales más avanzados de todos los artrópodos fósiles, pensado para detectar movimiento en fondos con poca luz. También percibiría vibraciones y sustancias químicas con antenas y apéndices, aunque esas partes blandas casi nunca se conservan.

9. Cómo se movía. Caminaba sobre el fondo marino con sus numerosas patas articuladas, avanzando despacio entre el fango y los restos orgánicos. Nadaba mal o no nadaba: era un animal de fondo en toda regla.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Se alimentaba probablemente de detritos y de pequeños organismos del sedimento: recorría el fondo removiendo el fango con las patas y llevando las partículas a la boca, situada bajo la glabela. Algunas interpretaciones lo ven también como un pequeño depredador oportunista de gusanos y otros invertebrados diminutos.

11. Comportamiento. Era solitario en lo que sabemos, aunque sus fósiles aparecen a veces agrupados, quizá por mudas concentradas o por corrientes que reunían los restos. Su comportamiento mejor documentado es el enrollamiento defensivo, repetido en miles de ejemplares fósiles de todo el mundo.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe: no hay ninguna evidencia de cómo se comunicaba *Phacops*, si es que lo hacía más allá del contacto y de señales químicas en el agua, como muchos artrópodos marinos actuales.

13. Reproducción y crías. Como otros trilobites, se reproduciría poniendo huevos de los que salían larvas diminutas, las protaspis, que crecían mediante mudas sucesivas añadiendo segmentos. No se conocen huevos atribuidos con seguridad a este género.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe con precisión: por comparación con

trilobites y artrópodos actuales se supone una vida de pocos años, con numerosas mudas hasta alcanzar el tamaño adulto, pero no hay una cifra demostrada para *Phacops*.

15. Depredadores, rivales y presas. En los mares devónicos lo acechaban peces acorazados, primeros tiburones, cefalópodos y grandes artrópodos depredadores; su enrollamiento era la respuesta a ese mundo peligroso. Sus «presas» eran sobre todo detritos y microfauna del fondo, y competía por ellos con otros trilobites y pequeños invertebrados.

16. Adaptaciones. Tres adaptaciones lo definen: los ojos esquizocroales de lentes independientes, el enrollamiento casi perfecto que sellaba el cuerpo blando, y una glabela inflada que alojaba un estómago capaz de procesar sedimento pobre en nutrientes.

17. Evolución y parientes vivos. Los trilobites se extinguieron por completo al final del Pérmico, mucho después de *Phacops*, así que no tiene descendientes directos. Sus parientes vivos más cercanos dentro de los artrópodos son, en sentido amplio, los quelicerados y los crustáceos; formas norteamericanas antes llamadas «*Phacops rana*» hoy se clasifican en el género *Eldredgeops*.

18. Descubridor del primer fósil. La especie tipo fue descrita por Heinrich Georg Bronn en 1825 como *Calymene latifrons*, a partir de material alemán del Devónico de Gerolstein, en la región de Eifel. Emmrich creó el género *Phacops* en 1839; el holotipo original se perdió y en 2006 se designó un neotipo para fijar la especie.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. Los ejemplares enrollados de Marruecos y los de la Formación Silica de Ohio (Estados Unidos) son clásicos de colecciones y museos de todo el mundo. La foto real de esta ficha muestra un *Phacops* sp. devónico fotografiado por James St. John; hay magníficos ejemplares en el Museo de Historia Natural de Cleveland y en museos europeos como el Senckenberg de Fráncfort.

20. Causa de su desaparición. *Phacops* desapareció al final del Devónico, en la crisis del límite Devónico-Carbonífero (evento Hangenberg), cuando los mares perdieron oxígeno y gran parte de la fauna de fondo dejó de existir. Los facópidos, ya en declive, no superaron ese golpe final.

21. Debate científico abierto. La sistemática de los facópidos sigue en revisión: muchas especies atribuidas durante un siglo a *Phacops* han pasado a otros géneros como *Eldredgeops*, *Greenops* o *Encrinurus* en sentido amplio, y los especialistas debaten qué formas merecen seguir bajo el nombre *Phacops* en sentido estricto.

22. Dato curioso. *Phacops rana*, hoy *Eldredgeops rana*, es el fósil estatal oficial de Pensilvania (Estados Unidos): un trilobite devónico convertido en símbolo de un estado entero.

PHOEBODUS

**Phoebodus sophiae* St. John & Worthen, 1875*

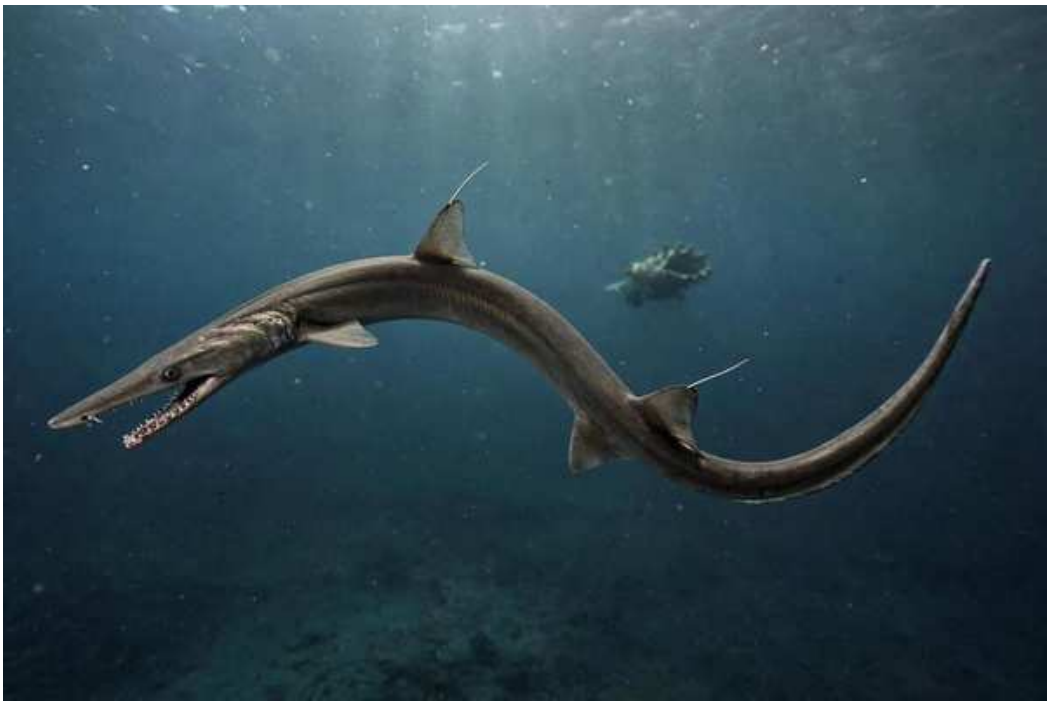


Ilustración: Phoebodus en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL

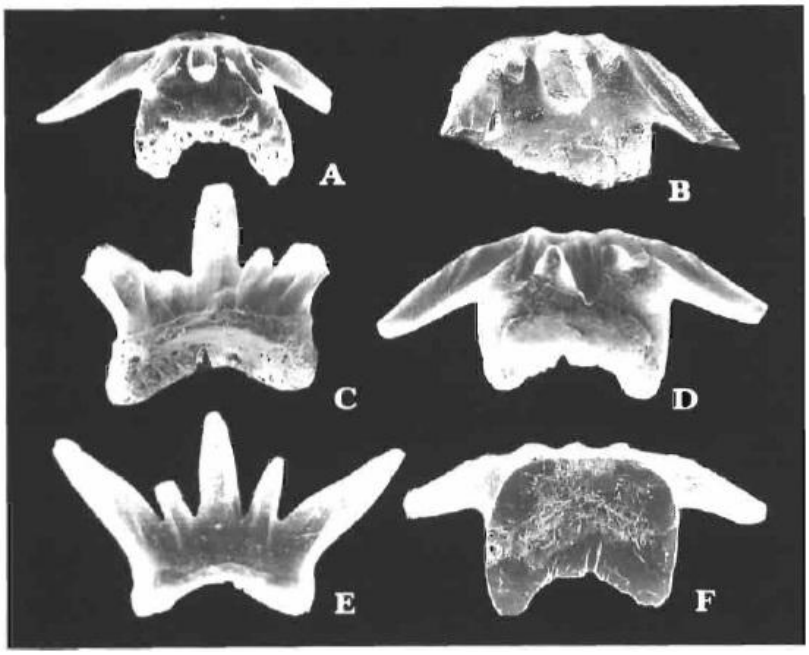


Foto real del fósil: [Ginter & Ivanov, CC BY-SA 4.0].

1. Nombre y significado. *Phoebodus* fue nombrado por St. John y Worthen en 1875; la etimología exacta del nombre no quedó explicada con claridad en la descripción original y hoy se da por incierta. La especie tipo es *Phoebodus sophiae*, conocida por dientes aislados; el género reúne más de una docena de especies descritas sobre todo por sus dientes.

2. Clasificación. Pez cartilaginoso de la clase Chondrichthyes, grupo de los elasmobranquios (el linaje de tiburones y rayas), orden Phoebodontiformes y familia Phoebodontidae. Se le considera uno de los elasmobranquios totales más antiguos conocidos.

3. Cuándo vivió. Vivió del Devónico medio al Devónico tardío, con los dientes más antiguos de comienzos del Givetiense, hace unos 390 millones de años, y los esqueletos completos del Fameniense de Marruecos, de hace unos 367 millones de años.

4. Dónde vivió. Su distribución fue casi mundial: dientes en Europa, Asia, Australia, África del norte y América del Norte. Los esqueletos articulados proceden de los yacimientos de conservación excepcional del Devónico tardío de Marruecos, en el Anti-Atlas.

5. Tamaño y peso. La especie con esqueleto completo, *Phoebodus saidselachus*, medía unos 1,2 metros de longitud total en vida. Del resto de especies, conocidas solo por dientes de milímetros, no se puede dar una talla segura; el peso no se conoce y no debe inventarse.

6. Anatomía. Cuerpo esbelto y alargado, superficialmente parecido al del actual tiburón anguila o tiburón con volantes (*Chlamydoselachus*), con cabeza alargada y hocico puntiagudo, dos aletas dorsales provistas de espinas, dentículos dérmicos por la piel y mandíbulas con dientes de tres puntas principales. Estudios de 2025 y 2026 sobre material marroquí describen incluso el cráneo tridimensional, el encéfalo fosilizado en forma de molde interno y el esqueleto branquial.

7. Armas y defensas naturales. Sus armas eran los dientes tricuspidados, finos y curvados, diseñados para sujetar presas escurridizas, no para desgarrarlas. Como defensa contaba con la velocidad, el cuerpo esbelto y probablemente la vida en aguas abiertas, lejos del fondo.

8. Sentidos. Como buen elasmobranquio primitivo, combinaría una vista funcional con un olfato fino y la línea lateral para detectar vibraciones; si ya poseía electrorrecepción como los tiburones actuales es algo que el registro fósil no puede confirmar. Lo que la ciencia aún no sabe debe decirse tal cual: los sentidos blandos no se conservan.

9. Cómo se movía. Nadaba ondulando el cuerpo alargado, a la manera de una anguila o del tiburón con volantes actual, con las aletas pares y la caudal aportando empuje y dirección. Era un nadador de aguas abiertas, no un pez de fondo.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Se alimentaba de presas pequeñas que pudiera tragar enteras: los estudios recientes señalan cefalópodos como ammonoideos, bactrítidos y ortocéridos, y pequeños artrópodos marinos como los tilacocéfalos. Sus dientes en forma de tridente sujetaban la presa y la guiaban hacia la garganta.

11. Comportamiento. Lo que se sabe es escaso: los esqueletos marroquíes incluyen juveniles y adultos, lo que permite estudiar su crecimiento, pero no hay evidencia de vida en grupo ni de territorios. Se le interpreta como un depredador solitario y discreto de la columna de agua.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe: no existe ninguna evidencia fósil sobre comunicación en *Phoebodus*.

13. Reproducción y crías. No se conocen huevos ni embriones de este género. Por su posición entre los elasmobranquios primitivos se supone fertilización interna como en otros condrictios, pero para *Phoebodus* es una inferencia, no un dato.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe: no hay estudios de edad ni de anillos de crecimiento fiables para este género; por talla, sería comparable a la de pequeños tiburones actuales, pero eso es solo una analogía.

15. Depredadores, rivales y presas. Sus presas eran cefalópodos y pequeños invertebrados

nadadores. Él, a su vez, quedaba por debajo de los grandes depredadores devónicos: placodermos artrodiros gigantes y otros condrictios mayores podían darle caza en los mismos mares.

16. Adaptaciones. Su diseño es una lección de economía: cuerpo esbelto de poco rozamiento, dientes de agarre repetidos en series que se renovaban, y espinas en las aletas dorsales como elemento disuasorio. Ese plan corporal, parecido al del tiburón con volantes, ha demostrado funcionar durante cientos de millones de años en linajes distintos.

17. Evolución y parientes vivos. *Phoebodus* está cerca de la base del árbol de los elasmobranquios; sus parientes vivos lejanos son los tiburones y rayas actuales, y su parecido con el tiburón con volantes es convergencia en la forma, reforzada por una dentición muy similar. Los fobodóntidos llegaron hasta el Carbonífero con géneros como *Thrinacodus*.

18. Descubridor del primer fósil. El género y su especie tipo se publicaron en 1875 en la obra de Orestes St. John y A. H. Worthen sobre la paleontología de Illinois, a partir de dientes devónicos de América del Norte. El primer esqueleto completo, *P. saidselachus*, no se describió hasta 2019, por Frey y colaboradores, a partir de fósiles de Marruecos.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. Los esqueletos de *Phoebodus saidselachus* de Maïder, en Marruecos, guardados en el Instituto Paleontológico de la Universidad de Zúrich (colección PIMUZ), son los restos articulados de elasmobranquio más antiguos y completos que se conocen. La foto real de esta ficha muestra dientes de *Phoebodus* fotografiados al microscopio electrónico por Ginter e Ivanov.

20. Causa de su desaparición. El género desapareció al final del Devónico o en sus cercanías, en el contexto de las extinciones del Devónico tardío que golpearon con fuerza a los condrictios primitivos; su familia sobrevivió algo más en el Carbonífero antes de dejar de existir.

21. Debate científico abierto. La posición exacta de los fobodóntidos en el árbol de los elasmobranquios sigue debatiéndose: algunos análisis los dejan como grupo parafilético en la base, y cada nuevo esqueleto marroquí obliga a rehacer las matrices de caracteres. También se debate si su parecido con el tiburón con volantes indica parentesco cercano o pura convergencia.

22. Dato curioso. Durante casi 150 años *Phoebodus* fue solo unos dientes en forma de tridente repartidos por medio mundo; nadie supo qué animal los llevaba hasta que en 2019 apareció el esqueleto completo en Marruecos… y resultó parecerse a un tiburón anguila actual.

PHOLIDOSTEUS

**Pholidosteus* Jaekel, 1907*

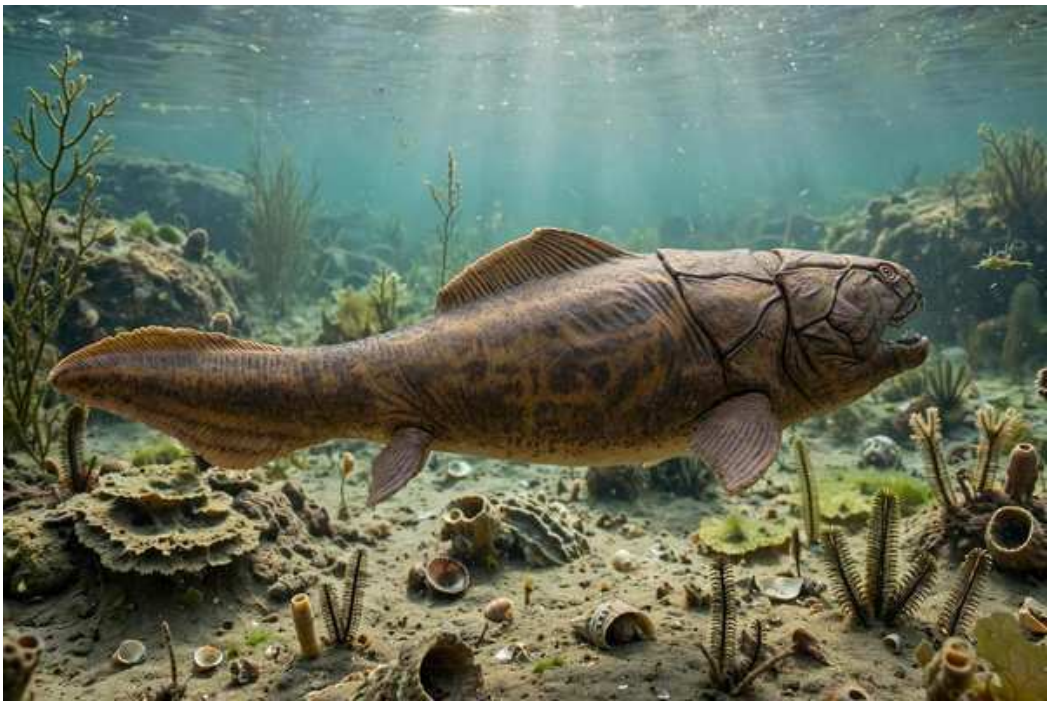


Ilustración: Pholidosteus en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL



Foto real del fósil: [Apokryltaros, CC BY-SA 3.0, vía Wikimedia Commons].

1. Nombre y significado. *Pholidosteus* combina el griego *pholis*, «escama», y *osteon*, «hueso»: algo así como «hueso de escamas», en referencia a su coraza de placas óseas. Otto Jaekel creó el género en 1907 en un trabajo dedicado expresamente a este pez y a la forma de la boca y del cuerpo en los placodermos. La especie tipo no se cita de forma unánime en las fuentes accesibles, por lo que esta ficha encabeza solo con el género.

2. Clasificación. Pez acorazado de la clase Placodermi, orden Arthrodira, dentro de los Brachythoraci y del grupo Eubrachythoraci, en la base de la radiación que luego produciría a

Coccosteus, *Plourdosteus* y, más lejos, a *Dunkleosteus*. Su familia exacta ha variado según los autores.

3. Cuándo vivió. Es un placodermo del Devónico de Alemania; las fuentes de síntesis lo sitúan en el Devónico medio-tardío, en el entorno de la fauna de Bad Wildungen. La datación fina por piso no está fijada de forma unánime en la literatura accesible, y se dice tal cual.

4. Dónde vivió. Se conoce de los yacimientos devónicos alemanes, en especial del área de Bad Wildungen (Hessen), famosa por sus peces acorazados de las calizas Kellwasser y niveles próximos, que representan mares cálidos de plataforma.

5. Tamaño y peso. Datos muy escasos: no se ha localizado en esta pasada una medida total publicada y fiable del animal completo. Por el tamaño de sus placas y por comparación con eubraquitorácidos basales próximos, se le supone un pez pequeño a mediano, de decenas de centímetros, pero esa cifra es una inferencia, no una medición. El peso se desconoce por completo.

6. Anatomía. Como buen artrodiro, llevaba la cabeza y la parte anterior del tronco encerradas en una coraza de placas óseas gruesas, unidas por una articulación entre cabeza y tronco que le permitía levantar el cráneo al abrir la boca. El resto del cuerpo, con escamas o desnudo, apenas se conserva, y la cola se conoce mal.

7. Armas y defensas naturales. Sus armas eran las placas dentales de las mandíbulas, afiladas como cuchillas en muchos artrodiros, y su defensa, la coraza: un escudo óseo difícil de perforar para la mayoría de depredadores de su tamaño.

8. Sentidos. Tenía ojos bien desarrollados alojados en órbitas laterales del cráneo y una red de canales de la línea lateral grabada en las placas de la coraza, con la que detectaba vibraciones en el agua. Del olfato y otros sentidos no hay datos específicos para el género.

9. Cómo se movía. Nadaba con ondulaciones de la cola y del tronco posterior, libre de coraza, mientras la parte acorazada delantera actuaba como un casco rígido. Los eubraquitorácidos basales como él eran nadadores activos de aguas abiertas o cercanas al fondo, no animales sedentarios.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Se le interpreta como un depredador de presas medianas y pequeñas — otros peces, cefalópodos e invertebrados — a las que atrapaba abriendo la boca con el característico levantamiento del cráneo de los artrodiros. No hay contenidos estomacales conocidos que lo confirmen de forma directa.

11. Comportamiento. Lo que la ciencia aún no sabe en detalle: no hay yacimientos con concentraciones de *Pholidosteus* que permitan hablar de grupos, territorios o cuidados. Se le supone un cazador solitario, como a la mayoría de artrodiros de su talla.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe: no existe evidencia alguna de comunicación en este género.

13. Reproducción y crías. No se conocen embriones ni juveniles asignados con seguridad a *Pholidosteus*. Otros placodermos devónicos demuestran fertilización interna y, en algunos casos, crías que nacían ya formadas, pero trasladar eso a este género es una hipótesis razonable, no un hecho.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe: no hay ningún estudio de crecimiento o longevidad para *Pholidosteus*.

15. Depredadores, rivales y presas. Compartía los mares de Bad Wildungen con artrodiros mayores y con otros peces acorazados: para ellos podía ser presa cuando era joven, y rival de peces de su misma talla cuando adulto. Sus presas serían pequeños peces e invertebrados de la plataforma marina.

16. Adaptaciones. Su adaptación clave es la misma de todos los artrodiros avanzados: la articulación craneal que convierte la cabeza en la palanca de una trampa rápida, protegida por una coraza que apenas penaliza la natación porque el tercio posterior queda libre.

17. Evolución y parientes vivos. Los placodermos no dejaron descendientes directos: son una rama hermana de los vertebrados con mandíbulas actuales. *Pholidosteus* importa porque ocupa un peldaño basal entre los artrodiros primitivos y la gran radiación de los cocosteomorfos y dunkleosteoideos. Sus «parientes» vivos, en sentido amplio, somos todos los gnatóstomos actuales.

18. Descubridor del primer fósil. El género lo dio a conocer Otto Jaekel en 1907, en las actas de la Sociedad de Amigos de las Ciencias Naturales de Berlín, con el artículo «Ueber *Pholidosteus* nov. gen.…», a partir de material alemán que él mismo estudió.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. No hay un «fósil famoso» de *Pholidosteus* comparable a los grandes dunkleosteus de museo: el material tipo es escaso y se conserva en colecciones alemanas. En Wikimedia Commons no hay ninguna fotografía libre y verificable de sus fósiles: las únicas imágenes del género son esquemas en cladogramas y dos reconstrucciones artísticas de la especie *Pholidosteus friedeli* (una de ellas descrita en Commons literalmente como «restauración en vida»), que no cumplen el criterio de foto real, y por eso la ficha no lleva foto.

20. Causa de su desaparición. Como todos los placodermos, el linaje al que pertenece desapareció en las extinciones del final del Devónico, hace unos 359 millones de años, cuando los ecosistemas marinos y de agua dulce sufrieron colapsos repetidos de oxígeno y de nivel del mar.

21. Debate científico abierto. La posición de *Pholidosteus* dentro de Eubrachythoraci ha saltado de un análisis a otro: aparece como forma basal previa a la escisión entre cocosteomorfos y paquiosteomorfos, pero con material tan escaso su anatomía completa sigue siendo en parte una reconstrucción por comparación.

22. Dato curioso. *Pholidosteus* nació como protagonista de un debate mayor que él: Jaekel lo usó en 1907 para discutir cómo se formaban la boca y el cuerpo de todos los placodermos, convirtiendo a este pez poco conocido en pieza de una de las primeras teorías sobre el origen de las mandíbulas.

PHYLLOLEPIS

**Phyllolepis concentrica* Agassiz, 1844 — «escama de hoja»*



Ilustración: Phyllolepis en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL



Foto real del fósil: [Dmitry Bogdanov, CC BY 3.0, vía Wikimedia Commons].

1. Nombre y significado. *Phyllolepis* une los términos griegos para «hoja» (*phyllon*) y «escama» (*lepis*): la «escama de hoja», por sus placas planas con anillos concéntricos que recuerdan a la madera o a una hoja. Louis Agassiz creó el género y su especie tipo, *Phyllolepis concentrica*, en 1844. Es el género tipo de todo el grupo de los filolépidos.

2. Clasificación. Pez acorazado de la clase Placodermi, orden Arthrodira, suborden Phyllolepida y familia Phyllolepididae. Los filolépidos son artrodiros muy modificados para la vida en el fondo de ríos y lagos.

3. Cuándo vivió. Las especies de *Phyllolepis* están restringidas al Fameniense, el último piso del Devónico tardío, hace unos 372 a 359 millones de años, con especial presencia hacia los 360 millones de años. Fue el último filolépido en pie: el único género de su grupo que sobrevivió a la extinción Frasniense-Fameniense.

4. Dónde vivió. Vivió en aguas dulces — ríos y arroyos — de Europa y América del Norte: Escocia, Bélgica, Groenlandia oriental, Pensilvania y otros puntos del antiguo continente de las Areniscas Rojas. Nada de mar abierto: es un pez de río en un mundo de peces marinos.

5. Tamaño y peso. Medía típicamente entre 30 y 40 centímetros de largo, aplastado como una tortilla con coraza. Su peso en vida no está calculado en la literatura accesible; sería el de un pez de fondo de esa talla, y no se da una cifra inventada.

6. Anatomía. Cuerpo muy plano cubierto por placas completas y planas, no por escamas sueltas, con una gran placa nucal ensanchada, cuatro plaquitas alrededor de la mandíbula superior, boca ancha y una ornamentación de anillos concéntricos lisos que da a la coraza un aspecto de vetas de madera. Los ojos eran diminutos y estaban a los lados de la cabeza.

7. Armas y defensas naturales. Sus armas eran la boca ancha y las placas dentales para sujetar presas por succión y sorpresa; su defensa, pasar inadvertido: plano, inmóvil y camuflado sobre el fondo, con la coraza como escudo si algo lo descubría.

8. Sentidos. Es el sentido lo que lo hace famoso: sus órbitas son tan pequeñas que se le considera prácticamente ciego. A cambio, detectaba a sus presas con órganos sensoriales alojados en los surcos superficiales de sus placas, una especie de «tacto a distancia» repartido por toda la coraza.

9. Cómo se movía. Se desplazaba poco y mal en aguas abiertas: avanzaba con ondulaciones del cuerpo y de la cola sobre el fondo de los ríos, en trayectos cortos entre escondite y escondite. Era un emboscado, no un perseguidor.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Era un depredador de fondo que cazaba al acecho: esperaba enterrado o pegado al lecho y abría de golpe su boca ancha, generando una succión que arrastraba a pequeños peces e invertebrados. Los arcos branquiales de la especie *P. thomsoni* confirman ese modo de alimentación por succión, parecido al de los rapes actuales.

11. Comportamiento. Solitario y territorial en su rincón del río, a juzgar por su anatomía de emboscado. No hay pruebas de vida social; los filolépidos aparecen como depredadores discretos que dejaban que la comida viniera a ellos.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe: no hay evidencia de comunicación en *Phyllolepis* más allá de lo que su sistema sensorial de surcos pudiera percibir de otros animales cercanos.

13. Reproducción y crías. No se conocen huevos, embriones ni juveniles de este género. En otros placodermos se ha documentado fertilización interna, pero para *Phyllolepis* la reproducción sigue siendo terreno desconocido.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe: no existen estimaciones publicadas y fiables de longevidad para este género.

15. Depredadores, rivales y presas. Sus presas eran pequeños peces e invertebrados fluviales. Sus rivales y posibles depredadores compartían los ríos del Fameniense: grandes sarcopterigios

como *Hyneria* en Norteamérica y otros placodermos de agua dulce podían convertirlo en presa pese a su coraza.

16. Adaptaciones. Todo en él es adaptación al fondo: cuerpo plano, ojos sacrificados, boca ancha hacia adelante y una coraza-sensor que «ve» sin ojos. Es una solución extrema y elegante al problema de cazar en aguas turbias donde la vista sirve de poco.

17. Evolución y parientes vivos. Los filolépidos arrancaron en el Devónico de Australia y China y conquistaron los ríos del mundo; *Phyllolepis* fue su canto final en Europa y Norteamérica. No tienen parientes vivos: su linaje se cerró con ellos, y su modo de vida recuerda por convergencia a rapes y peces planos actuales, sin parentesco directo.

18. Descubridor del primer fósil. Louis Agassiz describió el género en 1844 en su gran obra sobre los peces fósiles, a partir de placas de las Areniscas Rojas británicas. Desde entonces se han nombrado alrededor de una decena de especies en Europa y Norteamérica, la más reciente *P. thomsoni*, descrita en 2013 por Long y Daeschler a partir de material de Pensilvania.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. Los ejemplares articulados de Red Hill (Pensilvania) y de Groenlandia oriental son los más completos; hay material en el Museo de Historia Natural de Londres y en la Academia de Ciencias Naturales de Filadelfia. En Wikimedia Commons solo se localizaron moldes, un modelo de yeso de 1953 y dibujos, que no cumplen el criterio de foto real, por lo que esta ficha queda sin foto en esta pasada.

20. Causa de su desaparición. Desapareció en la extinción de finales del Devónico, la misma crisis del evento Hangenberg que cerró el período: los ríos y lagos famenienses perdieron a casi todos sus grandes peces acorazados en muy poco tiempo geológico.

21. Debate científico abierto. Se debate si los filolépidos eran realmente ciegos o si conservaban una visión mínima, y también su origen: la hipótesis dominante los hace descender del placodermo chino *Gavinaspis*, pero el salto de los ríos australianos a los del hemisferio norte aún tiene huecos en el registro.

22. Dato curioso. Su coraza parece tallada en madera: los anillos concéntricos de sus placas imitan las vetas de un tronco, un camuflaje involuntario que hoy permite reconocer un fragmento de *Phyllolepis* a simple vista entre miles de restos de peces devónicos.

PLATYCEPHALICHTHYS

**Platycephalichthys* Vorobyeva, 1959*



Ilustración: Platycephalichthys en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL



Foto real del fósil: [Eduard Solà Vázquez, CC BY-SA 3.0].

1. Nombre y significado. *Platycephalichthys* significa literalmente «pez de cabeza plana o ancha»: del griego *platys*, ancho, *kephale*, cabeza, e *ichthys*, pez. El nombre describe su rasgo más evidente, un cráneo ancho y aplanado de depredador de fondo. Lo estableció Emilia Vorobyeva en 1959; por su especie tipo no citada de forma segura en las síntesis accesibles, esta ficha encabeza solo con el género.

2. Clasificación. Pez de aletas lobuladas de la clase Sarcopterygii, dentro de los tetrapodomorfos. Tradicionalmente se le agrupó con los tristichoptéridos (la familia de *Eusthenopteron*), pero los

análisis de Swartz (2012) lo dejan fuera de Tristichopteridae, como un tetrapodomorfo cercano a la línea que lleva a los elpistostegalios y a los primeros tetrápodos.

3. Cuándo vivió. Vivió en el Devónico tardío, sobre todo en el Frasniense, hace unos 382 a 372 millones de años, con registros también hacia el Fameniense según la especie. Su especie mejor conocida, *P. bischoffi*, es frasniense.

4. Dónde vivió. Se conoce de la Rusia europea, Letonia y otros puntos de la antigua plataforma báltica, en ambientes fluviales, lacustres y de estuario del continente de las Areniscas Rojas. En Langsēde (Letonia) sus restos aparecen junto a *Bothriolepis maxima* y *Holoptychius*.

5. Tamaño y peso. Era un sarcopterigio grande: los cráneos conocidos son de decenas de centímetros y las reconstrucciones del animal completo lo sitúan por encima del metro y medio, con especies que pudieron acercarse a los 2 o 3 metros según las estimaciones publicadas para el grupo. No hay una medición única y cerrada; el peso se desconoce.

6. Anatomía. Cráneo ancho, plano y triangular, con los ojos en la parte superior, mandíbulas cargadas de dientes y colmillos en el paladar, y un cuerpo robusto cubierto de escamas redondeadas sin cosmina, como las de los tristichoptéridos. Las aletas pares eran lobuladas, con un esqueleto interno de huesos homologables a los de las extremidades, y la aleta caudal, trilobulada en sus parientes cercanos.

7. Armas y defensas naturales. Sus armas eran los colmillos y la batería de dientes de las mandíbulas, ideales para sujetar peces enteros; la foto real de esta ficha muestra de cerca esa dentadura en el cráneo de museo. Su defensa era el tamaño y la coraza de escamas gruesas.

8. Sentidos. Vista orientada hacia arriba, propia de un cazador que vigila la columna de agua desde el fondo, y línea lateral desarrollada para percibir movimientos cercanos. Del resto de sentidos no hay datos directos.

9. Cómo se movía. Nadaba con ondulaciones del cuerpo y golpes de la cola, usando las aletas lobuladas para maniobrar y apoyarse en fondos de ríos y estuarios. Como sus parientes tristichoptéridos, podía ser sorprendentemente rápido en distancias cortas.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Era un depredador de peces: su cráneo plano y su dentadura de colmillos encajan con un cazador al acecho que se abalanza desde el fondo o entre la vegetación de las orillas sobre peces más pequeños, incluidos acantodios y jóvenes sarcopterigios.

11. Comportamiento. Se le interpreta como un emboscado solitario de aguas dulces y salobres, paciente en el fondo y explosivo en el ataque, en el mismo nicho que hoy ocupan lucios y peces gato grandes. No hay evidencia fósil de comportamiento social.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe: no existe ninguna evidencia sobre comunicación en este género.

13. Reproducción y crías. No se conocen huevos ni juveniles asignados con seguridad. Por analogía con otros sarcopterigios devónicos se supone puesta de huevos en el agua y desarrollo directo, sin fase larvaria marcada, como se ha inferido en *Eusthenopteron*, pero para este género es solo una comparación.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe: no hay estudios de edad publicados para

Platycephalichthys; un pez de su talla viviría probablemente más de una década, pero esa cifra es una analogía, no un dato.

15. Depredadores, rivales y presas. De adulto era de los mayores depredadores de su río: pocos animales podían con él. De joven, en cambio, entraba en el menú de los grandes artrodiros y de otros sarcopterigios gigantes con los que compartía las aguas bálticas.

16. Adaptaciones. Su cráneo aplanado con ojos dorsales y sus aletas lobuladas fuertes son la fórmula del depredador de fondo del Devónico tardío, la misma combinación que, pulida en sus primos elpistostegalios, acabaría produciendo extremidades con dedos.

17. Evolución y parientes vivos. Ocupa un lugar emocionante del árbol: está en la serie de peces de aletas lobuladas de los que descienden los tetrápodos, es decir, todos los vertebrados terrestres actuales, incluidos nosotros. Sus parientes vivos más cercanos en sentido amplio son los peces pulmonados y, a través de los tetrápodos, toda la fauna de tierra firme.

18. Descubridor del primer fósil. El género lo instituyó la paleontóloga soviética Emilia Vorobyeva en 1959, a partir de material del Devónico de la plataforma rusa que ella misma estudió durante décadas; la especie *P. bischoffi* honra en su nombre a otro investigador de los peces devónicos bálticos.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. El cráneo expuesto en CosmoCaixa (Barcelona), fotografiado por Eduard Solà Vázquez y reproducido como foto real de esta ficha, es su ejemplar más visto por el público: se aprecian el techo craneal y los colmillos. El material científico principal se conserva en colecciones de Moscú y de Letonia.

20. Causa de su desaparición. Desapareció con la crisis del final del Devónico, que golpeó durísimo a los grandes sarcopterigios de agua dulce: tras el evento Hangenberg, los ríos del mundo ya no volvieron a tener peces de aletas lobuladas gigantes como él.

21. Debate científico abierto. Su posición exacta sigue abierta: ¿tristichoptérido tardío o tetrapodomorfo ya fuera de la familia, en el camino hacia *Panderichthys* y los elpistostegalios? Cada reestudio de su cráneo mueve la respuesta, y de ella depende parte del relato de cómo los peces se acercaron a la orilla.

22. Dato curioso. Su apellido científico es una descripción perfecta y sin poesía: «pez de cabeza plana». Y esa cabeza plana, vista desde arriba en el ejemplar de Barcelona, se parece asombrosamente a la de un cocodrilo en miniatura… varios cientos de millones de años antes de que existieran los cocodrilos.

PLATYCLYMENIA

**Platyclymenia annulata* (Münster, 1832)*



Ilustración: Platyclymenia en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL



Foto real del fósil: [Ghedo, CC BY-SA 4.0].

1. Nombre y significado. *Platyclymenia* es «la *Clymenia* ancha o aplanada», del griego *platys*, ancho. Alpheus Hyatt creó el género en 1884 y su especie tipo es *Platyclymenia annulata*, descrita por Georg zu Münster en 1832 como *Goniatites annulatus*; el epíteto *annulata*, «anillada», describe las costillas que rodean su concha vuelta a vuelta.

2. Clasificación. Molusco cefalópodo de la subclase Ammonoidea, orden Clymeniida, familia Platyclymeniidae. Los climénidos son los ammonoideos más peculiares del Devónico: llevaban el sifón por el lado interno (dorsal) de la concha, al revés que casi todos los demás ammonoideos.

3. Cuándo vivió. Vivió en el Fameniense, el último piso del Devónico tardío, hace unos 372 a 359 millones de años. Fue tan abundante y de distribución tan amplia que da nombre a una biozona formal, la Zona de *Platyclymenia annulata,* del Fameniense medio, usada para datar rocas en tres continentes.

4. Dónde vivió. Mares cálidos de plataforma y talud de Europa (Alemania, Polonia, España), norte de África (Marruecos, Argelia), Kazajistán, China y América del Norte (Montana, Oklahoma). Es un género casi global dentro de los mares famenienses.

5. Tamaño y peso. Era un ammonoideo pequeño: las conchas adultas miden habitualmente unos pocos centímetros de diámetro, en torno a 2–6 centímetros en la mayoría de los ejemplares citados. El peso del animal completo sería de unos pocos gramos; no hay una cifra publicada y no se inventa.

6. Anatomía. Concha enrollada en espiral plana, de vueltas relativamente anchas y ombligo visible, recorrida por costillas anulares que en algunas formas se doblan en pares. Por dentro, tabiques (septos) dividían la concha en cámaras de flotación; el animal vivía solo en la última, la cámara de habitación, de la que salían la cabeza y los brazos. Su sutura, la línea donde los septos tocan la concha, es sencilla, de tipo goniatítico evolucionado.

7. Armas y defensas naturales. No tenía armas conocidas más allá de los brazos con los que sujetaba a sus presas y, quizá, un pico córneo como el de los cefalópodos actuales, que no se ha conservado en este género. Su defensa era la concha: dura, compartimentada y capaz de seguir flotando aunque una cámara se dañase.

8. Sentidos. Por anatomía comparada con nautilos y ammonoideos mejor conocidos, tendría ojos bien formados a los lados de la cabeza y un sentido químico del agua desarrollado. No hay órganos sensoriales fosilizados de *Platyclymenia* en concreto: es una inferencia del grupo.

9. Cómo se movía. Se desplazaba por propulsión a chorro, expulsando agua por el hipónomo, y regulaba su flotación variando el gas y el líquido de las cámaras de la concha. Los climénidos se consideran nadadores lentos o de deriva controlada, más de aguas abiertas cercanas al fondo que velocistas.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Depredador de pequeños animales: crustáceos diminutos, crías de otros cefalópodos y fauna planctónica o de fondo que pudiera atrapar con los brazos y llevarse al pico. No hay restos de alimentación directa en este género; la dieta se infiere de su anatomía y de su contexto.

11. Comportamiento. Hay un dato de comportamiento escondido en sus fósiles: en Montana y en otros lugares sus conchas muestran los septos finales muy apretados, un patrón que se interpreta como señal de condiciones de vida inestables y crecimiento con estrés en las últimas etapas. También protagonizó «floraciones» oportunistas tras los eventos anóxicos de Annulata, colonizando rápido los fondos recuperados.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe: nada se conoce de comunicación en los climénidos; cualquier afirmación sería inventada.

13. Reproducción y crías. Como otros ammonoideos, pondría masas de huevos pequeños de los que saldrían crías planctónicas diminutas, las ammonitelas. No se conocen puestas de *Platyclymenia*; es el patrón general del grupo aplicado con cautela.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe con precisión: por el tamaño y el número de cámaras, los ammonoideos pequeños como este vivirían probablemente entre uno y pocos años, pero no hay un estudio específico para el género.

15. Depredadores, rivales y presas. Era presa codiciada de los peces del Fameniense: condrictios ctenacantos, artrodiros y grandes sarcopterigios lo tenían en su menú, y la presión de esos depredadores se ha relacionado con el aumento de complejidad de las suturas de los climénidos. Competía por el alimento con otros ammonoideos como *Sporadoceras* o *Prionoceras*.

16. Adaptaciones. Su gran adaptación es el sistema de cámaras con sifón dorsal, único entre los ammonoideos, que le daba un control fino de la flotación; y su éxito oportunista: crecer deprisa y aparecer en masa cuando los fondos se recuperaban de una crisis de oxígeno.

17. Evolución y parientes vivos. Los climénidos fueron el último experimento de los ammonoideos devónicos y no sobrevivieron al período. Los ammonoideos continuaron con otros órdenes hasta el final del Cretácico; sus parientes vivos más cercanos hoy son los coleoides (calamares, sepias y pulpos) y, algo más lejos, los nautilos.

18. Descubridor del primer fósil. La especie tipo la describió Georg Graf zu Münster en 1832, en su trabajo sobre los cefalópodos de las calizas devónicas alemanas; Hyatt separó el género *Platyclymenia* en 1884, y Price y Korn revisaron en detalle sus especies alemanas en 1989.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. Las calizas rojas «griotte» del Sáhara argelino y del Anti-Atlas marroquí, y las lutitas de Three Forks en Montana, dan ejemplares clásicos; la foto real de esta ficha muestra un ejemplar sahariano del Fameniense fotografiado por Ghedo. Hay buenas series en museos de historia natural de Berlín, Fráncfort y París.

20. Causa de su desaparición. Los climénidos desaparecieron por completo en la extinción del final del Devónico, en el evento Hangenberg de hace unos 359 millones de años: ningún representante del orden Clymeniida cruzó al Carbonífero.

21. Debate científico abierto. Las especies de *Platyclymenia* forman un continuo de variación en costillas y sección de vuelta, y los especialistas debaten cuántas de las especies nombradas son reales y cuántas son extremos de una misma especie variable. También se discute qué significan exactamente los septos apretados de los adultos: ¿estrés ambiental, madurez o enfermedad?

22. Dato curioso. Lleva el sifón «al revés»: en casi todos los ammonoideos ese tubo corre por el borde externo de la concha, pero en los climénidos como *Platyclymenia* va por dentro, pegado al dorso. Es como si su fontanería interna se hubiera instalado del revés respecto a todo su grupo.

PLOURDOSTEUS

**Plourdosteus* Ørvig, 1951*

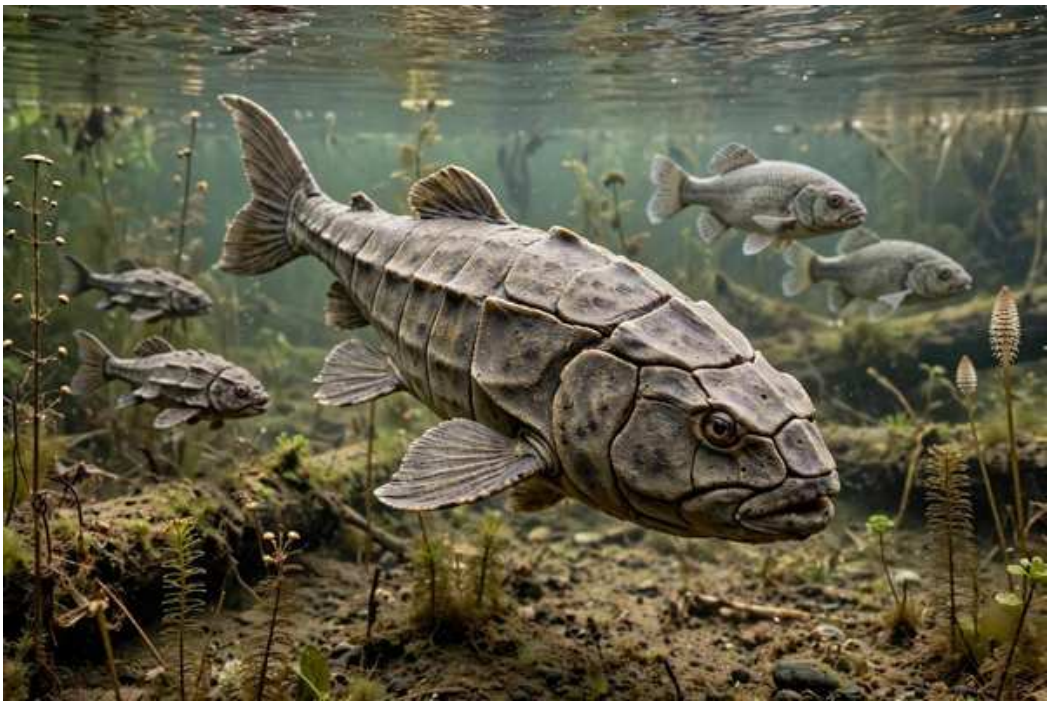


Ilustración: Plourdosteus en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL

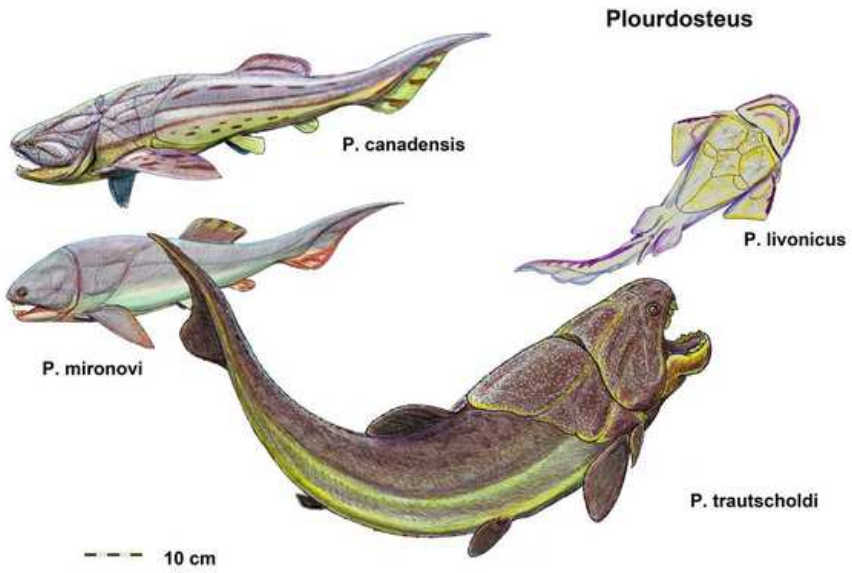


Foto real del fósil: [DiBgd, CC BY-SA 4.0, vía Wikimedia Commons].

1. Nombre y significado. *Plourdosteus* fue creado por Tor Ørvig en 1951; su especie más conocida es *Plourdosteus canadensis*, «el de Canadá», por los fósiles del yacimiento de Miguasha, en Quebec. El sufijo *-osteus* alude al hueso de su coraza; la dedicatoria exacta del nombre genérico no se explica en las síntesis accesibles y se deja constancia de ello.

2. Clasificación. Pez acorazado de la clase Placodermi, orden Arthrodira, grupo Eubrachythoraci y clado Coccosteomorphi; los análisis recientes lo colocan en la familia Panxiosteidae, junto a *Panxiosteus* y *Janiosteus*, como pariente cercano del linaje de *Coccosteus* y, más lejos, de

Dunkleosteus.

3. Cuándo vivió. Vivió del Devónico medio al Devónico tardío, con su momento más conocido en el Frasniense, hace unos 382 a 372 millones de años: *P. canadensis* es uno de los peces emblemáticos de la Formación Escuminac de Miguasha, de edad frasniense media.

4. Dónde vivió. Es uno de los artrodiros de distribución más amplia: además de Canadá (Miguasha), se ha citado en los Urales, Severnaya Zemlya, Escocia, Alemania, Polonia e Irán, tanto en ambientes marinos como en estuarios de tipo Escuminac, un antiguo estuario de aguas mezcladas.

5. Tamaño y peso. Las especies de *Plourdosteus* se mueven en tallas de varias decenas de centímetros; para *P. canadensis* las reconstrucciones lo sitúan en torno al medio metro o algo más. No se ha localizado una medición máxima consensuada ni ningún peso estimado en la literatura accesible.

6. Anatomía. Coraza cefálica y torácica de placas gruesas articuladas entre sí, con la articulación del cuello típica de los artrodiros, ojos laterales y placas dentales en las mandíbulas para procesar presas duras y blandas. Su apéndice pectoral ha sido objeto de estudios histológicos clásicos: Ørvig describió en 1951 los esferitos minerales de su esqueleto interno, un detalle microscópico pionero.

7. Armas y defensas naturales. Armas: las placas dentales de borde cortante de sus mandíbulas. Defensa: la doble coraza de cabeza y tronco, que dejaba fuera del alcance de la mayoría de depredadores los órganos vitales.

8. Sentidos. Vista funcional y línea lateral impresa en los canales de sus placas, como en otros artrodiros. No hay estudios sensoriales específicos del género.

9. Cómo se movía. Nadaba en la columna de agua y cerca del fondo de estuarios y plataformas, impulsándose con la cola, libre de coraza. Los análisis funcionales de los cocosteomorfos lo describen como un nadador demersal activo, capaz de maniobrar entre fondos de estuario.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Depredador generalista de peces pequeños, crustáceos e invertebrados de fondo, a los que atrapaba con la rápida apertura de boca de los artrodiros y procesaba con sus placas dentales. En Miguasha compartía el estuario con una veintena de especies de peces, un bufé completo del Frasniense.

11. Comportamiento. No hay datos directos de comportamiento social; se le supone un cazador solitario o en agregaciones sueltas ligadas a la comida, como los depredadores medianos de los estuarios actuales.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe: no existe evidencia de comunicación en *Plourdosteus*.

13. Reproducción y crías. No se conocen embriones de este género. La fertilización interna está demostrada en otros placodermos devónicos, así que es plausible también aquí, pero debe presentarse como hipótesis, no como hecho.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe: no hay estudios de longevidad para el género; su talla sugiere varios años de crecimiento, sin cifra demostrable.

15. Depredadores, rivales y presas. En Escuminac, sus posibles depredadores eran los mayores

peces del estuario, incluidos grandes sarcopterigios como *Eusthenopteron* en sus tallas máximas y otros artrodiros; sus presas, los peces pequeños y los invertebrados que abundaban en aquellas aguas, y sus rivales, antiarcos como *Bothriolepis canadensis*, el pez más abundante de Miguasha.

16. Adaptaciones. Su coraza articulada y su distribución casi mundial hablan de un diseño generalista y viajero: el mismo plan corporal funcionaba en mares de Escocia, estuarios de Canadá y plataformas de Irán, una versatilidad rara entre los placodermos.

17. Evolución y parientes vivos. Es un eslabón bien situado entre los cocosteidos clásicos y la rama que lleva a los grandes dunkleosteoideos. Sin descendientes directos, como todos los placodermos, pero su grupo ilumina cómo se construyó el plan de los vertebrados con mandíbulas del que descendemos los gnatóstomos actuales.

18. Descubridor del primer fósil. El género lo erigió el paleontólogo sueco Tor Ørvig en 1951, en sus estudios sobre el esqueleto de los peces de Miguasha; la especie *canadensis* procedía de material descrito antes como un «*Coccosteus*» canadiense y fue reasignada al nuevo género.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. El Parque Nacional de Miguasha (Quebec), Patrimonio Mundial de la UNESCO, es su casa: allí se exponen ejemplares de *P. canadensis* junto a la fauna completa de Escuminac. En Wikimedia Commons solo se localizaron dibujos de reconstrucción de este género, que no cumplen el criterio de foto real, y por eso esta ficha queda sin foto en esta pasada.

20. Causa de su desaparición. Desapareció con el resto de los placodermos en las crisis del final del Devónico; los artrodiros de estuario como él no cruzaron el límite al Carbonífero.

21. Debate científico abierto. Su familia ha cambiado de sitio en pocos años: de los cocosteidos clásicos a Panxiosteidae en los análisis de Zhu y colaboradores (2016), y el estatus de esa familia como grupo natural sigue discutiéndose con cada nueva matriz de datos. También se revisa cuántas de las especies atribuidas a *Plourdosteus* en medio mundo son realmente suyas.

22. Dato curioso. *Plourdosteus* es un viajero: es de los pocos peces devónicos hallados a la vez en Canadá, Escocia, Alemania, Polonia, los Urales, Siberia ártica e Irán. Su coraza aparece en tres continentes, como si hubiera tenido pasaporte propio en el mundo del Devónico.

POROLEPIS

**Porolepis posnaniensis* (Kade, 1858)*



Ilustración: Porolepis en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL

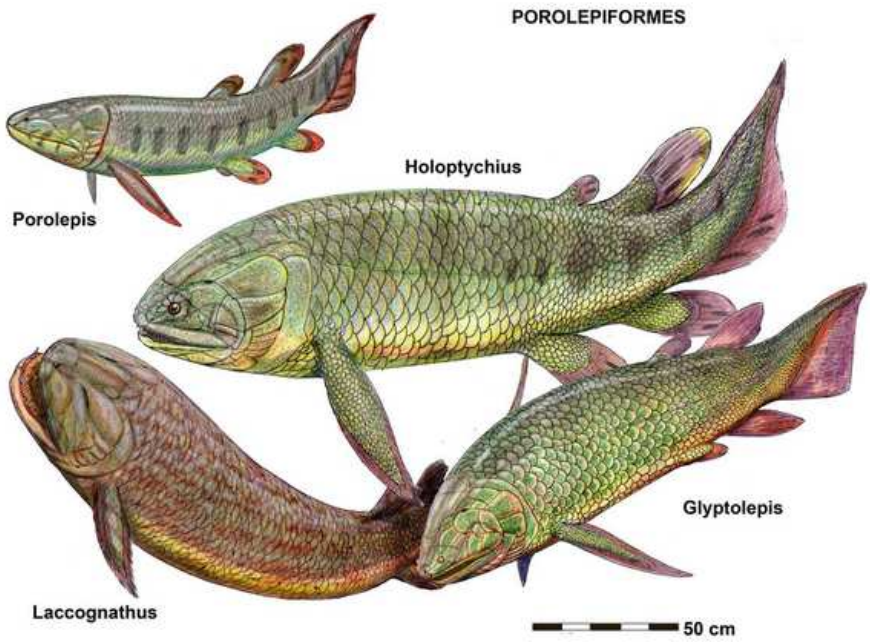


Foto real del fósil: [DiBgd, CC BY-SA 4.0, vía Wikimedia Commons].

1. Nombre y significado. *Porolepis* significa «escama con poros»: del latín *porus*, poro, y el griego *lepis*, escama, por los poros bien visibles que perforan la capa de cosmina de sus escamas y huesos dérmicos. Arthur Smith Woodward creó el género en 1891; su especie tipo, *P. posnaniensis*, había sido descrita por Kade en 1858, décadas antes de que el género tuviera nombre.

2. Clasificación. Pez de aletas lobuladas de la clase Sarcopterygii, orden Porolepiformes y familia Porolepididae. Los porolepiformes son el grupo hermano de los peces pulmonados dentro de los

dipnomorfos, así que *Porolepis* está más cerca de los pulmonados actuales que de los tetrápodos.

3. Cuándo vivió. Es un pez del Devónico inferior en la mayoría de las síntesis, de hace unos 419 a 393 millones de años, aunque algunas listas de géneros le asignan un rango más amplio, hasta el Devónico medio o incluso tardío según la especie atribuida. Esta contradicción entre fuentes se deja escrita tal cual: el núcleo seguro del género es devónico inferior.

4. Dónde vivió. Su tierra clásica es la Serie del Dniéster, en Ucrania, extraordinariamente rica en restos de *Porolepis*; también aparece en las capas de Nellen Köpfchen en Alemania y, con especies atribuidas, en Spitzberg, los Urales, Siberia y Australia. Vivía en ríos y deltas del antiguo continente euramericano.

5. Tamaño y peso. Se conoce sobre todo por escamas, huesos del cráneo y fragmentos, y no hay un esqueleto completo que fije la talla: se le reconstruye como un pez mediano, de decenas de centímetros, posiblemente en torno al medio metro en los ejemplares grandes, pero son estimaciones por comparación con porolepiformes mejor conocidos como *Holoptychius* y *Laccognathus*. El peso se desconoce.

6. Anatomía. Cuerpo robusto de sarcopterigio primitivo, con escamas gruesas cubiertas de cosmina brillante perforada por poros — el rasgo que da nombre al género —, cráneo de huesos dérmicos ornamentados, grandes colmillos en las mandíbulas y en los huesos coronoideos, y aletas lobuladas con un eje óseo interno. Las especies se distinguen en buena parte por detalles de las escamas y de los huesos del hocico.

7. Armas y defensas naturales. Sus armas eran los colmillos de las mandíbulas, propios de un depredador de peces; su defensa, el blindaje de escamas gruesas con cosmina, una coraza flexible que cubría todo el cuerpo.

8. Sentidos. Los poros de la cosmina se asocian a un sistema sensorial dérmico bien desarrollado, además de la línea lateral: *Porolepis* «sentía» el agua por la piel de una manera que los osteolepiformes, sin esos poros tan marcados, no tenían. Vista y olfato serían los habituales de un pez depredador fluvial.

9. Cómo se movía. Nadaba con la cola y con las aletas lobuladas en ríos y canales de delta, en el mismo estilo que otros sarcopterigios primitivos: buen maniobrador de aguas lentas, no un velocista de aguas abiertas.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Depredador de peces más pequeños y de invertebrados grandes, a los que sujetaba con sus colmillos curvados. La dentición interna, con filas de dientes y colmillos en los coronoideos, es la de un cazador que traga presas enteras.

11. Comportamiento. Lo que la ciencia aún no sabe en detalle: la abundancia de restos en el Dniéster indica que era un pez común en aquellos ríos, pero no hay datos sobre grupos, territorios o migraciones.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe: no existe evidencia alguna de comunicación en *Porolepis*.

13. Reproducción y crías. No se conocen huevos ni juveniles del género. Se supone el patrón general de los sarcopterigios primitivos — puesta en el agua y desarrollo directo —, pero es inferencia, no observación.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe: no hay datos de edad ni de crecimiento publicados para este género.

15. Depredadores, rivales y presas. En los ríos del Devónico inferior compartía aguas con placodermos, acantodios y otros sarcopterigios: era depredador de los peces pequeños y, a la vez, presa potencial de los mayores depredadores fluviales de su época.

16. Adaptaciones. La cosmina porosa es su firma: una capa dura y brillante, sensible al entorno, sobre escamas gruesas. A eso se suma la dentición de colmillos múltiples, ideal para un río turbio donde la presa se detecta tarde y hay que sujetarla al primer contacto.

17. Evolución y parientes vivos. Los porolepiformes interesan porque están en la rama de los peces pulmonados: Erik Jarvik llegó a defender que habían originado a salamandras y cecilias, una idea hoy abandonada, pero que muestra lo cerca que este grupo está de preguntas grandes. Sus parientes vivos más próximos son los peces pulmonados de África, Sudamérica y Australia.

18. Descubridor del primer fósil. La especie tipo fue descrita por Kade en 1858 a partir de material del Devónico de la región del Dniéster y de Poznan; Woodward le dio el nombre genérico *Porolepis* en 1891, y Erik Jarvik describió después varias especies de Spitzberg en los años treinta del siglo XX.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. Las colecciones de la Serie del Dniéster (Ucrania) son la referencia mundial del género, con material también en museos de Londres, Estocolmo y Berlín. En esta pasada no se localizó en Wikimedia Commons ninguna fotografía libre y verificable de un fósil de *Porolepis* — solo reconstrucciones y esquemas de escamas de otros osteíctios — y por eso la ficha no lleva foto real.

20. Causa de su desaparición. El género dejó de existir a lo largo del Devónico, en el declive general de los sarcopterigios primitivos de agua dulce frente a los nuevos peces óseos y a los cambios de los ríos del Devónico medio y tardío; no hay un evento único al que atribuir su final concreto.

21. Debate científico abierto. Hay dos frentes abiertos: el rango temporal real del género — Devónico inferior frente a registros más jóvenes atribuidos a veces con material dudoso — y la lista de especies válidas, porque varias se fundaron solo en escamas y su identidad se discute cada vez que se revisa el material del Dniéster.

22. Dato curioso. *Porolepis* vivió 33 años con nombre prestado: su especie tipo se describió en 1858, pero el género no existió como nombre hasta 1891. Durante una generación, los museos guardaron sus fósiles sin saber en qué género ponerlos.

PROLECANITES

**Prolecanites mojsisovicsi* Mojsisovics, 1882*



Ilustración: Prolecanites en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL



Foto real del fósil: [James St. John, CC BY 2.0, vía Wikimedia Commons].

1. Nombre y significado. *Prolecanites* combina el prefijo *pro-*, «antes» o «delante», con una raíz que remite a *Lecanites*, otro ammonoideo: es, en esencia, «el anterior a *Lecanites*», un nombre de parentesco pensado por Edmund Mojsisovics en 1882. La especie tipo llegó por un camino enrevesado: fue descrita primero como *Goniatites mixolobus* Sandberger, 1850, pero ese nombre ya estaba ocupado por otra especie de Phillips (1836), así que Miller la rebautizó en 1938 como *Prolecanites mojsisovicsi*, en honor del propio Mojsisovics.

2. Clasificación. Molusco cefalópodo ammonoideo del orden Prolecanitida, superfamilia

Prolecanitoidea y familia Prolecanitidae, de la que es uno de los géneros de referencia. Los prolecanítidos son un linaje pequeño y muy estable: conchas estrechas, en forma de disco o de lente fina, sifúnculo retrocoanítico pegado al margen ventral y suturas mayoritariamente goniatíticas, con un lóbulo ventral estrecho que puede ser entero o tridentado. De este tronco saldrían, mucho después, todos los ammonoideos mesozoicos.

3. Cuándo vivió. Aquí hay que ser honesto con el rango: el orden Prolecanitida aparece en el Devónico tardío, junto al límite con el Carbonífero, pero el grueso del registro de *Prolecanites* es ya carbonífero, sobre todo del Viseense (hace unos 347 a 331 millones de años); la especie tipo procede de la zona de *Goniatites crenistria* del Macizo Renano, de edad viseense. El catálogo de este libro lo recoge como «del Devónico tardío» por el origen del linaje, pero sus fósiles típicos son del Carbonífero inferior, y así se declara.

4. Dónde vivió. Europa central y occidental en primer lugar —el Macizo Renano de Alemania es la casa de la especie tipo—, con registros del género en la Península Ibérica (la especie *Prolecanites (Cantabricanites) postapplanatus* se describió del Viseense superior de España) y en otros mares del Paleozoico tardío. Vivía en mares abiertos de plataforma, los mismos que recorrían los goniatites de su época.

5. Tamaño y peso. Era un ammonoideo pequeño o mediano: las conchas de los prolecanítidos conocidos se mueven, en general, entre unos pocos centímetros y en torno a una decena de centímetros de diámetro. No existe una medida máxima cerrada y universal para el género ni una estimación de peso publicada: cualquier cifra más fina sería inventada.

6. Anatomía. Concha planiespiral, evoluta —con las vueltas poco solapadas y el ombligo bien visible—, de perfil oval comprimido y vientre redondeado, con ornamentación muy débil, reducida casi a finas líneas de crecimiento. Por dentro, la concha estaba dividida en cámaras por tabiques (septos) cuya unión con la pared forma la sutura característica del grupo: lóbulo externo en forma de bolsa o de lanza, lóbulos adventicios y laterales también apuntados. El animal ocupaba solo la última cámara, la de habitación.

7. Armas y defensas naturales. No tenía armas conocidas: su defensa era la propia concha, dentro de la cual podía recogerse, y su capacidad de moverse por el agua. Como otros ammonoideos primitivos, es probable que contara con una estructura córnea en la abertura, pero en *Prolecanites* no se ha conservado nada parecido de forma segura.

8. Sentidos. Lo que la ciencia aún no sabe en detalle: por parentesco con los cefalópodos actuales y por la anatomía general de los ammonoideos, tendría ojos desarrollados y buen sentido del equilibrio gracias a los estatocistos, pero ningún resto blando de *Prolecanites* permite afirmarlo para este género concreto.

9. Cómo se movía. Nadaba como los demás ammonoideos: expulsando agua por un sifón ventral (el hipónomo) en pulsos, con la flotación regulada por el gas y el líquido de las cámaras de la concha, unidas por el sifúnculo. Su concha fina y discoidal sugiere un nadador tranquilo de aguas abiertas, no un velocista.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Lo que la ciencia aún no sabe de forma directa: no se conocen contenidos digestivos ni aparatos bucales asignados con seguridad a *Prolecanites*. Por analogía con otros ammonoideos paleozoicos, lo más probable es que se alimentara de pequeños animales planctónicos y de presas menudas que capturaba con sus tentáculos cerca de la abertura.

11. Comportamiento. Lo que la ciencia aún no sabe: nada en el registro de este género permite reconstruir su vida social. Los estudios de ontogenia de los prolecanítidos muestran un crecimiento regular, con juveniles algo más evolutos que los adultos, pero del día a día del animal no quedó rastro.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe: no se conserva ninguna estructura que permita hablar de comunicación en este género, más allá de las señales visuales genéricas que se suponen en los cefalópodos.

13. Reproducción y crías. Lo que la ciencia aún no sabe para *Prolecanites* en concreto. En los ammonoideos en general, la reproducción era por huevos de los que salían juveniles diminutos con una primera concha (la protoconcha); los prolecanítidos muestran además una ontogenia de la concha bastante simple, sin grandes cambios de forma entre jóvenes y adultos.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe: nadie ha publicado un cálculo de edad o de ritmo de crecimiento para este género, así que no se da ninguna cifra.

15. Depredadores, rivales y presas. Compartía el mar con goniatites y otros ammonoideos, con nautiloideos de concha recta y enrollada y con los grandes peces del Paleozoico tardío, que serían sus principales enemigos naturales. Sus presas probables eran los pequeños organismos del plancton y del fondo blando, siempre como inferencia a partir del grupo, no como observación directa.

16. Adaptaciones. Su rasgo distintivo es la sutura: los prolecanítidos desarrollaron lóbulos adventicios adicionales que no tienen los goniatites típicos, un paso clave en la historia de los ammonoideos. A eso se suma una concha fina, ligera y de crecimiento ordenado, con una ontogenia sencilla que apenas cambia la forma entre el juvenil y el adulto.

17. Evolución y parientes vivos. *Prolecanites* pertenece al linaje del que descienden, en última instancia, todos los ammonoideos del Mesozoico: sin prolecanítidos no hay amonites de la era de los dinosaurios. El grupo completo desapareció mucho antes del presente, así que no tiene descendientes vivos; sus parientes actuales más cercanos, en sentido amplio, son los nautilos y, más lejos, los cefalópodos coleoides (calamares, sepias y pulpos).

18. Descubridor del primer fósil. El género lo estableció Edmund Mojsisovics en 1882. La especie tipo tiene una historia doble: Sandberger la había descrito en 1850 como *Goniatites mixolobus* a partir de material del Macizo Renano, y al descubrirse que el nombre chocaba con uno anterior de Phillips, Miller propuso en 1938 el nombre de reemplazo *mojsisovicsi*. La designación de la especie tipo se formalizó por designación posterior de Hyatt (1884).

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. No hay un «fósil estrella» mundialmente famoso de *Prolecanites*: su importancia es científica, como referencia de la subfamilia Prolecanitinae en las revisiones modernas del grupo (como la de Korn y Weyer, 2023). El material clásico procede del Macizo Renano alemán y de las cuencas carboníferas de Europa, y se conserva en colecciones universitarias y de museos de historia natural europeos, entre ellas la del Museum für Naturkunde de Berlín, casa de los grandes especialistas actuales en ammonoideos paleozoicos.

20. Causa de su desaparición. *Prolecanites* dejó de existir dentro del Paleozoico tardío, en el relevo continuo de faunas de ammonoideos del Carbonífero y el Pérmico. No consta un evento único que acabara con el género: su familia siguió adelante con otros géneros, y el orden Prolecanitida sobrevivió hasta el Triásico.

21. Debate científico abierto. El debate taxonómico es real: géneros como *Paraprolecanites* Karpinsky, 1889 y *Rhipaeocanites* Ruzhencev, 1949 se tratan hoy como sinónimos de *Prolecanites*, y la composición exacta del género se sigue ajustando en cada revisión. También se discute dónde empieza exactamente el linaje —en el límite Devónico–Carbonífero— y cómo se ordenan los primeros prolecanítidos entre sí.

22. Dato curioso. *Prolecanites* es un antepasado discreto de gigantes famosos: de su orden salieron, decenas de millones de años después, todos los amonites del Jurásico y el Cretácico. Este género pequeño y de concha casi lisa es, en cierto modo, el abuelo silencioso de los amonites que hoy llenan las vitrinas de los museos.

PSAMMOSTEUS

**Psammosteus* Agassiz, 1844*



Ilustración: Psammosteus en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL



Foto real del fósil: [Mai Seppel, CC BY-SA 4.0].

1. Nombre y significado. *Psammosteus* une el griego *psammos*, «arena», con *osteon*, «hueso»: «hueso de arena», un nombre que describe muy bien cómo se encuentran sus restos, como grandes placas óseas sueltas en areniscas devónicas. Louis Agassiz estableció el género en 1844. Las fuentes consultadas no fijan con la misma seguridad una única especie tipo para encabezar la ficha, por lo que el encabezado lleva solo el género; entre sus especies mejor conocidas están *P. maeandrinus*, *P. praecursor*, *P. bergi*, *P. levis*, *P. cuneatus*, *P. megalopteryx* y *P. tenuis*.

2. Clasificación. Vertebrado sin mandíbulas (agnato) de la clase Pteraspidomorpha, subclase

Heterostraci, orden Pteraspidiformes, suborden Psammosteida y familia Psammosteidae, de la que es género de referencia junto a formas como *Drepanaspis*, *Pycnosteus*, *Schizosteus* y *Tartuosteus*. Los psamosteidos son los heterostracos de cuerpo más aplanado y los últimos supervivientes de todo el grupo.

3. Cuándo vivió. Devónico, con su esplendor en el Devónico medio y tardío: los psamosteidos en conjunto van del Emsiense al Frasniense según la ordenación clásica (hace unos 407 a 372 millones de años), y la familia fue la única de los heterostracos que superó la crisis del Frasniense superior, para desaparecer en el evento de Hangenberg, justo al final del Devónico. *Psammosteus* es, en ese sentido, un superviviente tardío de un linaje antiquísimo.

4. Dónde vivió. Europa, Rusia y América del Norte, en ambientes marinos costeros y de estuario. Era un animal de fondo: su cuerpo ancho y aplastado está pensado para vivir pegado a los suelos arenosos de mares someros y desembocaduras, el escenario clásico de los psamosteidos.

5. Tamaño y peso. Era enorme para un pez sin mandíbulas: *Psammosteus* y su pariente *Obruchevia* contaban con escudos dorsales de en torno a 1 metro de diámetro, lo que los convierte en los heterostracos más grandes conocidos. Su peso no se ha estimado de forma fiable en la literatura consultada, y no se inventa aquí.

6. Anatomía. Su cuerpo anterior estaba encerrado en una coraza de grandes placas óseas: un escudo dorsal inmenso y un escudo ventral, placas branquiales y cornuales a los lados, todo cubierto por una ornamentación de tubérculos pequeños, redondeados o pentagonales, muy juntos y con la base crenulada —en las placas dorsales se cuentan del orden de 12 a 14 tubérculos por centímetro—. Detrás de la coraza salía una cola larga y comprimida, cubierta de escamas. No tenía mandíbulas ni aletas pares como las de los peces modernos.

7. Armas y defensas naturales. No tenía armas ofensivas: su defensa era la coraza misma, un casco óseo continuo sobre la parte anterior del cuerpo, y su propio tamaño. Aplastado contra la arena, con el escudo por encima, era una presa muy incómoda para cualquier depredador de su época.

8. Sentidos. Como otros heterostracos, contaría con ojos situados en la parte alta de la coraza y con el sistema de línea lateral, bien desarrollado en el grupo, para detectar movimientos en el agua. Los pteraspidomorfos muestran además un órgano olfativo par, rasgo que comparten con los vertebrados con mandíbulas. Lo que la ciencia aún no sabe es el detalle de esos sentidos en *Psammosteus* en concreto, porque su anatomía interna apenas se conserva.

9. Cómo se movía. Nadaba con ondulaciones de su larga cola comprimida, pero todo en él apunta a una vida bentónica, de fondo: avances cortos sobre la arena, largos ratos quieto y el cuerpo aplastado funcionando casi como una raya primitiva. Las superficies ventrales de los escudos de los pteraspidomorfos muestran a menudo desgaste por abrasión, la firma de una vida arrastrándose sobre el fondo.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Sin mandíbulas, no podía cazar presas grandes: lo más probable es que se alimentara de pequeñas partículas y organismos menudos que tomaba del agua o del sedimento con su boca ventral, rodeada de pequeñas placas orales. Los estudios recientes con dinámica de fluidos en heterostracos han puesto en duda la idea clásica de una alimentación por filtración en suspensión para todo el grupo, así que el modo exacto de alimentarse de *Psammosteus* se declara como inferencia razonable, no como hecho cerrado.

11. Comportamiento. Lo que la ciencia aún no sabe casi por completo: no hay pruebas de vida en grupo ni de territorios en este género. Por su anatomía, lo verosímil es una rutina de fondo —descanso sobre la arena, desplazamientos cortos para alimentarse—, pero eso es reconstrucción por analogía, no observación fósil.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe: no se conserva ninguna estructura que permita afirmar cómo se comunicaba, si es que lo hacía más allá de las señales visuales y de movimiento propias de los peces.

13. Reproducción y crías. Lo que la ciencia aún no sabe: no se han descrito huevos ni juveniles asignados con seguridad a *Psammosteus*. Por su parentesco con otros vertebrados primitivos, lo esperable sería una reproducción con puesta en el agua, pero no hay evidencia directa del género.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe: nadie ha publicado un estudio de edad o de anillos de crecimiento para este género, así que no se ofrece ninguna cifra.

15. Depredadores, rivales y presas. Sus enemigos naturales serían los grandes peces con mandíbulas del Devónico tardío —placodermos y tiburones primitivos— y los grandes euriptéridos de su época. Sus «presas» eran el mundo menudo del fondo y de la columna de agua: pequeños invertebrados y partículas orgánicas. Como rival, competía por el mismo fondo arenoso con otros heterostracos y con peces acorazados de vida bentónica.

16. Adaptaciones. Su adaptación maestra es la forma: tomar el plan corporal de un pteraspídido y aplastarlo al extremo, con un escudo dorsal de un metro funcionando como techo y como ancla a la vez. A eso se suma una ornamentación de miles de tubérculos diminutos que reforzaba la superficie de la coraza. Con ese diseño, los psamosteidos sobrevivieron a la crisis que acabó con casi todos sus parientes.

17. Evolución y parientes vivos. Los heterostracos no dejaron descendientes directos: son una rama temprana de los vertebrados, hermana del conjunto formado por el resto de «ostracodermos» y los vertebrados con mandíbulas. Sus parientes vivos más cercanos, en sentido muy amplio, somos el resto de los vertebrados: *Psammosteus* muestra cómo era la vida vertebrada antes de que existieran las mandíbulas.

18. Descubridor del primer fósil. El género lo estableció Louis Agassiz en 1844, en el marco de sus grandes trabajos sobre los peces fósiles del Old Red Sandstone y de Rusia. El estudio moderno del grupo se debe en buena parte a L. B. Tarlo (trabajos de los años sesenta) y a la revisión filogenética de Glinskiy (2017), que ordenó las subfamilias de los psamosteidos y situó a *Psammosteus* dentro de la subfamilia Psammosteinae.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. Sus fósiles son, sobre todo, placas sueltas de tamaño impresionante en colecciones europeas y rusas. La foto real de esta ficha es un ejemplar estonio de *Psammosteus* (registrado como *P. alata* / *P. arenatus*) del Museo de Historia Natural de Estonia, en Tallin, un buen ejemplo de cómo se conservan estos escudos: como piezas óseas aisladas que hay que saber leer. Las revisiones recientes han trabajado sobre colecciones históricas como la de Tarlo, corrigiendo identificaciones de placas hechas hace medio siglo.

20. Causa de su desaparición. *Psammosteus* dejó de existir al final del Devónico, en el evento de Hangenberg que cerró el periodo y acabó también con el resto de los psamosteidos, los últimos heterostracos del planeta. Había sobrevivido a la crisis del Frasniense, pero no a la segunda

embestida del Devónico tardío.

21. Debate científico abierto. Hay varios frentes: la taxonomía interna de los psamosteidos se reordenó en 2017 y sigue en ajuste; algunas placas clásicas atribuidas a géneros del grupo resultaron estar mal identificadas al revisar las colecciones; y el modo de alimentación de los heterostracos —filtración, detritos del fondo u otra estrategia— se está reexaminando con simulaciones modernas que contradicen parte de lo que se daba por hecho.

22. Dato curioso. *Psammosteus* es un anacronismo viviente de su propia época: cuando apareció su esplendor, en el Devónico tardío, los peces sin mandíbulas llevaban ya decenas de millones de años perdiendo terreno frente a los peces con mandíbulas… y aun así, este gigante acorazado de un metro de escudo fue uno de los últimos de su estirpe en abandonar el planeta.

PSEUDOSPOROCHNUS

**Pseudosporochnus krejcii* Potonié & Bernard, 1904*



Ilustración: Pseudosporochnus en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL



Foto real del fósil: [Ghedoghedo, CC BY-SA 3.0].

1. Nombre y significado. *Pseudosporochnus* combina *pseudo-*, «falso» o «parecido a», con *Sporochnus*, nombre de un alga: es «el falso *Sporochnus*», un nombre de parecido externo dado por Henry Potonié y Charles Bernard a comienzos del siglo XX —algunas fuentes fechan el género en 1903 y otras en 1904, discrepancia que se declara aquí tal cual—. La especie *P. krejcii* y la más estudiada del género, *P. nodosus* Leclercq & Banks, 1962, completan el retrato de una planta que solo se entiende pieza a pieza.

2. Clasificación. Planta vascular extinta de la clase Cladoxylopsida, orden Pseudosporochnales,

el orden mejor conocido de los cladoxilópsidos. Es pariente, en sentido amplio, de los helechos y las colas de caballo actuales, dentro del gran grupo de las plantas vasculares sin semillas. Su familia de referencia es la de los pseudosporocnáceos en las ordenaciones que la reconocen; lo seguro y consensuado es su puesto entre los cladoxilópsidos pseudosporocnales, junto a *Calamophyton*, *Lorophyton* y *Wattieza*.

3. Cuándo vivió. Devónico medio, sobre todo el Eifeliense superior y el Givetiense, hace aproximadamente entre 390 y 385 millones de años. La localidad clásica de *P. nodosus*, Goé (Bélgica), es del Eifeliense tardío. Es una planta del momento en que la tierra firme ensayaba sus primeros bosques.

4. Dónde vivió. Europa occidental es su territorio clásico —Bélgica (Goé, en la provincia de Lieja) y Bohemia (la actual República Checa), de donde procede el material original de Potonié y Bernard—. Crecía en ambientes terrestres húmedos, en llanuras fluviales y junto a cursos de agua, formando parte de las primeras comunidades vegetales complejas del Devónico medio. Informes antiguos de *Pseudosporochnus* en China han sido puestos en duda por estudios posteriores, que los consideran asignaciones erróneas.

5. Tamaño y peso. Un árbol pequeño para nuestros ojos, un gigante para su época: la reconstrucción cuidadosa de Berry y Fairon-Demaret (2002) le da unos 2,5 a 3 metros de altura, con troncos de hasta 13–15 centímetros de diámetro; otras síntesis del grupo lo sitúan entre 2 y 4 metros. Su peso no se ha estimado de forma fiable.

6. Anatomía. Tenía un tronco central robusto, con la base engrosada en forma de bulbo y sostenido por numerosas raíces. Su sistema conductor no era un cilindro único de madera, sino un haz de numerosos cordones de xilema —en la especie *P. hueberi* se cuentan 40 a 50 cordones en el eje principal—, cada uno capaz de crecer por su cuenta. El tronco llevaba ramas laterales de primer orden insertas muy juntas, en verticilos alternos, divididas de forma digitada —como los dedos de una mano—; esas ramas se desprendían por su base y dejaban cicatrices hexagonales contiguas y muy características sobre el tronco. No tenía hojas verdaderas: sus ramitas finales, tridimensionales, hacían la fotosíntesis.

7. Armas y defensas naturales. Una planta no tiene armas, pero sí estrategias: la suya era renovar sin parar una copa de ramas que se desprendían y se reponían, y apoyarse en un tronco reforzado por decenas de cordones conductores. Frente a los primeros animales terrestres que empezaban a aprovechar la vegetación, su defensa era la abundancia y la reposición constante.

8. Sentidos. Lo que la ciencia aún no sabe —y en rigor no aplica como en un animal—: las plantas no tienen sentidos comparables a los nuestros. *Pseudosporochnus* respondería a la luz orientando su crecimiento, como las plantas vasculares en general, pero no hay evidencia directa de ello en sus fósiles.

9. Cómo se movía. No se movía: era un organismo fijo al suelo. Su «movimiento» era el crecimiento en altura y la caída programada de sus ramas laterales, que dejaban el tronco marcado con un mosaico de cicatrices hexagonales.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Se alimentaba de luz: fabricaba su alimento por fotosíntesis en sus ramitas verdes, mientras el bulbo basal y las raíces captaban agua y sales de los suelos húmedos de las llanuras fluviales del Devónico medio.

11. Comportamiento. Su «comportamiento» era el de un pionero del bosque: colonizar suelos

húmedos junto a los ríos, dar sombra por primera vez en la historia con una copa de verdad y crear, con sus ramas caídas, materia orgánica para los suelos jóvenes. Junto con sus parientes pseudosporocnales sostuvo los primeros paisajes arbolados del planeta.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe: no existe ninguna evidencia de comunicación entre individuos en plantas de esta época, y afirmarlo sería especulación pura.

13. Reproducción y crías. Se reproducía por esporas, no por semillas: sus unidades fértiles, muy parecidas a las ramas vegetativas, llevaban esporangios elipsoidales en parejas sobre los extremos de las ramificaciones. Las esporas, dispersadas por el viento y el agua, daban lugar a nuevas plantas en los suelos húmedos cercanos.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe con exactitud: no se ha fijado cuántos años vivía un *Pseudosporochnus*. Su patrón de crecimiento continuo, con desprendimiento regular de ramas, sugiere una vida de años, pero la cifra concreta no está demostrada.

15. Depredadores, rivales y presas. Sus rivales eran las demás plantas pioneras por la luz y las orillas húmedas: otros cladoxilópsidos como *Calamophyton* y *Wattieza*, y las aneurofitas de su flora. Sus «depredadores» serían los primeros artrópodos terrestres, aunque el registro directo de consumo sobre esta planta es escaso o nulo.

16. Adaptaciones. Su gran invento fue ser árbol sin madera convencional: un tronco hecho de decenas de cordones de xilema independientes, capaz de engrosar cordón a cordón. A eso se suma la copa renovable de ramas digitadas que se desprendían limpiamente por la base, dejando cicatrices ordenadas: una arquitectura que los estudios de 2002 tuvieron que reconstruir contra un siglo de interpretaciones equivocadas.

17. Evolución y parientes vivos. No tiene descendientes directos vivos: los cladoxilópsidos desaparecieron sin dejar línea hasta hoy. Sus parientes vivos más próximos, en sentido amplio, son los helechos y las colas de caballo (equisetos), dentro de las plantas vasculares sin semillas. Es una rama hermana temprana que llegó a la forma de árbol por un camino evolutivo completamente propio.

18. Descubridor del primer fósil. El género lo establecieron Henry Potonié y Charles Bernard a partir de material bohemio —la especie *P. krejcii* conserva ese origen checo; la fecha del género aparece como 1903 en unas fuentes y 1904 en otras, y así se declara—. La especie mejor conocida, *P. nodosus*, la describieron Suzanne Leclercq y Harlan P. Banks en 1962 a partir de los ejemplares que la propia Leclercq había recogido en Goé (Bélgica) en los años cincuenta.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. La foto real de esta ficha es un fósil de *Pseudosporochnus* fotografiado en el Museo de Historia Natural de Bruselas, la casa natural del material de Goé. Los troncos belgas con sus cicatrices hexagonales son los ejemplares de referencia mundial: gracias a ellos, Berry y Fairon-Demaret pudieron reconstruir en 2002 la arquitectura completa de la planta por primera vez.

20. Causa de su desaparición. *Pseudosporochnus* desapareció cuando los bosques de cladoxilópsidos fueron relevados, ya en el Devónico tardío, por los de *Archaeopteris* y después por las plantas con semillas, con raíces más profundas y reproducción más eficiente. No consta un evento único contra el género: fue un relevo ecológico dentro de la gran transformación verde del Devónico.

21. Debate científico abierto. El debate clásico fue su propia forma: durante décadas se

reconstruyó sin ramas laterales en el tronco, hasta que el estudio de 2002 demostró que las llevaba densas y en verticilos, y que se desprendían dejando cicatrices. Siguen abiertos el debate sobre si su crecimiento secundario es comparable al de los árboles modernos, y la limpieza taxonómica del género: informes de *Pseudosporochnus* fuera de Europa, como los de China meridional, han sido rechazados por trabajos posteriores.

22. Dato curioso. El tronco de *Pseudosporochnus* quedaba marcado como un panal: cada rama que caía dejaba una cicatriz hexagonal, y esas cicatrices pegadas unas a otras son hoy la huella que permite reconocer sus troncos entre todos los árboles fósiles del Devónico. Un árbol que firmaba su propio tronco, rama a rama.

PSILOPHYTON

**Psilophyton princeps* Dawson, 1859*



Ilustración: Psilophyton en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL



Foto real del fósil: [James St. John, CC BY 2.0].

1. Nombre y significado. *Psilophyton* une el griego *psilos*, «desnudo» o «liso», con *phyton*, «planta»: «la planta desnuda», un nombre perfecto para unos tallos sin hojas. Dawson lo acuñó en 1859 porque sus fósiles le recordaron al helecho bigotudo moderno *Psilotum*. La especie tipo es *P. princeps*, «la primera» o «la principal», nombre que le va bien a una de las primeras plantas fósiles devónicas descritas en la historia.

2. Clasificación. Planta vascular extinta de la clase Trimerophytopsida, orden Trimerophytales y familia Trimerophytaceae: es el trimerofito clásico, el género que da rostro al grupo. Los

trimerofitos son probablemente un grupo parafilético —una escalera, más que una rama— del que se cree que descendieron tanto los helechos como las plantas con semillas.

3. Cuándo vivió. Casi todas sus especies son del Emsiense, en el Devónico inferior, hace unos 411 a 393 millones de años; la excepción es *P. krauselii*, de la República Checa, algo más joven, de finales del Devónico medio (hace unos 390 a 380 millones de años). Su especie china, *P. primitivum*, es del Pragiense (hace unos 410 millones de años).

4. Dónde vivió. América del Norte y Europa —que entonces formaban el continente de Laurusia— y China: la península de Gaspé y Nuevo Brunswick (Canadá), el norte de Maine (Estados Unidos), la República Checa, Bélgica y Yunnan (China). Crecía en ambientes terrestres húmedos, en llanuras fluviales y zonas costeras de estuario, entre los primeros paisajes verdes del planeta.

5. Tamaño y peso. Era una planta baja: la especie mayor conocida, *P. forbesii*, se reconstruye en torno a 60 centímetros de altura; otras, como *P. dapsile*, rondaban los 30 centímetros. En un mundo sin árboles, medio metro de tallos ramificados era ya una planta compleja y respetable. Su peso total no se ha estimado: sería el de un manojo ligero de tallos verdes.

6. Anatomía. Tallos (ejes) desnudos, sin hojas y sin raíces verdaderas, que se anclaban con ejes horizontales subterráneos. Abajo, los tallos se ramificaban repetidamente en dos (ramificación dicotómica); arriba llevaban, en dos filas opuestas, las unidades fértiles: racimos que también se dividían en dos una y otra vez hasta terminar en esporangios en parejas, curvados hacia abajo, ovales y de unos 5 milímetros —en *P. dawsonii*, la especie mejor conocida, un racimo puede reunir hasta 128 esporangios—. Por dentro, su cordón de xilema era sorprendentemente complejo para su época: ocupaba hasta un tercio del grosor del tallo y sus traqueidas tenían refuerzos en forma de escalera (tipo P). Algunas especies llevaban espinas en los tallos; otras, como *P. forbesii*, eran lisas con estrías longitudinales.

7. Armas y defensas naturales. Literalmente, en algunas especies sí tenía una defensa visible: espinas. *P. princeps* llevaba espinas en los tallos, y *P. crenulatum* las tenía de hasta 6 milímetros, rematadas en dos o tres puntas. En un mundo con los primeros animales terrestres mordisqueando plantas, unas espinas así son la defensa más antigua que se le conoce a una planta vascular. Las especies sin espinas confiaban en crecer y esporular deprisa.

8. Sentidos. Lo que la ciencia aún no sabe —y en rigor no aplica como en un animal—: las plantas no tienen sentidos comparables a los nuestros. *Psilophyton* respondería a la luz y a la gravedad orientando su crecimiento, como las plantas vasculares en general, pero no hay evidencia directa en el fósil.

9. Cómo se movía. No se movía: era un organismo fijo al suelo. Su «movimiento» era el crecimiento dicotómico de sus tallos y la apertura de los esporangios por una hendidura longitudinal para liberar las esporas al viento.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Se alimentaba de luz: toda su superficie verde —tallos y ramitas, a falta de hojas— hacía la fotosíntesis, mientras los ejes horizontales tomaban agua y sales del suelo húmedo. Es la fórmula mínima de una planta terrestre, y funcionaba.

11. Comportamiento. Su «comportamiento» era el de una colonizadora: formar matas densas en las orillas y llanuras de inundación —en formaciones como la de Trout Valley (Maine) aparecen alfombras enteras de *Psilophyton* junto a su pariente *Pertica*—, estabilizar el sedimento y

preparar el suelo para todo lo que vendría después.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe: no existe ninguna evidencia de comunicación entre individuos en plantas de esta época, y cualquier afirmación en ese sentido sería especulación pura.

13. Reproducción y crías. Se reproducía por esporas, no por semillas: esporangios en parejas al final de las unidades fértiles, que se abrían por una costura longitudinal y soltaban esporas triletes de entre 40 y 75 micrómetros. Esas esporas, llevadas por el viento y el agua, originaban nuevas plantas en los suelos húmedos cercanos.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe: no se ha fijado cuánto vivía un *Psilophyton*. Por su tamaño y su plan corporal, lo verosímil es una vida corta, de temporadas o de pocos años, pero no hay una cifra demostrada y no se inventa ninguna.

15. Depredadores, rivales y presas. Sus rivales eran las demás plantas pioneras —riniofitas como *Rhynia* y *Taeniocrada*, zosterofilas como *Sawdonia* y licofitas tempranas— en la competencia por la luz y las orillas húmedas. Sus «depredadores» serían los primeros artrópodos terrestres que empezaban a aprovechar los tejidos y las esporas de las plantas, aunque el registro directo sobre *Psilophyton* es escaso.

16. Adaptaciones. Su gran avance fue la complejidad ordenada: un tallo con un cordón conductor grueso y bien construido, una diferencia clara entre tallo principal y ramas laterales en las especies avanzadas, y unidades fértiles especializadas que concentraban decenas de esporangios. Es, en miniatura, el plano del que saldrá toda la vegetación posterior.

17. Evolución y parientes vivos. No tiene descendientes directos identificables, pero está en el grupo del que evolucionaron los helechos y las plantas con semillas: es familia lejana de prácticamente toda la vegetación terrestre actual. Dawson creyó ver en él un pariente del moderno *Psilotum*, y aunque la planta fósil resultó ser otra cosa, la intuición de parentesco con los helechos primitivos no iba desencaminada.

18. Descubridor del primer fósil. John William Dawson describió el género en 1859 a partir de material de la península de Gaspé (Quebec, Canadá), y durante más de un siglo su reconstrucción fue un rompecabezas: sin saberlo, Dawson había mezclado fragmentos de tres plantas distintas —los esporangios eran de *Psilophyton*, parte de los tallos resultaron ser de *Sawdonia* y los rizomas de *Taeniocrada*—. En 1967, Hueber y Banks pusieron orden eligiendo nuevos ejemplares tipo para *P. princeps* y separando lo que no era *Psilophyton*.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. *P. dawsonii* es la especie estrella: sus ejemplares comprimidos y mineralizados de la península de Gaspé, conservados incluso en cantos calcáreos, permitieron estudiar su anatomía interna célula a célula. La foto real de esta ficha muestra *Psilophyton forbesii* del Devónico inferior de Quebec. Hay material del género en museos de Canadá, Estados Unidos y Europa, incluido el National Museum of Natural History de Washington, donde se expone *P. crenulatum* preparado con ácidos.

20. Causa de su desaparición. *Psilophyton* desapareció dentro del Devónico, relevado por una vegetación cada vez más compleja: plantas con hojas verdaderas, con raíces profundas y, después, con semillas. No consta un evento único contra el género: fue el relevo normal de un pionero por los descendientes que él mismo había hecho posibles.

21. Debate científico abierto. Su historia taxonómica es el debate: el «*Psilophyton* original» de

Dawson era una mezcla de tres plantas, y desenredarlo costó más de un siglo. Hoy se discute además la posición exacta de los trimerofitos —un grupo probablemente parafilético— en el origen de helechos y plantas con semillas, y la asignación de algunas especies alejadas, como la china *P. primitivum*.

22. Dato curioso. *Psilophyton* es la planta fósil que engañó a la ciencia durante 108 años: entre 1859 y 1967, los libros la dibujaron con piezas de otras dos plantas pegadas. Cuando por fin se separaron los fragmentos, resultó que el intruso espinoso tenía nombre propio, *Sawdonia*, y que el verdadero *Psilophyton* era aún más interesante que el monstruo de Frankenstein vegetal que lo había escondido.

PTERASPIS

**Pteraspis rostrata* Kner, 1847*



Ilustración: Pteraspis en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL



Foto real del fósil: [James St. John, CC BY 2.0].

1. Nombre y significado. *Pteraspis* une el griego *pteron*, «ala» o «aleta», con *aspis*, «escudo»: «escudo alado», por las prolongaciones en forma de ala que salían de su coraza a la altura de las branquias. El género lo estableció Rudolf Kner en 1847. La especie tipo, *P. rostrata*, había sido descrita antes por Louis Agassiz, en 1835, dentro del género *Cephalaspis*; su nombre, *rostrata*, significa «con rostro», por el largo pico óseo que lleva al frente.

2. Clasificación. Vertebrado sin mandíbulas (agnato) de la clase Pteraspidomorpha, subclase Heterostraci, orden Pteraspidiformes y familia Pteraspididae, de la que es el género emblemático —hasta el punto de dar nombre a casi toda la escalera taxonómica que lo contiene—. Es, junto a *Cephalaspis*, uno de los «peces acorazados sin mandíbulas» clásicos de los libros de paleontología.

3. Cuándo vivió. Devónico inferior a comienzos del medio: del Lochkoviense al Eifeliense, hace

aproximadamente entre 419 y 388 millones de años. Es un animal del primer gran esplendor de los heterostracos, anterior a gigantes tardíos como *Psammosteus*.

4. Dónde vivió. Europa y las Américas: Inglaterra (Herefordshire es localidad clásica), Alemania, Ucrania (Podolia) y otros puntos del Viejo Mundo y del Nuevo. La mayoría de sus registros son marinos costeros, aunque algunos aparecen en ambientes de agua dulce; era un pez de mares someros y, a veces, de los ríos que llegaban a ellos.

5. Tamaño y peso. Un pez pequeño: los ejemplares mayores registrados llegan a unos 27 centímetros de longitud. La mayoría de los fósiles son escudos de unos pocos centímetros o de poco más de una decena. Su peso no se ha estimado de forma fiable y no se inventa aquí: sería el de un pez menudo con media coraza ósea.

6. Anatomía. La mitad delantera del cuerpo iba encerrada en una coraza de grandes placas óseas: escudo dorsal y escudo ventral, placas orbitales a los lados de los ojos, una placa pineal, placas branquiales y, al frente, su rasgo inconfundible: un rostro largo y puntiagudo, como la proa de un barco. Sobre las branquias salían dos prolongaciones en forma de ala derivadas de las placas de la coraza, y en mitad de la espalda llevaba una protuberancia central y una serie de espinas rígidas. Detrás de la coraza, el cuerpo se cubría de escamas y terminaba en una cola lobulada; no tenía ninguna otra aleta.

7. Armas y defensas naturales. Su defensa era la coraza y, probablemente, la fila de espinas rígidas del dorso, pensada para hacer incómoda cualquier captura por arriba. El rostro puntiagudo y las «alas» laterales no eran armas: todo apunta a que formaban parte de su sistema de natación y estabilidad.

8. Sentidos. Contaría con la vista —ojos situados a los lados de la cabeza, entre las placas orbitales— y con el sistema de línea lateral propio de los heterostracos, además del órgano olfativo par característico de los pteraspidomorfos. Lo que la ciencia aún no sabe es el detalle fino de esos sentidos en este género, porque su esqueleto interno era cartilaginoso y no se conservó.

9. Cómo se movía. Nadaba impulsándose con la cola lobulada: era su único motor, porque no tenía aletas pares. Pese a ello, la combinación del rostro, las prolongaciones aladas sobre las branquias y la protuberancia dorsal sugiere un nadador sorprendentemente capaz para un animal acorazado sin mandíbulas, estable y maniobrable en aguas someras.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Sin mandíbulas, su boca ventral solo podía tomar presas menudas: se le ha reconstruido alimentándose de bancos de plancton justo bajo la superficie del mar. Las pequeñas placas que bordeaban su boca, con dentículos orientados hacia fuera, han sido reinterpretadas por estudios recientes con dinámica de fluidos, que ponen en duda la filtración en suspensión como explicación única para los heterostracos; el detalle exacto de su alimentación sigue en estudio y así se declara.

11. Comportamiento. Lo que la ciencia aún no sabe casi por completo: no hay pruebas directas de su vida social. La idea de un pez que recorría las capas superficiales en busca de plancton es una inferencia a partir de su anatomía y de sus yacimientos, no una observación.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe: no se conserva ninguna estructura que permita afirmar cómo se comunicaba, si es que lo hacía más allá de las señales visuales y de movimiento propias de los peces.

13. Reproducción y crías. Lo que la ciencia aún no sabe: no se han descrito huevos ni juveniles asignados con seguridad a *Pteraspis*. Por su posición entre los vertebrados primitivos, lo esperable es una reproducción con puesta en el agua, pero no hay evidencia directa del género.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe: nadie ha publicado un estudio de edad para este género, y no se ofrece ninguna cifra.

15. Depredadores, rivales y presas. Sus enemigos serían los primeros peces con mandíbulas —acantodios, placodermos primitivos y tiburones tempranos— y los grandes artrópodos acuáticos de su tiempo. Sus presas eran el plancton y los pequeños organismos de las aguas someras. Como rivales por el mismo alimento competía con los demás heterostracos de su época, un grupo entonces en plena diversificación.

16. Adaptaciones. Su adaptación clave es hidrodinámica: convertir una coraza rígida en un perfil con rostro de proa, alas estabilizadoras y una quilla dorsal con espinas. Es la solución de un animal que, sin aletas pares ni mandíbulas, encontró el modo de nadar bien con una armadura puesta.

17. Evolución y parientes vivos. Los heterostracos no dejaron descendientes directos, pero los pteraspidomorfos están entre los parientes sin mandíbulas más cercanos al linaje que lleva a los vertebrados con mandíbulas: comparten con ellos rasgos como el órgano olfativo par y un patrón de líneas sensoriales parecido. Sus parientes vivos más próximos, en sentido amplio, son todos los vertebrados con mandíbulas —nosotros incluidos— como rama hermana de su grupo.

18. Descubridor del primer fósil. La historia tiene dos actos: en 1835, Louis Agassiz describió los primeros restos como *Cephalaspis rostrata*, dentro de un género que al principio fue un cajón de sastre para varios «ostracodermos»; en 1847, Rudolf Kner separó estas formas en el género propio *Pteraspis*. Durante décadas, *Pteraspis* fue el heterostraco de referencia en las monografías clásicas del Old Red Sandstone británico.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. Sus escudos son frecuentes en el Old Red Sandstone de Inglaterra —la foto real de esta ficha es un *Pteraspis crouchi* del Devónico inferior de Herefordshire— y hay ejemplares, e incluso moldes históricos en yeso de los años cincuenta, en museos como el American Museum of Natural History de Nueva York y el Natural History Museum de Londres. Lo que suele conservarse es el escudo cefálico; los ejemplares con la parte posterior del cuerpo son mucho más raros.

20. Causa de su desaparición. *Pteraspis* dejó de existir hacia el Eifeliense, dentro del recambio continuo de faunas de heterostracos del Devónico: su familia y su grupo siguieron adelante con otros géneros durante millones de años más. No consta un evento único contra este género en concreto.

21. Debate científico abierto. El debate moderno sobre *Pteraspis* y sus parientes es el de la alimentación de los heterostracos: la imagen clásica del filtrador de plancton ha sido puesta a prueba con modelos computacionales del flujo de agua alrededor de sus placas orales (2024), con resultados que no encajan del todo con la filtración en suspensión. También sigue ajustándose la taxonomía fina del grupo, con estudios recientes del aparato oral articulado en tres dimensiones de parientes como *Rhinopteraspis*.

22. Dato curioso. *Pteraspis* nació dos veces: primero como una especie más del género cajón de sastre *Cephalaspis* —el primer «ostracodermo» con nombre de la historia— y doce años después

como género propio. Su rostro de proa y sus alas branquiales lo convirtieron en el dibujo inevitable de todos los libros antiguos de fósiles: si has visto un «pez acorazado» en un libro viejo, probablemente era él.

PTERICHTHYODES

**Pterichthyodes milleri* Bleeker, 1859*



Ilustración: Pterichthyodes en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL



Foto real del fósil: [Daderot, dominio público].

1. Nombre y significado. *Pterichthyodes* significa, en griego, «parecido al pez alado»: deriva de *Pterichthys*, «pez alado», por sus apéndices pectorales en forma de ala articulada, y fue Pieter Bleeker quien estableció el género en 1859 para separar estas formas del nombre original. La especie tipo, *P. milleri*, honra a Hugh Miller, el geólogo escocés autodidacta que hizo famosos a estos peces del Old Red Sandstone con sus libros; la especie había sido nombrada originalmente por Agassiz dentro de *Pterichthys*.

2. Clasificación. Pez placodermo del orden Antiarchi y la familia Pterichthyodidae (Stensiö,

1948). Los antiarcos son el grupo de placodermos de aspecto más extraño: coraza en forma de caja y «brazos» acorazados. Dentro de ellos, *Pterichthyodes* es uno de los géneros basales y mejor conocidos, pariente de *Bothriolepis* y de *Microbrachius*.

3. Cuándo vivió. Devónico medio, hace aproximadamente entre 393 y 383 millones de años, en los lagos del Old Red Sandstone de Escocia. Es un animal de la «Edad de los Peces», en el momento de máximo esplendor de los placodermos.

4. Dónde vivió. Solo se conoce de Escocia: localidades clásicas como Achanarras, cerca de Thurso (Caithness), Lethen Bar, cerca de Nairn, y Cromarty. Vivía en agua dulce, en el gran sistema de lagos que ocupaba el norte de Escocia en el Devónico medio —el llamado lago Orcadie—, sobre cuyos fondos de limo pasaba su vida.

5. Tamaño y peso. Era un placodermo pequeño: los ejemplares miden entre unos 20 y 30 centímetros de longitud total. Un pez que cabía en dos palmos, aunque la mitad delantera era una caja de hueso. Su peso no se ha estimado de forma fiable y no se inventa aquí.

6. Anatomía. Cabeza y parte anterior del tronco encerrados en una coraza pesada de placas óseas, con el escudo ventral aplanado —la firma de un habitante del fondo— y los ojos situados en lo alto de la cabeza, mirando hacia arriba. En lugar de aletas pectorales normales llevaba dos apéndices articulados en forma de ala o de bracito acorazado, derivados de las aletas pectorales, únicos de los antiarcos. Tenía mandíbulas —los placodermos están entre los primeros vertebrados en tenerlas—, pero sin dientes verdaderos: trituraba con placas de molienda. La cola, cubierta de escamas y sin coraza, quedaba libre para nadar.

7. Armas y defensas naturales. No era un cazador armado: sus «armas» eran defensivas. La caja ósea que le cubría cabeza y tronco era una fortaleza contra los depredadores del lago, y se ha propuesto que podía ayudarse de sus apéndices pectorales para semienterrarse en el limo y pasar inadvertido.

8. Sentidos. La vista era su sentido guía, con los ojos en lo alto de la cabeza, en posición de vigía de fondo. Como otros peces, contaría con línea lateral para detectar movimientos en el agua. Los estudios sobre genitales fósiles del grupo muestran además un mundo sensorial y reproductor más complejo de lo que su aspecto sugiere, pero el detalle fino de sus sentidos en este género no se conserva: Lo que la ciencia aún no sabe en ese nivel.

9. Cómo se movía. Nadaba con la cola escamosa, pero su especialidad era el fondo: se le ha reconstruido «remando» o arrastrándose sobre el limo del lago con sus apéndices pectorales articulados, como un pequeño vehículo acorazado. Su escudo ventral plano confirma esa vida pegada al suelo lacustre.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Ramoneaba el fondo somero del lago: se alimentaba de detritos en descomposición y de la materia orgánica del limo, que procesaba con sus placas de molienda en lugar de dientes. Era, en esencia, un limpiador de fondo del lago Orcadie.

11. Comportamiento. Lo que la ciencia aún no sabe en su mayor parte: no hay pruebas directas de vida social. Su anatomía sugiere rutinas de fondo —ramonear, desplazarse a «brazadas» cortas, quizá semienterrarse—, pero son inferencias a partir del fósil, no observaciones. Sí se sabe, por parientes cercanos del grupo, que los antiarcos tenían una vida reproductora compleja (ver sección 13).

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe: no se conserva ninguna estructura que

permita afirmar cómo se comunicaba, si es que lo hacía más allá de las señales visuales y de movimiento propias de los peces.

13. Reproducción y crías. Aquí *Pterichthyodes* guarda un dato de primer orden: en *P. milleri* se han identificado placas genitales femeninas con la misma ornamentación que las de *Microbrachius*, el antiarco en el que se demostró la fecundación interna con órganos copuladores (cláspers) en los machos. Es decir: estos peces acorazados ya se reproducían por cópula, uno de los casos más antiguos conocidos en vertebrados. Los detalles propios de las crías de *Pterichthyodes* no se conocen.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe: nadie ha publicado un cálculo de edad o de anillos de crecimiento para este género, así que no se ofrece ninguna cifra.

15. Depredadores, rivales y presas. En su lago convivía con peces de aletas lobuladas, dipnoos primitivos, acantodios y otros placodermos, algunos de ellos depredadores mucho mayores que él y sus principales enemigos. Sus «presas» no eran animales cazados, sino el detrito y los pequeños organismos del limo. Como rivales por el fondo competía con otros antiarcos y peces bentónicos del lago Orcadie.

16. Adaptaciones. Su paquete de adaptaciones es único: caja acorazada, ojos de vigía en lo alto, vientre plano para el fondo y dos «brazos» articulados para moverse sobre el limo. Y bajo la coraza, una revolución silenciosa: la fecundación interna, que los antiarcos practicaban mucho antes de que se hiciera común en los vertebrados.

17. Evolución y parientes vivos. Los antiarcos desaparecieron sin dejar descendientes: todos los placodermos se extinguieron al final del Devónico. Pero *Pterichthyodes* pertenece a los primeros vertebrados con mandíbulas, el tronco del que salen todos los vertebrados terrestres y la inmensa mayoría de los peces actuales. Sus parientes vivos más cercanos, en sentido amplio, son el conjunto de los vertebrados con mandíbulas.

18. Descubridor del primer fósil. Sus fósiles fueron de los primeros peces fósiles reconocidos como lo que eran: abundan en el Old Red Sandstone que los geólogos de comienzos del siglo XIX empezaban a desentrañar. La especie fue nombrada en honor de Hugh Miller, que los popularizó, y su anatomía perplejó a una generación entera de naturalistas: un pez con brazos acorazados no encajaba en ninguna categoría, y solo la teoría de la evolución de Darwin dio el marco para entenderlo. Bleeker fijó el género *Pterichthyodes* en 1859.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. Es un fósil común y querido en Escocia: hay ejemplares en el museo de Nairn, en colecciones de Caithness y en grandes museos del mundo; la foto real de esta ficha es un *P. milleri* expuesto en el Exhibit Museum of Natural History de la Universidad de Míchigan (Ann Arbor, Estados Unidos). Los ejemplares de Achanarras y Lethen Bar, a menudo conservados en parte y contraparte al partir la roca, son los clásicos del género.

20. Causa de su desaparición. *Pterichthyodes* dejó de existir dentro del Devónico, en el proceso que acabó llevando a la desaparición de todos los placodermos al final del periodo, con las crisis del Devónico tardío. No consta un evento único contra este género escocés en concreto: su mundo de lagos cambió y su estirpe no llegó al Carbonífero.

21. Debate científico abierto. El debate vivo es reproductor y evolutivo: la presencia de placas genitales en *P. milleri* idénticas en ornamentación a las de *Microbrachius* alimenta la discusión sobre cuán extendida estaba la fecundación interna entre los antiarcos y qué significa eso para el

origen de la cópula en los vertebrados. También se sigue discutiendo la función exacta de sus apéndices pectorales: remar, arrastrarse o enterrarse.

22. Dato curioso. *Pterichthyodes* fue un escándalo victoriano con escamas: un pez con una caja por cuerpo y dos bracitos acorazados dejó sin palabras a los geólogos de 1830 y 1840, que no tenían ninguna categoría donde ponerlo. Hizo falta que Darwin publicara su teoría para que el «pez alado» de Hugh Miller tuviera, por fin, una explicación.

PTERYGOTUS

**Pterygotus anglicus* Agassiz, 1839*



Ilustración: Pterygotus en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL



Foto real del fósil: [Ghedoghedo, CC BY-SA 3.0].

1. Nombre y significado. *Pterygotus* significa «el alado», del griego *pterygotos*. Louis Agassiz lo bautizó en 1839 creyendo que era un pez gigante, y solo cinco años después, en 1844, reconoció que era un artrópodo. La especie tipo es *P. anglicus*, «el inglés», por el material británico original; las fuentes difieren en si fijar su descripción en 1839 o en 1849, discrepancia que se declara en la sección 21 y en la lista de revisión.

2. Clasificación. Artrópodo quelicerado del orden Eurypterida —los llamados escorpiones marinos—, superfamilia Pterygotioidea y familia Pterygotidae, a la que da nombre. Es pariente lejano de las arañas y los cangrejos de herradura actuales, y el miembro más famoso de los pterigótidos, el grupo de euriptéridos depredadores de pinzas gigantes, junto a *Jaekelopterus* y

Acutiramus.

3. Cuándo vivió. Del Silúrico medio al Devónico tardío según el rango total del género, con su presencia clásica concentrada entre el Silúrico tardío y el Devónico inferior y medio, hace aproximadamente entre 428 y 387 millones de años. El catálogo de este libro lo recoge como «Silúrico–Devónico inferior»; el rango completo publicado llega más lejos, y así se declara.

4. Dónde vivió. Prácticamente todo el mundo: sus fósiles se han recuperado en cinco continentes —Europa, América del Norte y del Sur, Asia y Australia—, una distribución casi cosmopolita, rarísima en un euriptérido. Vivía en aguas costeras marinas y salobres, y también en ambientes de agua dulce; los primeros restos aparecieron en Escocia e Inglaterra occidental, donde los canteros los llamaban «serafines» por su tamaño sobrenatural.

5. Tamaño y peso. Estuvo entre los artrópodos más grandes de la historia: la especie mayor, *P. grandidentatus*, se estima en 1,75 metros a partir de un fragmento de pinza aislado; *P. anglicus* llegaba a 1,6 metros —y a más de 2 metros si se cuentan las pinzas extendidas—. Pero el género tenía de todo: *P. kopaninensis* medía solo 50 centímetros. El peso se ha estimado en torno a 30 kilogramos para los ejemplares grandes, una cifra ligera para su tamaño gracias a su construcción liviana.

6. Anatomía. Cuerpo alargado y segmentado protegido por un caparazón fino y ligero, con ornamentación de escamas en la mayor parte del cuerpo. Al frente, el prosoma —la «cabeza»— de forma subtrapezoidal, con un par de grandes ojos compuestos situados cerca de las esquinas delanteras y otro par de ojos más pequeños en el centro. Su arma definitoria: unas pinzas quelicerales enormes y robustas, con dientes bien desarrollados y el borde distal curvado, rasgo que lo distingue de otros pterigótidos. Llevaba cuatro pares de patas caminadoras delgadas y sin espinas, un quinto par transformado en paletas natatorias, y terminaba en un telson ancho y aplanado con una quilla dorsal que acababa en una espina corta. Bajo los primeros segmentos del «abdomen» llevaba las branquias y los órganos reproductores.

7. Armas y defensas naturales. Sus pinzas eran un arma de depredador activo: robustas, dentadas y acabadas en puntas redondeadas y curvas, capaces de sujetar y perforar la coraza de sus presas. Su defensa era el tamaño, la vista y la velocidad: un adulto de metro y medio no tenía apenas enemigos en su mundo.

8. Sentidos. Era un depredador visual, y eso está medido: la agudeza de sus grandes ojos compuestos era comparable a la de los artrópodos depredadores modernos. El par de ojos pequeños centrales complementaría esa visión. Pocos animales de su época «veían» su mundo con tanta claridad como él.

9. Cómo se movía. Nadaba batiendo sus paletas natatorias y usando el telson aplanado como timón, lo que le daba una agilidad notable para su tamaño. Sus patas caminadoras eran pequeñas y sin espinas, pensadas para el agua y para apoyos breves en el fondo; lo más probable es que no pudiera caminar en tierra firme.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Era carnívoro y cazador activo: peces primitivos —incluidos los peces sin mandíbulas acorazados de su época—, trilobites, otros euriptéridos y cualquier animal a su alcance caía entre sus pinzas, que sujetaban la presa mientras la despiezaba. Los estudios de la morfología de las pinzas y de los ojos separan a los pterigótidos por oficios: *Pterygotus* era de los depredadores activos, no de los carroñeros ni de los emboscados.

11. Comportamiento. Lo que la ciencia aún no sabe en gran parte: no hay pruebas directas de su vida social. Su anatomía y su vista lo dibujan como un cazador solitario y activo que patrullaba las aguas costeras y los estuarios, pero los detalles de su rutina —territorios, migraciones, cuidado de las crías— no se han conservado.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe: no se conserva ninguna estructura que permita afirmar cómo se comunicaba, si es que lo hacía más allá de las señales visuales propias de un depredador con ojos grandes.

13. Reproducción y crías. Como los demás euriptéridos, se reproduciría por huevos, con los órganos reproductores situados bajo los primeros segmentos posteriores a la «cabeza»; en los pterigótidos se han descrito diferencias entre machos y hembras en esas estructuras. No se conocen puestas ni juveniles asignados con seguridad a *Pterygotus*, así que el detalle de su ciclo vital queda, en parte, como: Lo que la ciencia aún no sabe.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe con cifras: como artrópodo, crecería por mudas sucesivas del caparazón, y llegar a 1,6 metros exigiría varios años de crecimiento, pero nadie ha publicado una edad demostrada para este género y no se inventa ninguna.

15. Depredadores, rivales y presas. De adulto, en la cima: sus presas eran los peces de su época y otros invertebrados grandes; sus rivales, los demás pterigótidos gigantes —*Acutiramus*, que superaba los 2 metros, y *Jaekelopterus*, que llegaba a unos 2,6 metros— y los primeros tiburones y placodermos depredadores, cada vez más grandes. Los juveniles de *Pterygotus*, eso sí, serían presa de casi todo lo anterior.

16. Adaptaciones. Su paquete ganador combinaba tres innovaciones: pinzas quelicerales agrandadas con dientes, una visión de depredador de élite y un telson ancho usado como timón, todo montado sobre un cuerpo sorprendentemente ligero para su tamaño. Con eso, los pterigótidos se convirtieron en la única familia de euriptéridos con distribución verdaderamente mundial.

17. Evolución y parientes vivos. Los euriptéridos desaparecieron por completo al final del Pérmico, mucho después que *Pterygotus*, y no dejaron descendientes directos. Sus parientes vivos más cercanos son los otros quelicerados: las arañas, los escorpiones verdaderos y, dentro del agua, los cangrejos de herradura, que conservan un aire de familia inconfundible con los escorpiones marinos.

18. Descubridor del primer fósil. Los primeros restos los encontraron canteros escoceses e ingleses en depósitos del Devónico inferior, que los llamaron «serafines». Louis Agassiz los describió en 1839 como un pez gigante —a la especie de los ejemplares ingleses la llamó al principio *Pterygotus problematicus*— y en 1844, tras ver fósiles más completos del Old Red Sandstone de Escocia, reconoció que era un artrópodo, al que primero acercó a los crustáceos. Henry Woodward y otros monografistas victorianos ordenaron después el género.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. Sus restos más célebres son las pinzas aisladas gigantes, a partir de las cuales se calcula el tamaño de especies enteras, y los grandes tergitos como el que permitió estimar los 1,6 metros de *P. anglicus*. La foto real de esta ficha es un fósil de *Pterygotus anglicus* fotografiado en el Natural History Museum de Londres. Hay material del género en museos de Europa, América y Australia, reflejo de su distribución mundial.

20. Causa de su desaparición. *Pterygotus* dejó de existir dentro del Devónico, cuando el mundo

de los grandes euriptéridos depredadores empezó a cerrarse: competidores con mandíbulas cada vez mayores y los cambios de los ecosistemas costeros lo fueron dejando sin sitio. No consta un evento único contra el género: su familia sobrevivió algo más, pero también desapareció antes del final del Paleozoico tardío.

21. Debate científico abierto. Hay varias cuestiones vivas: la fecha exacta de la descripción de la especie tipo aparece como 1839 en el texto de Wikipedia y como 1849 en su tabla taxonómica, discrepancia que se declara sin resolver aquí; el tamaño máximo del género se apoya en pinzas aisladas y en proporciones tomadas de parientes, así que las cifras son estimaciones honestas, no medidas; y la ecología fina de cada especie —depredador activo frente a emboscado o carroñero— se sigue afinando con estudios de ojos y pinzas.

22. Dato curioso. Los canteros que encontraron los primeros *Pterygotus* los llamaron «serafines» porque no podían ser de este mundo: un animal así no encajaba en la Escocia del siglo XIX. Agassiz les dio la razón a medias al bautizarlo como un pez imposible; resultó ser algo aún más extraño, el escorpión marino más viajero del Paleozoico, presente en cinco continentes.

PTYCTODUS

**Ptyctodus* Pander, 1858*



Ilustración: Ptyctodus en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL



Foto real del fósil: [Kenneth C. Gass (Kennethcgass), CC BY-SA 4.0].

1. Nombre y significado. *Ptyctodus* significa «diente plegado», del griego *ptyktos*, «plegado», y *odous*, «diente»: el nombre señala su rasgo definitorio, las placas dentales con pliegues que le servían para triturar. Christian Heinrich Pander estableció el género en 1858. Es el género tipo —el que da nombre y ancla— de la familia Ptyctodontidae y del orden Ptyctodontida. Entre sus especies conocidas están *P. bradyi*, *P. calceolus*, *P. compressus*, *P. ferox*, *P. molaris* y *P. panderi*; las fuentes consultadas no designan una única especie tipo con la seguridad necesaria para encabezar la ficha, y por eso el encabezado lleva solo el género.

2. Clasificación. Pez placodermo del orden Ptyctodontida y la familia Ptyctodontidae, de la que es el género tipo. Los ptictodóntidos son los placodermos «desarmados»: cabeza grande, ojos grandes, coraza reducida a un patrón de plaquitas alrededor de la cabeza y el cuello y cuerpo largo, un conjunto que les da un parecido superficial con las quimeras actuales (Holocephali), aunque el parentesco sea lejano y la semejanza, convergente.

3. Cuándo vivió. Devónico tardío, según la ficha clásica del género —con el orden extendiéndose por buena parte del Devónico—: es un pez de hace aproximadamente entre 383 y 359 millones de años, contemporáneo del último gran esplendor de los placodermos. La foto real de esta ficha, una espina de aleta de *P. ferox*, procede sin embargo del Devónico medio de Wisconsin, un recordatorio de que el grupo, y quizá el género, tienen una historia algo más larga de lo que sugiere la etiqueta habitual.

4. Dónde vivió. Rusia, y los Estados Unidos —la cuenca de Míchigan y Arizona figuran entre sus localidades clásicas—, en mares devónicos. Como la mayoría de los ptictodóntidos, viviría cerca del fondo marino, entre los bancos de moluscos que formaban su despensa.

5. Tamaño y peso. Los ptictodóntidos eran en general peces pequeños o medianos, a menudo por debajo de los 20 centímetros en muchos géneros del orden; para *Ptyctodus* en concreto no existe una medida máxima cerrada y consensuada en las fuentes consultadas, porque su registro se compone en gran parte de placas dentales y piezas sueltas. Su peso no se ha estimado de forma fiable: no se inventa ninguna cifra.

6. Anatomía. Cabeza grande con ojos grandes, cuerpo largo y una coraza reducida a plaquitas alrededor de la cabeza y el cuello: casi todo lo demás iba desnudo o con escamas menores, al contrario que los placodermos típicos de caja completa. Su boca no tenía dientes verdaderos, sino placas dentales en forma de pico, hechas de una dentina secundaria muy dura e hipermineralizada con pliegues característicos —el «diente plegado» de su nombre—. Los machos del orden llevaban cláspers pélvicos, órganos copuladores, y el grupo entero muestra un dimorfismo sexual claro, único entre los placodermos.

7. Armas y defensas naturales. No era un depredador armado para el combate: su «arma» era la boca trituradora, pensada para romper conchas, no para cazar peces. Como defensa, al haber reducido la coraza, confiaba en la agilidad de un cuerpo largo y poco cargado y en la vida pegada al fondo; renunció al blindaje a cambio de ligereza, una apuesta única entre los placodermos.

8. Sentidos. Sus ojos grandes, rasgo repetido en todo el orden, apuntan a un animal guiado sobre todo por la vista, algo coherente con una vida cerca del fondo buscando presas con concha entre el sedimento. Como otros peces, contaría con línea lateral. El detalle fino no se conserva: Lo que la ciencia aún no sabe en ese nivel para este género.

9. Cómo se movía. Nadaba con ondulaciones de su cuerpo largo y su cola, al estilo de las quimeras actuales a las que tanto se parece: natación tranquila, de fondo, con aletas que ayudan a maniobrar entre rocas y bancos de moluscos. Nada en su anatomía sugiere un velocista.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Era durófago: se alimentaba de moluscos y otros animales con concha que recogía del fondo y trituraba entre sus placas dentales en forma de pico. Esa dieta está escrita en su propia boca: unas placas diseñadas para romper caparazones duros, generación tras generación.

11. Comportamiento. Lo que la ciencia aún no sabe en su mayor parte: no hay pruebas directas

de vida social en *Ptyctodus*. Sí se sabe, por el orden entero, que su vida reproductora era compleja y con fecundación interna, lo que implica encuentros y comportamientos de apareamiento elaborados para un pez de su época.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe: no se conserva ninguna estructura que permita afirmar cómo se comunicaba, si es que lo hacía más allá de las señales visuales y de movimiento propias de los peces.

13. Reproducción y crías. Los ptictodóntidos son el único grupo de placodermos con dimorfismo sexual demostrado: machos con cláspers y hembras con la base de las aletas pélvicas lisa. La fecundación interna que se sospechó por esa anatomía quedó probada de forma espectacular en parientes del mismo orden de la Formación Gogo (Australia), *Materpiscis* y *Austroptyctodus*, con embriones fosilizados dentro de la madre. Para *Ptyctodus* en concreto no se han descrito embriones, pero su anatomía lo sitúa en el mismo club: los peces que ya traían a sus crías al mundo por fecundación interna en pleno Devónico.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe: nadie ha publicado un cálculo de edad o de crecimiento para este género, y no se ofrece ninguna cifra.

15. Depredadores, rivales y presas. Sus presas eran los moluscos y demás invertebrados con concha del fondo devónico. Sus enemigos, los grandes placodermos depredadores de su época —artrodiros como los gigantes de Cleveland— y los primeros tiburones de tamaño respetable, frente a los que su coraza reducida ofrecía poca protección. Como rivales por el mismo alimento competía con otros ptictodóntidos, como *Campbellodus* y *Ctenurella*.

16. Adaptaciones. Su adaptación maestra fue cambiar blindaje por especialización: reducir la coraza al mínimo, aligerar el cuerpo y convertir la boca en una prensa de precisión para conchas, con placas de dentina hipermineralizada. Y en paralelo, el otro gran avance del grupo: la fecundación interna con dimorfismo sexual, rarísima entre los placodermos.

17. Evolución y parientes vivos. No tiene descendientes directos: los placodermos desaparecieron al final del Devónico. Su parecido con las quimeras actuales es convergencia, no parentesco cercano —las diferencias son claras al mirar el detalle: las quimeras tienen dientes verdaderos y placas de dentina, mientras que los ptictodóntidos tenían placas óseas y placas dentales en forma de pico—. Sus parientes vivos más próximos, en sentido amplio, son el conjunto de los vertebrados con mandíbulas.

18. Descubridor del primer fósil. El género lo estableció Christian Heinrich Pander en 1858, a partir del material ruso que el propio Pander había dado a conocer en sus trabajos sobre los peces fósiles de Rusia. Las especies norteamericanas llegaron después, de la mano de autores como Eastman, que describió *P. ferox* en 1898 a partir de material del Devónico de Wisconsin.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. El registro de *Ptyctodus* es un registro de piezas: placas dentales, plaquitas y espinas sueltas en colecciones de Rusia y de Estados Unidos. La foto real de esta ficha es una espina de aleta de *Ptyctodus ferox* del Devónico medio de la Formación Milwaukee (Wisconsin), conservada en el Greene Museum y publicada en la monografía de 2019 sobre los fósiles de Milwaukee de Gass y colaboradores: un buen ejemplo de cómo un género entero puede conocerse, sobre todo, por sus piezas más duras.

20. Causa de su desaparición. *Ptyctodus* dejó de existir al final del Devónico, con la crisis que barrió a los placodermos: del grupo entero no sobrevivió ningún linaje al Carbonífero. Su

especialización extrema —boca de prensa para conchas, cuerpo desarmado— no le sirvió cuando los ecosistemas marinos del Devónico tardío se deshicieron en las crisis del Frasniense–Famenniense y del límite final del periodo.

21. Debate científico abierto. El debate histórico del orden fue su propia identidad: por su coraza reducida y su aire de quimera, hubo paleontólogos que propusieron que los ptictodóntidos no eran placodermos, sino holocéfalos primitivos o incluso sus antepasados. El examen anatómico detallado de ejemplares completos demostró que el parecido es superficial y que son placodermos de pleno derecho. Sigue abierto el detalle de su registro: la foto de esta ficha asigna *P. ferox* al Devónico medio, mientras la ficha clásica del género lo da como del Devónico tardío, un rango combinado que se declara tal cual.

22. Dato curioso. *Ptyctodus* es el género que presta su nombre a todo un orden de peces que hacían algo que casi ningún placodermo hacía: reproducirse por fecundación interna, con machos y hembras visiblemente distintos. El «diente plegado» resultó ser, además de una prensa para conchas, uno de los pioneros de la vida reproductora moderna entre los vertebrados.

QUEBECIUS

**Quebecius quebecensis* (Whiteaves, 1889)*



Ilustración: Quebecius en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL

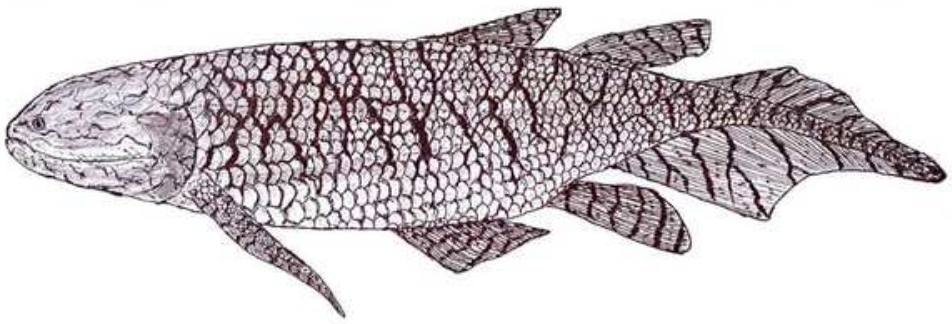


Foto real del fósil: [Daeng Dino, CC BY 4.0, vía Wikimedia Commons].

1. Nombre y significado. *Quebecius* significa, en esencia, «el de Quebec»: el género fue creado por Schultze y Arsenault en 1987 para un pez que Whiteaves había descrito ya en 1889 dentro de otro género. Su única especie es *Quebecius quebecensis*.

2. Clasificación. Reino Animalia, filo Chordata, clase Sarcopterygii (peces de aletas lobuladas), orden Porolepiformes, familia Holoptychiidae según las clasificaciones habituales. Es pariente cercano de *Glyptolepis*.

3. Cuándo vivió. En el Devónico tardío, en tiempos del Frasniense, hace aproximadamente 375 millones de años, en el yacimiento de Miguasha (formación Escuminac).

4. Dónde vivió. Solo se conoce de Quebec, Canadá, en la famosa costa de Miguasha, hoy parque nacional y Patrimonio Mundial de la UNESCO. Aquel lugar era un estuario cálido donde el río se encontraba con el mar.

5. Tamaño y peso. Los ejemplares encontrados miden entre 5 y 60 centímetros de largo. Lo que

la ciencia aún no sabe: su peso no ha sido estimado formalmente; un ejemplar grande rondaría el orden de un kilogramo o menos, pero esa cifra es solo una aproximación razonable, no un dato publicado.

6. Anatomía. Su rasgo único entre los peces de aletas lobuladas: solo las aletas pectorales son lobuladas, con base carnosa, mientras que las pélvicas no lo son y se apoyan en una base especialmente ancha. Esa combinación lo separa de *Glyptolepis*, su pariente más próximo. El cuerpo estaba cubierto de grandes escamas redondas de cosmina, típicas de los porolepiformes.

7. Armas y defensas naturales. No tenía coraza ni espinas conocidas. Su defensa sería la maniobrabilidad entre las aguas someras del estuario y la protección modesta de sus escamas gruesas y brillantes.

8. Sentidos. Como otros sarcopterigios devónicos, dispondría de ojos bien desarrollados y de la línea lateral para percibir vibraciones en el agua. El detalle fino de sus sentidos no se ha estudiado: en parte, es lo que la ciencia aún no sabe.

9. Cómo se movía. Nadaba con ondulaciones del cuerpo y remando con sus aletas pectorales lobuladas, unas «proto-patas» musculosas capaces de impulsarlo también cerca del fondo del estuario.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Los porolepiformes eran peces carnívoros: *Quebecius* se alimentaría de peces más pequeños e invertebrados del estuario. No se han publicado contenidos estomacales, así que el menú exacto es una inferencia a partir de su grupo.

11. Comportamiento. Lo que la ciencia aún no sabe: de su conducta no hay registro directo. La variedad de tamaños hallados —de 5 a 60 cm— sugiere que en Miguasha vivían juntos juveniles y adultos, como en una zona de cría y alimentación.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe: no existe evidencia de comunicación en este género, más allá de las señales visuales y de movimiento comunes en los peces.

13. Reproducción y crías. Lo que la ciencia aún no sabe: no se conocen huevos, embriones ni puestas de *Quebecius*. Por comparación con otros sarcopterigios, lo más probable es una fecundación externa con huevos dejados en el agua, pero no está demostrado.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe: no hay estudios de anillos de crecimiento en sus escamas o huesos que permitan estimar cuántos años vivía.

15. Depredadores, rivales y presas. En el estuario de Miguasha convivía con depredadores mayores, como el gran placodermo *Bothriolepis* en el fondo y peces sarcopterigios de mayor talla; sus presas serían peces juveniles, conchostráceos y otros invertebrados pequeños.

16. Adaptaciones. Su adaptación estrella es esa cintura pélvica ancha con aletas no lobuladas: una solución única entre los peces de su grupo, cuya función exacta —¿apoyo en el fondo?, ¿maniobra?— sigue discutiéndose.

17. Evolución y parientes vivos. Los porolepiformes están cerca de los peces pulmonados en el árbol de los sarcopterigios. No queda ningún porolepiforme vivo; sus parientes actuales más cercanos son los dipnoos (peces pulmonados) y, en un sentido amplio, todos los tetrápodos, incluidos nosotros.

18. Descubridor del primer fósil. Joseph Frederick Whiteaves describió la especie en 1889, a

partir de fósiles de Miguasha, dentro del género *Glyptolepis*. Casi un siglo después, en 1987, Hans-Peter Schultze y Marius Arsenault reconocieron que merecía género propio y crearon *Quebecius*.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. Los ejemplares de *Quebecius* forman parte de la colección del Parque Nacional de Miguasha, en Quebec, uno de los yacimientos de peces devónicos más importantes del mundo, donde se exponen fósiles de la formación Escuminac.

20. Causa de su desaparición. Dejó de existir al final del Devónico, en el contexto de las crisis de extinción del Devónico tardío que golpearon con fuerza los ecosistemas de estuario y de agua dulce. No se conoce una causa específica documentada solo para este género.

21. Debate científico abierto. El debate vivo es doble: qué función tenía su inusual base pélvica ancha, y dónde se sientan exactamente los porolepiformes respecto a los peces pulmonados y los primeros tetrápodos en el árbol evolutivo.

22. Dato curioso. *Quebecius* es un rompecabezas con aletas: en un grupo donde lo normal era tener las aletas pares lobuladas, él decidió —evolutivamente hablando— quedarse solo con las delanteras carnosas y convertir las traseras en una plataforma ancha. Ningún otro pez de aletas lobuladas hizo lo mismo.

RADOTINA

**Radotina kosorensis* Gross, 1950*



Ilustración: Radotina en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL



Foto real del fósil: [Dimităr Boevski, CC BY-SA 4.0, vía Wikimedia Commons].

1. Nombre y significado. *Radotina* toma el nombre de Radotín, localidad de la cuenca de Praga (Chequia) cuyas calizas guardan sus fósiles. La especie tipo es *Radotina kosorensis*, descrita por Walter Gross en 1950, y su holotipo es también el material que define al género entero.

2. Clasificación. Reino Animalia, filo Chordata, clase Placodermi, orden Acanthothoraci, familia Palaeacanthaspidae en las clasificaciones clásicas. Los acantotorácidos son placodermos basales, de los primeros peces con mandíbulas.

3. Cuándo vivió. En el Devónico inferior: *R. kosorensis* es del Lochkoviense y *R. tesselata* del

Praguiense, hace unos 410–407 millones de años.

4. Dónde vivió. En el mar tropical que cubría la cuenca de Praga, en la actual República Checa, uno de los conjuntos de placodermos más diversos del Devónico inferior europeo.

5. Tamaño y peso. Lo que la ciencia aún no sabe: *Radotina* se conoce sobre todo por techos craneales y material parcial de la cabeza, sin un cuerpo completo bien documentado, así que no existe una longitud total fiable publicada. Sería un placodermo pequeño o mediano, pero cualquier cifra concreta sería inventada.

6. Anatomía. Su firma es el techo del cráneo teselado: grandes áreas cubiertas por un mosaico de piececitas óseas (teselas) que separan los huesos principales. Tenía una región prenasal proyectada en el cráneo interno y, como demostraron estudios con sincrotrón, dentición marginal verdadera junto a varios huesos dérmicos en la mandíbula.

7. Armas y defensas naturales. Su defensa era la coraza cefálica ósea propia de los placodermos. Como arma, sus pequeños dientes marginales servían para sujetar presas pequeñas, no para desgarrar.

8. Sentidos. Lo que la ciencia aún no sabe en detalle: no se han descrito sus órganos sensoriales de forma específica. Por su grupo, contaba con ojos laterales y canales de línea lateral en las placas de la cabeza.

9. Cómo se movía. Lo que la ciencia aún no sabe con seguridad: al no conocerse el cuerpo completo, su forma de nadar se reconstruye por analogía con otros placodermos basales pequeños, que nadaban con ondulación de la cola cerca del fondo.

10. Dieta y cómo conseguía comida. El estudio de su dentición (Vaškaninová y colaboradores, 2020, en *Science*) muestra dientes marginales y múltiples huesos dérmicos con dientes: era un depredador de presas pequeñas, y su boca es una pieza clave para entender el origen de los dientes de todos los vertebrados con mandíbulas.

11. Comportamiento. Lo que la ciencia aún no sabe: no hay ningún registro de conducta. Se infiere una vida cercana al fondo marino de la cuenca de Praga, entre arrecifes y fondos blandos.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe: no existe evidencia alguna sobre comunicación en este género.

13. Reproducción y crías. Lo que la ciencia aún no sabe: no se conocen huevos, embriones ni juveniles de *Radotina*. La reproducción interna se ha documentado en otros placodermos, pero no puede afirmarse para este género concreto.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe: no existe ninguna estimación publicada de su longevidad.

15. Depredadores, rivales y presas. Sus presas serían pequeños invertebrados y peces diminutos. Sus depredadores potenciales eran los placodermos mayores y otros peces con mandíbulas que compartían el mar de la cuenca de Praga.

16. Adaptaciones. El mosaico de teselas de su cráneo pudo dar flexibilidad a una cabeza acorazada sin renunciar a la protección: una solución intermedia entre la coraza de placas grandes y la piel casi desnuda.

17. Evolución y parientes vivos. Los placodermos desaparecieron por completo al final del Devónico y no dejaron descendientes directos. *Radotina* importa porque está cerca de la raíz de los vertebrados con mandíbulas: sus dientes ayudan a explicar de dónde salieron los nuestros.

18. Descubridor del primer fósil. Walter Gross erigió el género en 1950 con *R. kosorensis*. Parte del material de la cuenca de Praga venía de colecciones del siglo XIX: la especie que Barrande había nombrado en 1872 pasó décadas atribuida a *Radotina* antes de ser reasignada (ver sección 21).

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. Los materiales históricos de la cuenca de Praga se conservan en las colecciones paleontológicas checas, con el Museo Nacional de Praga como referencia principal del material barrandiano. No se localizó una foto libre del fósil en esta pasada: las imágenes de Commons asociadas al género son reconstrucciones artísticas, no fotos del fósil.

20. Causa de su desaparición. Dejó de existir en el Devónico inferior o medio, mucho antes de la gran crisis final del periodo. Lo que la ciencia aún no sabe: no hay una causa concreta documentada para su desaparición; los acantotorácidos fueron cediendo espacio a otros grupos de placodermos.

21. Debate científico abierto. Su taxonomía fue un rompecabezas durante décadas: la revisión de Vaškaninová y Ahlberg (2017) demostró que el viejo material de «*Radotina*» mezclaba varios géneros distintos. La antigua «*Radotina* prima» pasó a ser *Holopetalichthys primus*, y parte del material se separó en los géneros nuevos *Tlamaspis* y *Sudaspis*. Hoy *Radotina* queda limitado a *R. kosorensis* y *R. tesselata*.

22. Dato curioso. Este pececito checo saltó a los titulares en 2020: al escanear su mandíbula con rayos X de sincrotrón, los científicos vieron que ya tenía dientes de verdad hace más de 400 millones de años, empujando el origen de la dentición de los vertebrados hasta los primeros peces con mandíbulas.

REEDOPS

**Reedops* Richter & Richter, 1925*



Ilustración: Reedops en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL



Foto real del fósil.

1. Nombre y significado. *Reedops* es un trilobite facópido descrito por Rudolf y Emma Richter en 1925. Su especie más emblemática es *Reedops deckeri*, el clásico trilobite de las calizas de Oklahoma; en esta ficha el encabezado lleva solo el género porque la condición de *R. deckeri* como especie tipo no es segura (ver sección 21).

2. Clasificación. Reino Animalia, filo Arthropoda, clase Trilobita, orden Phacopida, familia Phacopidae. Los facópidos son los trilobites de los grandes ojos compuestos formados por lentes separadas.

3. Cuándo vivió. Wikipedia le da un rango del Pridoli terminal (Silúrico más tardío) al Emsiense medio, mientras que los estudios biostratigráficos lo tratan como un indicador mundial del Devónico no anterior al Praguiense. En la práctica, su momento es el Devónico inferior, hace unos 410–400 millones de años.

4. Dónde vivió. Tenía una distribución casi mundial en los mares devónicos: Marruecos (Tafraoute, Jebel Issoumour), Oklahoma en Estados Unidos (formación Haragan), Argentina (formación Talacasto, Precordillera), Europa y otros puntos de los antiguos continentes.

5. Tamaño y peso. Los ejemplares marroquíes medidos miden en torno a 43–45 mm de largo; el mayor medido en las fuentes consultadas ronda 60 mm. Es decir, un trilobite de unos 4–6 cm, de unos pocos gramos de peso.

6. Anatomía. Cuerpo trilobado en cabeza (cefalón alargado), tórax segmentado y cola (pigidio). Sus rasgos diagnósticos son el cefalón alargado y los ojos esquizocroales finos: cada ojo estaba formado por lentes separadas de calcita casi pura, un diseño óptico refinadísimo para un animal del Devónico.

7. Armas y defensas naturales. No tenía pinzas ni espinas ofensivas conocidas. Como otros facópidos, su defensa era el exoesqueleto grueso y la capacidad de enrollarse protegiendo las partes blandas, comportamiento bien documentado en su familia.

8. Sentidos. Su sentido estrella era la vista: los ojos esquizocroales, con lentes individuales separadas, daban una imagen amplia del entorno y funcionaban bien con poca luz. Sumaba antenas táctiles y quimiorreceptores, como los demás trilobites.

9. Cómo se movía. Caminaba sobre el fondo marino con sus numerosas patas y podía nadar breves tramos. Vivía sobre sedimentos de mares someros y cálidos.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Lo que la ciencia aún no sabe con seguridad para el género concreto: por analogía con otros facópidos, se alimentaría de detritos, pequeños invertebrados y restos orgánicos del fondo, que procesaba con las bases espinosas de sus patas.

11. Comportamiento. Lo que la ciencia aún no sabe en detalle: no hay registro directo de su conducta social. La abundancia de ejemplares en algunos niveles sugiere que vivía en poblaciones numerosas sobre los fondos donde se alimentaba.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe: no existe evidencia de comunicación en *Reedops* más allá de lo químico y táctil habitual en los artrópodos marinos.

13. Reproducción y crías. Como todos los trilobites, crecía por mudas sucesivas desde una larva diminuta (protaspis) hasta el adulto. Lo que la ciencia aún no sabe: no se conoce la puesta ni el cuidado parental en este género, y lo normal en trilobites era una reproducción sin cuidados posteriores.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe: no hay una estimación publicada para *Reedops*. Por el número de mudas de los facópidos, lo razonable es hablar de varios años, pero es una inferencia, no un dato.

15. Depredadores, rivales y presas. En los mares del Devónico inferior sus depredadores potenciales eran cefalópodos, euriptéridos y los primeros peces con mandíbulas. Competía con otros trilobites y braquiópodos por el alimento del fondo.

16. Adaptaciones. Sus ojos esquizocroales son una de las grandes innovaciones ópticas del Paleozoico: lentes gruesas de calcita pura con un sistema que reducía la distorsión, ideales para detectar movimiento con luz escasa cerca del fondo.

17. Evolución y parientes vivos. Los trilobites desaparecieron por completo al final del Pérmico y no tienen descendientes directos. Sus parientes vivos más cercanos, en sentido amplio, son los demás artrópodos: cangrejos, gambas e insectos comparten con ellos el plan corporal de patas articuladas y muda.

18. Descubridor del primer fósil. El género fue erigido por Rudolf Richter y Emma Richter en 1925, en plena época dorada de la trilobitología alemana. El material de *R. deckeri* procede de las calizas Haragan de Coal County, Oklahoma, un yacimiento trabajado durante décadas por preparadores especializados.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. La foto real de esta ficha muestra un fósil de *Reedops cephalotes* fotografiado en el Museo Teylers de Haarlem (Países Bajos). Hay ejemplares de *R. deckeri* en colecciones norteamericanas como el Museo Peabody de Yale (ejemplar YPM IP 531078), y los *Reedops* marroquíes aparecen en museos de todo el mundo.

20. Causa de su desaparición. El género dejó de existir en el Devónico, sin llegar a ver la gran crisis de finales del periodo: su linaje se extinguió en el curso normal del recambio de faunas de facópidos, sin un evento único al que se le pueda atribuir.

21. Debate científico abierto. Hay dos frentes: su valor como fósil guía del Praguiense se discute porque en Argentina el material resultó escaso y varias atribuciones antiguas se corrigieron (algún «*Reedops*» resultó ser otro género), y la especie *deckeri* de Oklahoma ha sido reasignada por algunos autores al género *Lochovella*, como *Lochovella (Reedops) deckeri*, por sus diferencias de ornamentación y surcos glabelares.

22. Dato curioso. *Reedops* es un viajero del tiempo geológico: sus fósiles aparecen a la vez en Marruecos, Oklahoma y Argentina, tres lugares hoy separadas por un océano, porque en el Devónico esos mares formaban parte de un mismo mundo conectado. Ese cosmopolitismo es justo lo que lo convierte en fósil guía.

REMIGOLEPIS

**Remigolepis* Stensiö, 1931*



Ilustración: Remigolepis en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL



Foto real del fósil: [Bloopityboop, CC BY-SA 4.0, vía Wikimedia Commons].

1. Nombre y significado. *Remigolepis* significa algo así como «escama-remero»: su nombre alude a las aletas pectorales acorazadas que funcionaban como pequeños remos o brazos. Erik Stensiö lo describió en 1931. En esta ficha el encabezado lleva solo el género, porque la especie tipo no quedó confirmada en las fuentes consultadas.

2. Clasificación. Reino Animalia, filo Chordata, clase Placodermi, orden Antiarchi, dentro del grupo Asterolepidoidei. Los antiarcos son los placodermos del fondo: caja acorazada delante, cola escamosa detrás.

3. Cuándo vivió. En el Devónico tardío: los registros abarcan del Frasniense al Fameniense terminal, con el material original de Groenlandia fechado en el Fameniense tardío, hace unos 365 millones de años.

4. Dónde vivió. Es un género casi mundial en aguas dulces y costeras: Groenlandia oriental (donde se describió), Rusia (Tula), China y Australia, con la localidad estrella de Canowindra, en Nueva Gales del Sur. Vivía en ríos, lagos y llanuras de inundación.

5. Tamaño y peso. Lo que la ciencia aún no sabe con precisión: no hay una longitud máxima oficial publicada para el género. Como referencia general, la mayoría de los antiarcos no pasaba de unos 30 cm, y *Remigolepis* entra en ese rango modesto; cualquier cifra exacta sería una estimación, no un dato.

6. Anatomía. Cabeza y tronco encerrados en una caja de placas óseas, con los ojos en la parte alta de la cabeza, mirando hacia arriba: el retrato del pez de fondo. Sus aletas pectorales estaban acorazadas y articuladas, como bracitos, pero con una peculiaridad que lo define dentro de su grupo: el apéndice pectoral pierde la articulación distal que sí conservan sus parientes.

7. Armas y defensas naturales. Su defensa era la coraza: una caja ósea muy difícil de perforar para los depredadores de su tamaño. No tenía dientes ni armas ofensivas conocidas; su boca era pequeña y estaba pensada para el fondo, no para cazar presas grandes.

8. Sentidos. Vista orientada hacia arriba para vigilar lo que se acercaba sobre él, más la línea lateral para percibir vibraciones. Lo que la ciencia aún no sabe: el detalle fino de sus sentidos no se ha estudiado en este género.

9. Cómo se movía. Se apoyaba y se impulsaba sobre el fondo con sus apéndices pectorales acorazados, y nadaba con la cola escamosa que quedaba fuera de la coraza. No era un nadador de aguas abiertas, sino un habitante del lecho de lagos y ríos.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Como otros antiarcos, se alimentaría de materia orgánica, detritos y pequeños invertebrados del fango, que recogía o filtraba del fondo. No se han publicado contenidos estomacales de este género, así que es una inferencia de grupo.

11. Comportamiento. El yacimiento de Canowindra conserva una losa con 114 peces que dejaron de existir cuando su laguna se secó; la mayoría son *Remigolepis walkeri* y *Bothriolepis yeungae*. Esa concentración sugiere que vivía en grupos numerosos en charcas y lagos someros.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe: no hay evidencia de comunicación en *Remigolepis* más allá del contacto y las señales visuales comunes en los peces de fondo.

13. Reproducción y crías. Lo que la ciencia aún no sabe para este género concreto: no se conocen embriones de *Remigolepis*. La fecundación interna está demostrada en otros placodermos, incluidos antiarcos diminutos, pero no puede afirmarse aquí sin fósiles que lo muestren.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe: no existe ninguna estimación publicada de su longevidad.

15. Depredadores, rivales y presas. En Canowindra compartía el agua con sarcopterigios mucho mayores, como *Canowindra grossi*, sus depredadores potenciales. Su gran rival por el fondo era *Bothriolepis*, el otro antiarco dominante de los mismos lagos.

16. Adaptaciones. Todo su cuerpo es una adaptación al fondo: ojos en alto, boca hacia abajo, coraza pesada que actúa como lastre y «brazos» acorazados para apoyarse y empujarse sobre el fango.

17. Evolución y parientes vivos. Los antiarcos son uno de los grupos basales de los placodermos, y los placodermos desaparecieron sin dejar descendientes directos. *Remigolepis* demuestra lo lejos que llegó ese experimento: un mismo género en Groenlandia, Rusia, China y Australia.

18. Descubridor del primer fósil. Erik Stensiö describió el género en 1931 a partir de material del Fameniense de Groenlandia oriental, del mismo yacimiento famoso por los primeros tetrápodos *Ichthyostega* y *Acanthostega*.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. La gran losa de Canowindra —con más de cien peces, la mayoría *Remigolepis* y *Bothriolepis*— es la pieza emblemática del género y se exhibe en el Age of Fishes Museum de Canowindra, Australia. En Wikimedia Commons solo se localizaron réplicas (moldes) y esquemas científicos de esa losa, no una foto libre del fósil original, por eso esta ficha no lleva foto.

20. Causa de su desaparición. Dejó de existir al final del Devónico, con la extinción del Devónico tardío que acabó con todos los placodermos. Los lagos y ríos que habitaba fueron de los ecosistemas más golpeados por aquella crisis.

21. Debate científico abierto. Su distribución dispar sigue dando que pensar: en Laurasia (Groenlandia, Rusia) solo aparece en el Fameniense, mientras que en China y Australia hay registros al menos desde el Frasniense. Esa discordancia temporal entre continentes es un problema clásico de la biogeografía devónica que aún se discute.

22. Dato curioso. *Remigolepis* aparece una y otra vez junto a los primeros tetrápodos: en Groenlandia comparte yacimiento con *Ichthyostega*, en Rusia con *Tulerpeton* y en Australia con *Metaxygnathus*. Donde aparecen los primeros animales con patas, allí está este pequeño acorazado de fondo.

RHAMPHODOPSIS

**Rhamphodopsis thrieplandi* Watson, 1934*



Ilustración: Rhamphodopsis en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL

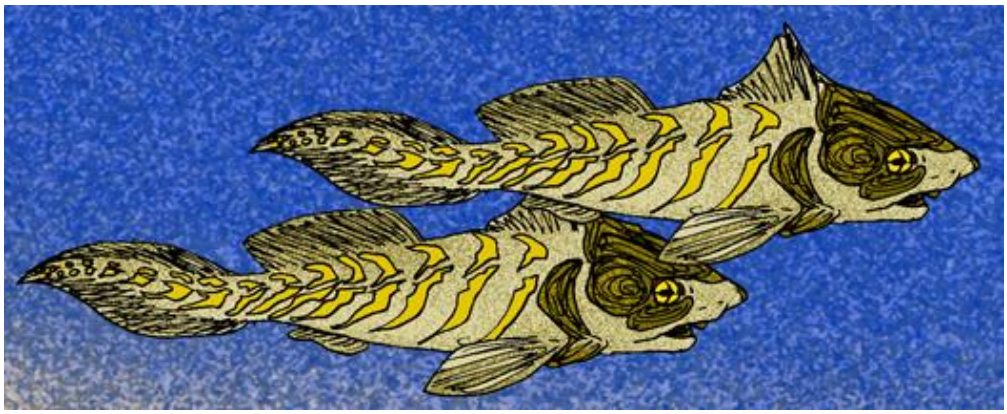


Foto real del fósil: [Apokryltaros at English Wikipedia, CC BY 2.5, vía Wikimedia Commons].

1. Nombre y significado. *Rhamphodopsis* combina la idea de «pico» con la de «aspecto»: un pez de hocico en forma de pico. David M. S. Watson lo describió en 1934, y su especie tipo es la pequeña *Rhamphodopsis thrieplandi*.

2. Clasificación. Reino Animalia, filo Chordata, clase Placodermi, orden Ptyctodontida, familia Ptyctodontidae. Los ptictodóntidos eran los placodermos de coraza reducida y dentadura trituradora, con un aire parecido al de las actuales quimeras.

3. Cuándo vivió. En el Devónico medio, hace unos 390 millones de años, en tiempos del Eifeliense–Givetiense.

4. Dónde vivió. En los lagos de la Old Red Sandstone de Escocia: aguas dulces rodeadas de tierras rojizas, el escenario clásico de los peces devónicos escoceses.

5. Tamaño y peso. Era diminuto para ser un placodermo: *R. thrieplandi* llegaba hasta 7 cm de

largo total, y su pariente *R. trispinatus* (Watson, 1938), más robusto, hasta 12 cm. Su peso sería de unos pocos gramos.

6. Anatomía. Cabeza corta con ojos grandes, coraza reducida a placas alrededor de la cabeza y el cuello, cuerpo alargado y una cola larga en forma de látigo. Las dos especies se distinguen por sus espinas: en *R. trispinatus* la espina dorsal mediana y las laterales anteriores son proporcionalmente igual de largas; en *R. thrieplandi* la mediana es más corta. Su dentadura estaba formada por placas dentales en forma de pico, hechas para triturar.

7. Armas y defensas naturales. Sin coraza pesada que lo protegiera, su defensa era el tamaño pequeño, la agilidad y unas espinas dorsales y laterales que podían hacerlo menos apetecible. Sus placas dentales eran herramienta de alimentación, no un arma.

8. Sentidos. Sus ojos grandes, rasgos de todo su grupo, indican una vista bien desarrollada, apropiada para buscar alimento en el fondo y vigilar depredadores.

9. Cómo se movía. Nadaba con ondulaciones del cuerpo y de su larga cola en látigo, en un estilo parecido al de las quimeras actuales, a las que recuerda por su silueta.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Como los demás ptictodóntidos, se alimentaría de marisco y otros invertebrados de concha, que trituraba con sus placas dentales en forma de pico.

11. Comportamiento. Lo que la ciencia aún no sabe en detalle: no hay registro directo de su conducta. La presencia repetida de machos y hembras diferenciables en el mismo yacimiento sugiere poblaciones estables conviviendo en los lagos escoceses.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe: no existe evidencia de comunicación en este género, más allá de las señales visuales ligadas al propio dimorfismo entre machos y hembras.

13. Reproducción y crías. Aquí está su gran historia: *Rhamphodopsis* es uno de los primeros vertebrados con diferencias claras entre sexos. Los machos tenían elementos en forma de gancho (claspers) junto a las aletas pélvicas, y las hembras, aletas pélvicas cubiertas de grandes escamas imbricadas —descrito por Watson en los años treinta y detallado por Miles en 1967—. Es evidencia de fecundación interna. Que además diera a luz crías vivas, como se demostró en el ptictodóntido australiano *Materpiscis*, es una posibilidad razonable pero no demostrada en este género.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe: no hay ninguna estimación publicada de su longevidad.

15. Depredadores, rivales y presas. Con 7–12 cm, estaba en el menú de casi cualquier pez mayor de los lagos escoceses, incluidos sarcopterigios y placodermos más grandes. Sus presas eran invertebrados pequeños de concha dura.

16. Adaptaciones. Su adaptación más influyente no es física sino reproductiva: la fecundación interna con órganos copuladores óseos, una innovación que su grupo llevó más lejos que ningún otro vertebrado de su época.

17. Evolución y parientes vivos. Los ptictodóntidos son grupo hermano de artrodiros y filolépidos dentro de los placodermos, y no dejaron descendientes vivos. Aun así, su sistema reproductivo anticipa soluciones que hoy vemos en tiburones y quimeras, parientes lejanos no emparentados directamente.

18. Descubridor del primer fósil. David Meredith Seares Watson, uno de los grandes paleontólogos británicos, describió el género y la especie tipo en 1934, y la segunda especie, *R. trispinatus*, en 1938, a partir del material escocés de la Old Red Sandstone.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. Sus fósiles, pequeños y delicados, se conservan en las colecciones paleontológicas escocesas y británicas. En Wikimedia Commons solo se localizó una reconstrucción artística del género con licencia libre, no una foto del fósil, por eso esta ficha lleva solo la ilustración generada.

20. Causa de su desaparición. Dejó de existir dentro del propio Devónico, en el recambio de faunas lacustres del periodo. Lo que la ciencia aún no sabe: no hay una causa específica documentada para este género; los ptictodóntidos en conjunto no sobrevivieron al final del Devónico.

21. Debate científico abierto. Su dimorfismo fue durante décadas solo una sospecha elegante: que los claspers fueran realmente órganos copuladores se debatió hasta que los embriones fósiles de ptictodóntidos de Gogo (Australia) confirmaron en 2008 la fecundación interna en el grupo. Sigue discutiéndose si los claspers de los placodermos ancestrales se perdieron en los demás órdenes o evolucionaron de forma independiente.

22. Dato curioso. La primera pista de que los vertebrados practicaban la fecundación interna no vino de un tiburón ni de un dinosaurio: vino de este pececito escocés de 7 centímetros. Watson lo sospechó en los años treinta mirando unas aletas pélvicas, y la ciencia tardó más de setenta años en darle la razón con embriones fósiles.

RHYNIA

**Rhynia gwynne-vaughanii* Kidston & Lang, 1917*



Ilustración: Rhynia en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL



Foto real del fósil: [Peter coxhead, CC BY-SA 3.0].

1. Nombre y significado. *Rhynia* toma su nombre de Rhynie, la localidad escocesa donde apareció. La especie tipo y única aceptada hoy, *Rhynia gwynne-vaughanii*, honra al botánico David Thomas Gwynne-Vaughan. Ojo al gancho: durante décadas se creyó que había una segunda especie mayor, pero en los años ochenta se demostró que aquella planta ni siquiera tenía tejido vascular verdadero y pasó a otro género, *Aglaophyton*.

2. Clasificación. Reino Plantae, traqueofitas (plantas vasculares), clase Rhyniopsida, orden Rhyniales, familia Rhyniaceae. Es uno de los géneros que definen a las riniofitas, el grupo de

plantas terrestres vasculares más antiguo y sencillo que se conoce, considerado grupo hermano de todas las demás plantas vasculares.

3. Cuándo vivió. Devónico inferior, en torno al Praguiense (hace unos 407 millones de años), según la datación del yacimiento de Rhynie.

4. Dónde vivió. Solo se conoce con seguridad del Rhynie Chert, en Aberdeenshire, Escocia. Crecía en una llanura volcánica con fuentes termales: un ambiente húmedo, saturado de agua silícea caliente, que acabó petrificando las plantas célula a célula.

5. Tamaño y peso. Era una planta herbácea pequeña: los tallos aéreos medían unos 18–20 centímetros de alto y solo 1–3 milímetros de grosor. Al ser una planta, no se habla de peso en la literatura; un rodal completo pesaría muy poco.

6. Anatomía. No tenía hojas, ni raíces, ni flores. Su cuerpo era un rizoma horizontal rastrero del que subían tallos verdes, lisos y cilíndricos que se dividían en dos una y otra vez. Bajo el rizoma llevaba mechones de rizoides —pelillos que absorbían agua— y en el interior del tallo corría una estela central sencilla con traqueidas, el tejido conductor de agua. En la punta de algunos tallos llevaba los esporangios, unas cápsulas ovaladas donde se formaban las esporas.

7. Armas y defensas naturales. No tenía espinas ni defensas conocidas. Como planta, su «defensa» era crecer en rodales densos y producir muchas esporas; cualquier protección química es pura especulación y la ciencia no la ha demostrado.

8. Sentidos. Una planta no tiene sentidos como un animal. Sí respondía a su entorno de forma básica —crecía hacia la luz y sus estomas se abrían y cerraban según la humedad—, pero no hay que imaginar nada parecido a vista, oído u olfato.

9. Cómo se movía. No se movía: vivía fija al suelo por su rizoma. Lo que sí «viajaba» eran sus esporas, dispersadas por el viento y el agua, y el propio rodal, que se extendía poco a poco cuando los tallos laterales se desprendían y arraigaban, formando poblaciones clonales.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Su «dieta» era la luz del sol: hacía fotosíntesis con todo el tallo verde, ya que no tenía hojas. El agua y los minerales los tomaba del suelo volcánico húmedo a través de los rizoides, y en las plantas de Rhynie se han descrito hongos asociados a los tejidos, una alianza parecida a las micorrizas actuales que pudo ayudarla a nutrirse en un suelo difícil.

11. Comportamiento. Formaba rodales densos de tallos junto a charcas y arroyos termales, compartiendo el humedal con otras plantas primitivas como *Aglaophyton* y *Horneophyton* y con pequeños artrópodos terrestres de los más antiguos que se conocen.

12. Comunicación. No aplica en sentido animal. Las plantas actuales se «comunican» con señales químicas, pero de *Rhynia* no existe ninguna evidencia de algo así: lo honesto es dejarlo como algo que la ciencia aún no sabe y probablemente nunca podrá comprobar en un fósil.

13. Reproducción y crías. Se reproducía por esporas, guardadas en los esporangios terminales. Como en los helechos actuales, su ciclo alternaba dos generaciones: el tallo visible (el esporofito) y una generación gametofita diminuta que vivía aparte. No producía semillas ni «crías»: cada espora que caía en un suelo húmedo adecuado podía iniciar una planta nueva.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe. Eran plantas herbáceas de crecimiento rápido junto a fuentes termales; un tallo individual duraría poco —una estación o unos pocos

años como mucho—, pero eso es una inferencia, no un dato medido.

15. Depredadores, rivales y presas. No tenía presas. Sus «enemigos» habrían sido los pequeños herbívoros del humedal de Rhynie —ácaros, colémbolos y otros artrópodos primitivos que ya poblaban la tierra firme— y la competencia con las plantas vecinas por la luz y el espacio junto al agua. La herbivoría directa sobre *Rhynia* no está documentada ejemplar a ejemplar.

16. Adaptaciones. Su gran innovación fue el tejido vascular: un sistema interno de tuberías que le permitió erguirse, crecer más alto que un musgo y vivir en tierra firme lejos del agua permanente. Los estomas regulaban el intercambio de gases y la cutícula evitaba que el tallo se secara al aire.

17. Evolución y parientes vivos. No tiene descendientes directos vivos: las riniofitas se extinguieron sin dejar herederos. Pero *Rhynia* está en la base del árbol de todas las plantas vasculares actuales —helechos, coníferas y plantas con flor—, así que es, en cierto sentido, una tía antiquísima de cada bosque del planeta.

18. Descubridor del primer fósil. El sílex de Rhynie lo encontró el geólogo William Mackie en 1912, y la planta la describieron formalmente Robert Kidston y William H. Lang en 1917, en el primero de sus trabajos clásicos sobre las plantas del Rhynie Chert.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. El propio Rhynie Chert es el fósil famoso: láminas pulidas de ese sílex muestran docenas de cortes de tallos de *Rhynia* por centímetro cuadrado, con las células conservadas. Hay material en las grandes colecciones británicas, como el Museo de Historia Natural de Londres y el Hunterian de Glasgow.

20. Causa de su desaparición. Lo que la ciencia aún no sabe en detalle. Las riniofitas desaparecieron del registro a lo largo del Devónico, probablemente desplazadas por plantas nuevas con hojas y raíces verdaderas que competían mejor, y el ambiente volcánico concreto de Rhynie era, además, efímero por naturaleza.

21. Debate científico abierto. El debate clásico ya se resolvió a medias: la antigua «*Rhynia major*» resultó no ser vascular y hoy es *Aglaophyton*. Sigue abierto cómo era exactamente su generación gametofita, cómo respiraba y regulaba el agua una planta tan sencilla, y su posición exacta respecto a las demás traqueofitas primitivas.

22. Dato curioso. *Rhynia* se conserva tan bien que se pueden ver sus células una a una, incluidos los estomas y hasta hongos dentro de sus tejidos: es como si la planta hubiera quedado atrapada en cristal hace 407 millones de años, y todo gracias a unas fuentes termales que la petrificaron en vida.

ROMUNDINA

**Romundina stellina* Ørvig, 1975*



Ilustración: Romundina en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL



Foto real del fósil: [Apokryltaros, CC BY-SA 4.0, vía Wikimedia Commons].

1. Nombre y significado. *Romundina* honra al geólogo y paleontólogo canadiense Rómundur (Ray) Thorsteinsson. El nombre de la especie, *stellina*, viene del latín *stella*, «estrella», por los tubérculos estrellados que decoran su coraza. Es uno de los placodermos acantotorácidos más antiguos y primitivos que se conocen.

2. Clasificación. Pez placodermo, orden Acanthothoraci, familia Palaeacanthaspidae. Dentro de los vertebrados con mandíbula (gnatostomos), los acantotorácidos ocupan una posición muy basal: *Romundina* está cerca del punto donde los vertebrados «inventaron» la mandíbula.

3. Cuándo vivió. Devónico inferior, Lochkoviense (hace aproximadamente 419–400 millones de años; la formación tipo se data en el Lochkoviense temprano).

4. Dónde vivió. Isla Príncipe de Gales, en Nunavut, en el Ártico canadiense (formación Drake Bay). En su época era un mar somero tropical, muy lejos del hielo actual.

5. Tamaño y peso. Era un pez pequeño y fuertemente acorazado: unos 20 centímetros de longitud total. El peso no está calculado de forma verificada.

6. Anatomía. Su cabeza estaba cubierta por placas óseas fusionadas —sin las teselas sueltas de otros placodermos— y ornamentadas con tubérculos estrellados de semidentina. Tenía un prominente «labio» óseo superior que sobresalía por delante de la cápsula nasal, situada arriba, entre los ojos: una mezcla extraña de rasgos de vertebrados sin mandíbula y con mandíbula. Detrás de la cabeza llevaba una espina dorsal vascularizada, y el resto del cuerpo, más flexible, iba cubierto de escamas dérmicas irregulares.

7. Armas y defensas naturales. Su defensa era la coraza cefálica, los tubérculos estrellados y la espina que crecía justo detrás de la cabeza, interpretada como un elemento defensivo. Sus «armas» eran las placas dentales primitivas de sus mandíbulas.

8. Sentidos. Lo que mejor se conoce es su anatomía interna gracias a la tomografía sincrotrón: el cerebro era proporcionalmente pequeño, con una gran región precerebral, y las cápsulas nasales dorsales sugieren un olfato orientado hacia arriba. Los canales internos del oído y de los nervios craneales se han podido cartografiar casi completos.

9. Cómo se movía. Nadaba con la parte trasera flexible del cuerpo y las aletas, mientras la cabeza acorazada permanecía rígida. No hay estudios biomecánicos específicos: se lo interpreta como un nadador lento de aguas someras, más de fondo que de persecución.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Se lo considera carnívoro: las estructuras con forma de diente de sus placas gnatal y supragnatal le servían para sujetar y procesar presas pequeñas. Esos dientes primitivos, a medio camino entre los tubérculos de la piel y un diente verdadero, son una de las razones por las que *Romundina* es tan famoso entre los especialistas.

11. Comportamiento. Lo que la ciencia aún no sabe. Se lo reconstruye como un pez solitario de mar somero, pero no hay evidencia directa de su vida social.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe.

13. Reproducción y crías. Lo que la ciencia aún no sabe para este género. Otros placodermos muestran evidencias de crías que se desarrollaban dentro de la madre, pero en *Romundina* no hay ningún fósil que lo demuestre.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe.

15. Depredadores, rivales y presas. Sus presas serían pequeños invertebrados y peces menores de los mares del Lochkoviense. Sus propios depredadores no están documentados: en un mar con placodermos mayores y otros peces primitivos, un animal de 20 centímetros acorazado era presa potencial de casi cualquier vecino más grande.

16. Adaptaciones. Su mosaico de caracteres —mandíbula verdadera con un cerebro y una nariz de aspecto muy primitivo— lo convierte en un eslabón excepcional para entender cómo se ensambló la cabeza de los vertebrados con mandíbula, paso a paso.

17. Evolución y parientes vivos. No tiene descendientes vivos: los placodermos desaparecieron por completo al final del Devónico. Su pariente fósil más cercano citado en la literatura es el acantotorácido *Radotina*. Para nosotros es un pariente lejanísimo: pertenece al tronco del que salieron todos los vertebrados con mandíbula, incluidos los humanos.

18. Descubridor del primer fósil. El primer ejemplar lo descubrió el paleontólogo sueco Tor Ørvig en 1975 en la isla Príncipe de Gales, y fue él quien describió el género y la especie ese mismo año.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. El cráneo casi completo escaneado con microtomografía de sincrotrón en Grenoble —el primer modelo tridimensional de un gnatostomo tan primitivo obtenido con esa técnica— es su fósil estrella; los ejemplares clave se conservan en colecciones como la del Muséum national d'Histoire naturelle de París (serie CPW).

20. Causa de su desaparición. Lo que la ciencia aún no sabe. El género solo se conoce del Devónico inferior del Ártico canadiense y desapareció del registro sin una causa específica demostrada.

21. Debate científico abierto. Hay dos frentes vivos: su posición exacta —algunos análisis lo sitúan entre los placodermos más basales y otros lo discuten— y su propio contenido: en 2025 se describió una segunda especie, *Romundina gagnieri*, así que la vieja frase de que *stellina* era «la única especie» ya ha quedado desactualizada.

22. Dato curioso. *Romundina* tiene mandíbula, pero su nariz está colocada como la de un animal sin mandíbula y su cerebro se parece más al de una lamprea que al de un tiburón: es un vertebrado «a mitad de montar», y por eso los científicos lo estudian con escáneres de sincrotrón como si fuera una pieza de museo única.

SCAUMENACIA

**Scaumenacia curta* (Whiteaves, 1881) †*



Ilustración: Scaumenacia en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL



Foto real del fósil: [Ghedoghedo, CC BY-SA 3.0].

1. Nombre y significado. *Scaumenacia* debe su nombre a la bahía de Scaumenac, el antiguo nombre de la zona de Miguasha, en Quebec. El epíteto *curta* significa «corta»: es un pez pulmonado de cuerpo corto comparado con sus parientes alargados. Junto con *Bothriolepis*, es el pez emblemático de Miguasha. (La autoría de la especie se marca con † en la lista de revisión: conviene reconfirmar la combinación original.)

2. Clasificación. Pez sarcopterigio (de aletas lobuladas), dipnoo: un pez pulmonado verdadero, del grupo de los «faneropleuridos» devónicos. Los peces pulmonados son el grupo vivo más cercano a los tetrápodos, los vertebrados de cuatro patas.

3. Cuándo vivió. Devónico tardío, Frasniense medio (hace unos 380–375 millones de años), en la formación Escuminac.

4. Dónde vivió. Miguasha, en la península de Gaspé, Quebec, Canadá. El ambiente era un estuario salobre tropical: los estudios isotópicos sobre sus propios fósiles muestran una señal marina importante mezclada con agua dulce, no el lago cerrado que se imaginó al principio.

5. Tamaño y peso. Lo que la ciencia aún no sabe con la precisión que exige esta ficha: es una de

las cuatro especies más abundantes de Miguasha, con más de 2.000 ejemplares recolectados, pero las fuentes consultadas en esta pasada no fijan una longitud total verificada para el género. El peso tampoco está calculado.

6. Anatomía. Cuerpo corto y robusto cubierto de grandes escamas óseas solapadas, aletas lobuladas carnosas y placas dentales trituradoras en las mandíbulas, típicas de los dipnoos. Por dentro era sorprendentemente «blando»: su neurocráneo era cartilaginoso, no óseo, un rasgo de maduración reducida (paedomorfosis) que los escáneres han confirmado incluso en los adultos.

7. Armas y defensas naturales. No tenía armas especializadas. Sus defensas eran las escamas óseas gruesas y, probablemente, refugiarse entre la vegetación y el fondo del estuario.

8. Sentidos. Los escaneos por microtomografía de su neurocráneo han conservado hasta los bulbos olfatorios y los canales semicirculares del oído interno, rellenados de pirita: tenía un olfato desarrollado y el sentido del equilibrio propio de un pez activo. Los detalles de su visión no están estudiados.

9. Cómo se movía. Nadaba ondulando el cuerpo y remando con sus aletas lobuladas, como los peces pulmonados actuales, que se desplazan despacio cerca del fondo y pueden «andar» sobre el sustrato apoyando las aletas.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Sus placas dentales eran una herramienta de trituración: se alimentaría de invertebrados de concha dura y de materia orgánica del fondo del estuario, al modo de los dipnoos actuales. No hay contenido estomacal publicado que lo confirme directamente.

11. Comportamiento. Era extraordinariamente abundante en su estuario —miles de individuos—, pero si vivía en grupos o en solitario es algo que la ciencia aún no sabe. Los peces pulmonados actuales son territoriales y de hábitos tranquilos, una comparación razonable pero no demostrada para *Scaumenacia*.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe.

13. Reproducción y crías. Lo que la ciencia aún no sabe para esta especie. Los dipnoos actuales desovan en el agua y algunas especies cuidan las puestas, pero no hay huevos ni juveniles atribuidos con seguridad a *Scaumenacia* que permitan contarlo.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe. Los peces pulmonados actuales pueden ser muy longevos, pero trasladar esa cifra a un dipnoo del Frasniense sería inventar el dato.

15. Depredadores, rivales y presas. Compartía el estuario con una veintena de especies de peces: el placodermo *Bothriolepis*, el gran sarcopterigio *Eusthenopteron*, el elpistostégido *Elpistostege* y otro pez pulmonado, *Fleurantia*, que era a la vez pariente y rival. Los peces mayores del estuario pudieron alimentarse de sus ejemplares jóvenes.

16. Adaptaciones. Como pez pulmonado, respiraba con branquias y con pulmones, una ventaja enorme en un estuario cálido donde el oxígeno del agua podía bajar. Y su cráneo «a medio osificar» es hoy una pieza clave para estudiar la paedomorfosis: cómo retrasar el desarrollo cambia la evolución de todo un grupo.

17. Evolución y parientes vivos. Sus parientes vivos son los seis peces pulmonados actuales de Australia, África y Sudamérica. *Scaumenacia* muestra el momento en que los dipnoos ya habían

reducido la osificación del cráneo, un camino que los supervivientes actuales llevaron aún más lejos.

18. Descubridor del primer fósil. Los fósiles de Miguasha se recolectan desde 1879 y *Scaumenacia* estuvo entre los primeros peces descritos del yacimiento, a principios de la década de 1880, cuando la bahía aún se llamaba Scaumenac. Los recolectores locales que vendían fósiles a los museos fueron los verdaderos descubridores de la mayoría de los ejemplares.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. Hay ejemplares en museos de todo el mundo —se convirtió en el pez pulmonado de referencia de las colecciones—, con piezas destacadas en el Museo Redpath de Montreal y en el propio museo del Parque Nacional de Miguasha, Patrimonio Mundial de la UNESCO desde 1999.

20. Causa de su desaparición. Lo que la ciencia aún no sabe en detalle. El género desapareció del registro al avanzar el Devónico tardío, en el contexto de las crisis ambientales que golpearon a los peces de la época; no hay una causa específica demostrada para *Scaumenacia*.

21. Debate científico abierto. Dos debates siguen vivos: el ambiente exacto de Miguasha —lago, río o estuario salobre, con los isótopos inclinando la balanza hacia el estuario— y cuánto de su anatomía «juvenil» se debe a paedomorfosis frente a otros dipnoos devónicos como *Pentlandia*, cuyo neurocráneo sí llegó a osificarse un poco.

22. Dato curioso. De *Scaumenacia* se han recogido tantos fósiles —más de dos mil— que dejó de ser una rareza para convertirse en material de enseñanza en todo el mundo: el pez pulmonado que los estudiantes diseccionan en piedra lleva el nombre de una bahía que ya ni siquiera se llama así.

SCHIZOPHORIA

**Schizophoria resupinata* (Martin, 1809)*



Ilustración: Schizophoria en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL



Foto real del fósil: [Kennethcgass, CC BY-SA 4.0].

1. Nombre y significado. *Schizophoria* fue erigido por William King en 1850. Su especie tipo, *Schizophoria resupinata*, toma el epíteto de su perfil «resupinado»: visto de lado, parece que la concha está puesta del revés respecto a un braquiópodo típico. Es uno de los braquiópodos órtidos más extendidos y longevos del Paleozoico.

2. Clasificación. Filo Brachiopoda, clase Rhynchonellata, orden Orthida, superfamilia Enteletoidea, familia Schizophoriidae. King lo erigió en 1850 con *Conchyliolithus (Anomites) resupinatus* Martin, 1809 como especie tipo.

3. Cuándo vivió. El género tiene un recorrido larguísimo: desde el Devónico inferior hasta el Carbonífero tardío (Pensilvánico) según las fuentes, con la especie tipo registrada desde el Fameniense superior hasta el Pensilvánico y muy abundante en el Viseense. En el Devónico está bien documentado en Europa occidental, donde Pocock describió seis especies y una subespecie en 1966.

4. Dónde vivió. Era cosmopolita: mares someros de Europa, Norteamérica, Asia y Oriente Próximo. En el Devónico medio aparece, por ejemplo, en la formación Milwaukee de Wisconsin (EE. UU.), y las faunas europeas devónicas están entre las mejor estudiadas.

5. Tamaño y peso. Conchas de pocos centímetros: las formas devónicas suelen moverse en torno a 1–3 centímetros de anchura y la especie tipo puede ser mayor, pero no hay una talla única del género porque varía mucho entre especies. El peso, como en casi todos los braquiópodos fósiles, no está calculado.

6. Anatomía. Concha biconvexa de contorno elíptico, más ancha que larga, con la valva dorsal muy convexa y la ventral más aplanada o ligeramente cóncava hacia el frente: ese es el perfil resupinado. La superficie lleva una ornamentación multicostelada fina —en la especie tipo, costillas bajas y redondeadas, unas 3–4 por milímetro— y por dentro destacan las placas dentales robustas y un campo muscular fuertemente impreso, dividido por una elevación longitudinal.

7. Armas y defensas naturales. Su única defensa era la concha calcítica gruesa, que cerraba herméticamente con dientes y fosetas en la charnela. Cerrada, era una caja fuerte en miniatura sobre el fondo marino.

8. Sentidos. Un braquiópodo no tiene ojos ni cerebro digno de ese nombre: percibe su entorno con células sensibles repartidas por el manto y el lofóforo. Los detalles concretos en *Schizophoria* son los generales del grupo.

9. Cómo se movía. No se movía: vivía fijo al fondo mediante un pedículo que salía por el deltrio abierto de la valva ventral, en posición erguida sobre el sedimento, como los braquiópodos actuales. Solo las larvas nadan, durante su breve fase planctónica.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Era filtrador. Al entreabrir las valvas, el lofóforo —una corona de brazos con cilios— generaba corrientes que atrapaban fitoplancton y partículas orgánicas del agua y las llevaban a la boca. No cazaba ni masticaba nada.

11. Comportamiento. Vivía en fondos marinos someros y tranquilos, a veces formando acumulaciones densas de conchas. Era un animal sésil y solitario: cada individuo se anclaba por su cuenta, aunque las poblaciones podían ser numerosísimas.

12. Comunicación. No existe comunicación conocida en braquiópodos, vivos o fósiles. Lo que la ciencia aún no sabe —y no puede saber de un fósil— es si había alguna señal química entre individuos; no hay evidencia alguna.

13. Reproducción y crías. Por comparación con los braquiópodos actuales: adultos de sexos separados que liberarían gametos al agua, con fecundación externa y una larva nadadora que, tras un breve viaje, se fijaría al fondo y construiría su concha. No hay fósiles directos de este proceso en *Schizophoria*.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe. Las líneas de crecimiento de las conchas permiten especular con varios años de vida en los braquiópodos paleozoicos, pero no hay una

cifra verificada para este género.

15. Depredadores, rivales y presas. No tenía presas: filtraba partículas. Sus enemigos habrían sido los peces y cefalópodos devónicos capaces de romper conchas, y sobre todo la competencia por el espacio y el alimento con los demás filtradores del fondo: otros braquiópodos, briozoos y corales.

16. Adaptaciones. Su éxito —un género cosmopolita que duró decenas de millones de años— se apoya en una concha robusta y variable, capaz de ajustarse a fondos distintos, y en un interior reforzado que anclaba músculos potentes para abrir y cerrar las valvas en aguas con corriente.

17. Evolución y parientes vivos. Los órtidos fueron de los primeros braquiópodos articulados y desaparecieron al final del Paleozoico; el propio *Schizophoria* se extinguió en el Carbonífero. No tiene descendientes directos, pero los braquiópodos actuales —unas pocas centenas de especies— son sus parientes lejanos dentro del mismo filo.

18. Descubridor del primer fósil. La especie tipo fue descrita por William Martin en 1809, en los albores de la paleontología británica, y King erigió el género sobre ella en 1850. La revisión moderna de las formas devónicas europeas la hizo Yvonne P. Pocock en 1966, proponiendo neotipos para varias especies.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. No hay un ejemplar único célebre: su fama es la abundancia. El ejemplar de la foto de esta ficha (MPM 16435, formación Milwaukee, Wisconsin) se conserva en el Museo Público de Milwaukee, y las colecciones de braquiópodos devónicos de los museos europeos guardan material de las especies revisadas por Pocock.

20. Causa de su desaparición. El género dejó de existir en el Carbonífero sin una causa específica demostrada. Los órtidos en general fueron perdiendo terreno frente a otros grupos de braquiópodos que dominaron los mares del Paleozoico tardío.

21. Debate científico abierto. La especie tipo ha sido dividida por algunos autores en variedades y subespecies que otros no aceptan, y rasgos como la ornamentación varían tanto que delimitar las «existencias» reales de *Schizophoria* exige series grandes y bien conservadas: es un género fácil de reconocer y difícil de partir en especies con seguridad.

22. Dato curioso. *Schizophoria resupinata* es tan común en el Viseense de Eurasia que los geólogos la han usado como fósil de referencia para correlacionar capas entre Gran Bretaña, Bélgica, Irán y China: una conchita de pocos centímetros que sirve para fechar montañas enteras.

SCUTELLUM

**Scutellum costatum* Pusch, 1833 †*



Ilustración: Scutellum en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL



Foto real del fósil: [Ghedoghedo, CC BY-SA 4.0].

1. Nombre y significado. *Scutellum* significa «escudito» en latín, y el nombre le va pintado: su cola es un escudo enorme en forma de abanico. Pusch lo erigió en 1833 y *Scutellum costatum* ha sido durante casi dos siglos la especie de referencia del género, aunque su estatus exacto se discute (ver la sección 21 y la lista de revisión).

2. Clasificación. Artrópodo trilobite, orden Corynexochida, familia Styginidae (en la literatura clásica, familia Scutelluidae). Los escutélidos son los trilobites del «escudo caudal gigante».

3. Cuándo vivió. Devónico, con registros también en el Silúrico tardío para el conjunto de los

escutélidos; el género es característico de los mares devónicos de Europa y el norte de África.

4. Dónde vivió. Sobre todo en la región del Atlas de Marruecos, de donde proceden la mayoría de los ejemplares que llegan a los museos, y en los mares devónicos de Europa —Francia, Bélgica, Alemania, Polonia— y otras regiones del antiguo margen de Gondwana. Vivía sobre fondos marinos de plataforma, cerca de arrecifes.

5. Tamaño y peso. Era un trilobite grande para su época: los ejemplares completos miden varios centímetros y las formas mayores del grupo superan la decena. No existe una talla máxima única verificada para el género —las cifras varían según la especie— y el peso no está calculado.

6. Anatomía. Tres lóbulos bien marcados, como todo trilobite. La cabeza (cefalón) era ancha y lisa, con grandes ojos compuestos en forma de media luna. El tórax, segmentado, le permitía cierta flexión. Y la estrella del cuerpo: un pigidio —la pieza de la cola— desproporcionadamente grande, semicircular, con una costilla central y costillas radiales que se abren como las varillas de un abanico. Por debajo llevaba numerosas patas articuladas y branquias plumosas.

7. Armas y defensas naturales. No tenía pinzas ni espinas ofensivas conocidas. Su defensa era el propio caparazón calcificado y, como en otros trilobites, probablemente enrollarse o semienterrarse en el sedimento para pasar desapercibido sobre el fondo.

8. Sentidos. Sus grandes ojos holocroales, formados por cientos de lentes diminutas, le daban una visión panorámica excelente para un invertebrado de su tiempo. Las antenas le servían para explorar el fondo por tacto y «olfato» químico, como en los demás trilobites.

9. Cómo se movía. Caminaba sobre el fondo con sus patas articuladas y podía nadar cortas distancias batiendo las branquias-patas, pero era un animal de vida bentónica: un rastreador del sedimento, no un nadador de aguas abiertas.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Se interpreta como detritívoro y depredador oportunista de lo pequeño: removía el sedimento con las patas y llevaba a la boca partículas orgánicas y pequeños invertebrados blandos. No hay contenido intestinal publicado que lo cierre del todo.

11. Comportamiento. Lo que la ciencia aún no sabe en detalle. Las acumulaciones de ejemplares en algunas capas marroquíes podrían reflejar mudas agrupadas o muertes colectivas tras tormentas, dos interpretaciones que se discuten para muchos trilobites.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe. En un animal sin órganos conocidos para producir señales, cualquier comunicación habría sido química o táctil, y no deja fósil.

13. Reproducción y crías. Como los demás trilobites: huevos de los que nacían larvas diminutas (protaspis) que crecían por mudas sucesivas, añadiendo segmentos hasta la forma adulta. Las fases larvarias concretas de *Scutellum* no están documentadas.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe. Las series de mudas de los trilobites grandes sugieren varios años de crecimiento, pero no hay una cifra verificada para este género.

15. Depredadores, rivales y presas. En los mares devónicos, un trilobite grande era menú para cefalópodos, peces acorazados y euriptéridos. Sus presas y su competencia eran los demás habitantes del fondo: pequeños invertebrados, braquiópodos y otros trilobites.

16. Adaptaciones. El pigidio-abanico no es decoración: un escudo caudal tan grande equilibraba el cuerpo al caminar, le servía de «pala» sobre sedimentos blandos y aumentaba la superficie de

las branquias que llevaba debajo. Su caparazón liso resbalaba bien entre el sedimento y los restos del arrecife.

17. Evolución y parientes vivos. No tiene parientes vivos: los trilobites se extinguieron al final del Pérmico. Dentro de su clase, los escutélidos representan una de las ramas de mayor tamaño del Devónico. Sus «primos» actuales más parecidos en modo de vida, que no en parentesco, serían las cochinillas de humedad y otros isópodos.

18. Descubridor del primer fósil. El género lo erigió el geólogo polaco-alemán Georg Gottlieb Pusch en 1833, a partir de material europeo. Las faunas devónicas de la Montagne Noire francesa las revisó a fondo R. Feist en 1974, describiendo decenas de especies de escutélidos.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. Los ejemplares completos del Atlas marroquí son los más buscados por coleccionistas y museos; el de la foto de esta ficha se exhibe en el Museo Senckenberg de Fráncfort, una de las grandes colecciones de trilobites del mundo.

20. Causa de su desaparición. Lo que la ciencia aún no sabe para el género en concreto. Los escutélidos fueron decayendo con las crisis del Devónico tardío que transformaron los mares de plataforma y arrecife de los que dependían.

21. Debate científico abierto. *Scutellum* está mal definido: así lo dicen literalmente los especialistas. Especies belgas del Frasniense asignadas durante años a *Scutellum costatum* han sido revisadas y separadas como especies nuevas, y las asignaciones actuales al género se consideran provisionales a la espera de una revisión completa.

22. Dato curioso. Durante décadas, *Scutellum* acumuló sinónimos pintorescos —*Brontes*, *Bronteus*, *Goldfussia*, *Goldius*— porque cada museo europeo bautizó el mismo escudo con un nombre distinto: media docena de géneros fantasma para un solo trilobite de cola de abanico.

SELLAGONIATITES

**Sellagoniatites discoides* (Waldschmidt, 1885)*



Ilustración: Sellagoniatites en vida (reconstrucción).

1. Nombre y significado. *Sellagoniatites* combina *sella* —la silla de montar, por la forma de la silla de su línea de sutura— con «goniatites», el nombre clásico de los ammonoideos primitivos. House y Pedder lo erigieron en 1963, con *S. discoides* Waldschmidt como especie tipo. (Nota honesta: el catálogo de este libro lo anunciaba como agoniatítido del Devónico inferior, pero la literatura lo sitúa sobre todo en el Devónico medio; ver la lista de revisión.)

2. Clasificación. Molusco cefalópodo, subclase Ammonoidea, orden Agoniatitida. Según la clasificación de Korn y Klug, se sitúa en su propia subfamilia, Sellagoniatitinae, dentro de los pinacítidos; en clasificaciones más clásicas se agrupa con los agoniatítidos. Es, en cualquier caso, un ammonoideo de la primera gran radiación del grupo.

3. Cuándo vivió. Devónico medio, sobre todo el Eifeliense–Givetiense (hace unos 393–383 millones de años). Su desaparición coincide con el intervalo de la crisis de Taghanic, al final del Givetiense.

4. Dónde vivió. Mares abiertos del Devónico medio: el Macizo Renano de Alemania —su localidad clásica—, los Territorios del Noroeste de Canadá, donde House y Pedder describieron *Sellagoniatites jacksoni*, y el Sáhara argelino (Ahnet), donde *S. discoides* llega a ser abundante.

5. Tamaño y peso. Era un ammonoideo grande para el Devónico: hay ejemplares de unos 30 centímetros de diámetro citados entre los gigantes de su época, y los *S. discoides* givetienses del Ahnet occidental alcanzan hasta 400 milímetros. El peso en vida no está calculado.

6. Anatomía. Concha enrollada en espiral plana, discoide e involuta, dividida en cámaras por tabiques; el animal vivía en la última cámara, la cámara de habitación, con la cabeza, dos ojos grandes y los brazos asomando por la abertura. Las cámaras vacías, llenas de gas y conectadas por el sifúnculo, funcionaban como un sistema de flotación. La línea de sutura —donde cada tabique se une a la concha— dibuja el lóbulo y la silla que dan nombre al género.

7. Armas y defensas naturales. Su defensa era la propia concha: dura, enrollada y con el cuerpo blando retirado al interior. Como otros ammonoideos, pudo usar la propulsión a chorro para escapar hacia atrás ante un peligro. No tenía armas ofensivas más allá del pico córneo con el que procesaba a sus presas.

8. Sentidos. Tenía dos ojos grandes y bien desarrollados, comparables a los de los cefalópodos actuales, y el sentido del equilibrio apoyado en estatocistos, como en el nautilo actual. El resto de sus sentidos no fosiliza.

9. Cómo se movía. Nadaba expulsando agua por el hiponomo, el embudo muscular bajo la cabeza: propulsión a chorro, hacia atrás. Regulaba su flotabilidad ajustando el gas y el líquido de las cámaras, subiendo y bajando en la columna de agua sin gastar apenas energía.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Por su grupo y su anatomía, se lo interpreta como un carnívoro de nado libre que capturaba con los brazos pequeños animales del plancton y del fondo —crustáceos y otros invertebrados— y los procesaba con el pico. No hay contenido estomacal directo publicado para el género.

11. Comportamiento. Lo que la ciencia aún no sabe en detalle. Las acumulaciones de conchas en ciertos niveles del Givetiense argelino y marroquí sugieren poblaciones abundantes en mares abiertos favorables, pero su vida social es desconocida.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe. Los cefalópodos actuales se comunican cambiando el color de la piel; si *Sellagoniatites* podía hacer algo parecido es imposible de comprobar en el fósil.

13. Reproducción y crías. Por comparación con los ammonoideos en general: puestas de huevos pequeños de los que nacían ammonitellas microscópicas que ya flotaban con su conchilla inicial. Los datos de fecundidad calculados para agoniatítidos parientes sugieren puestas de miles de huevos en las formas grandes, pero para este género no hay una cifra propia.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe. El recuento de tabiques permite estimar el crecimiento de las conchas, pero nadie ha publicado una edad verificada para *Sellagoniatites*.

15. Depredadores, rivales y presas. En los mares del Devónico medio, sus depredadores habrían sido los grandes peces de la época —placodermos y tiburones primitivos— y otros cefalópodos. Competía por el alimento con la explosión de ammonoideos que estaba teniendo lugar a su alrededor: anarcéstidos, pinacítidos y los primeros goniatítidos.

16. Adaptaciones. Su concha discoide y comprimida era hidrodinámica para un nadador de mar abierto, y su tamaño —entre los mayores ammonoideos de su momento— lo sacaba del menú de muchos depredadores medianos. La sutura sencilla, aún poco plegada, es la marca de un ammonoideo todavía «en construcción» evolutiva.

17. Evolución y parientes vivos. No tiene descendientes directos conocidos: la línea de los agoniatítidos se cerró en el Devónico. Los ammonoideos siguieron adelante con otros grupos —goniatítidos, ceratítidos y los ammonites del Mesozoico— y su pariente vivo más cercano en modo de vida es el nautilo, aunque el parentesco real de los ammonoideos es mayor con los coleoides: pulpos y sepias.

18. Descubridor del primer fósil. La especie tipo la describió Waldschmidt en 1885 como *Goniatites discoides*, desde el Macizo Renano. El género no existió como tal hasta 1963, cuando M.

R. House y A. E. H. Pedder lo erigieron en su estudio clásico sobre los goniatites devónicos del oeste de Canadá.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. No hay un ejemplar único con nombre propio: su fama es estratigráfica. Las conchas de *Sellagoniatites discoides* sirven como fósiles guía del Givetiense en Alemania, Marruecos y Argelia, y se conservan en las colecciones de ammonoideos devónicos de los museos y servicios geológicos de esos países y de Canadá.

20. Causa de su desaparición. Aquí sí hay una pista sólida: su extinción final coincide con una regresión marina menor al cierre del intervalo de la crisis de Taghanic, un episodio de cambios rápidos del nivel del mar y del clima que reorganizó las faunas pelágicas y de arrecife al final del Givetiense.

21. Debate científico abierto. Su propia casa taxonómica se mueve: Korn y Klug lo separan en su propia subfamilia y señalan que el nombre de la especie tipo arrastra un problema de homonimia —el *discoides* de Waldschmidt de 1885 ya estaba usado por Trenkner en 1867—, por lo que en su sistema la especie tipo aparece bajo el nombre de reemplazo *Sellagoniatites waldschmidti*. A eso se suma el debate sobre cuánto de la crisis de Taghanic fue clima, cuánto nivel del mar y cuánto falta de oxígeno.

22. Dato curioso. *Sellagoniatites* era tan grande que comparte página con los gigantes devónicos en los tratados de ammonoideos, pero su nombre estuvo «secuestrado» 78 años: el fósil se conocía desde 1885 como un *Goniatites* más, hasta que House y Pedder se dieron cuenta, en Canadá, de que aquella silla de sutura merecía género propio.

SIEBERELLA

**Sieberella* Oehlert, 1887*



Ilustración: Sieberella en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL



Foto real del fósil: [Smilidon1, CC0].

1. Nombre y significado. *Sieberella* es un braquiópodo pentamérido erigido por Oehlert en 1887. En esta ficha se encabeza solo con el género: su especie tipo no quedó verificada con seguridad en las fuentes consultadas en esta pasada, y preferimos decirlo a inventarla (ver la lista de revisión). En Norteamérica es un fósil familiar del Silúrico y el Devónico, con especies conocidas como *S. roemeri*.

2. Clasificación. Filo Brachiopoda, clase Rhynchonellata, orden Pentamerida, familia Pentameridae, subfamilia Gypidulinae, según la asignación clásica de Amsden (1964), que lo sitúa

junto a *Gypidula* y *Pentamerella*. Los pentaméridos son los braquiópodos de la «plataforma en cuchara» interna.

3. Cuándo vivió. La subfamilia Gypidulinae recorre desde el Silúrico inferior hasta el Devónico superior, y *Sieberella* es característico de ese intervalo: muy común en el Silúrico de Norteamérica —por ejemplo en la caliza de Waldron y en la de Louisville— y presente también en el Devónico, como en calizas del Devónico inferior de Europa y Asia central.

4. Dónde vivió. Mares someros tropicales de plataforma carbonatada: el interior de Norteamérica (Tennessee, Indiana, Kentucky), y registros en Europa y Asia. Vivía sobre fondos de caliza y fango, a menudo formando colonias densas autosostenidas, al modo de otros pentaméridos.

5. Tamaño y peso. Los pentaméridos son braquiópodos relativamente grandes —varios centímetros, «hasta varias pulgadas» en las formas mayores de la familia— y *Sieberella* se mueve en esa escala: conchas robustas de unos pocos centímetros. No hay una talla única verificada para el género, porque depende de la especie, y el peso no está calculado.

6. Anatomía. Concha fuertemente biconvexa, de charnela corta y curva, con el patrón invertido típico de su subfamilia: pliegue en la valva ventral (la del pedículo) y surco en la dorsal. Por dentro está su firma: en la valva ventral, las placas dentales convergen formando el espondilio, una plataforma en forma de cuchara que sostenía los músculos; y en la dorsal, el aparato braquial —que sostenía el lofóforo— tiene procesos anchos y laminares, bien estudiados por Amsden en *S. roemeri* con fotomicrografías.

7. Armas y defensas naturales. Ninguna ofensiva. Su defensa era una concha gruesa y muy convexa, difícil de abrir, que al cerrarse protegía todo el cuerpo blando. En colonia, además, las conchas se apoyaban unas en otras formando un lecho estable y elevado sobre el fango.

8. Sentidos. Los de un braquiópodo: sin ojos ni cabeza; percepción química y táctil a través del manto y el lofóforo. Nada más específico puede decirse de este género.

9. Cómo se movía. No se movía en su vida adulta. Los pentaméridos se fijaban de jóvenes con el pedículo hundido en el sedimento —o vivían directamente apoyados y entrelazados en colonias autosostenidas, con las conchas apuntando hacia arriba— y así pasaban toda su vida filtrando el mismo rincón de mar.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Filtrador puro: el lofóforo, sostenido por ese aparato braquial laminar tan elaborado, movía el agua con sus cilios y retenía fitoplancton y partículas orgánicas, que una corriente de moco llevaba hasta la boca. La respiración ocurría en la misma superficie del lofóforo.

11. Comportamiento. Formaba bancos: en la caliza de Waldron, *Sieberella* es un componente común de la fauna y aparece en acumulaciones de muchos individuos juntos, el retrato de un fondo marino estable y rico en alimento suspendido.

12. Comunicación. No se conoce comunicación alguna en braquiópodos. Lo que la ciencia aún no sabe —ni puede saber de conchas fósiles— es si existía algún reconocimiento químico entre vecinos de colonia.

13. Reproducción y crías. Por comparación con los braquiópodos articulados actuales: sexos separados, gametos liberados al agua, larva nadadora de vida corta que se fijaba al fondo y

empezaba a secretar su concha. No hay evidencia fósil directa de este proceso en *Sieberella*.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe. Las líneas de crecimiento de conchas pentaméridas sugieren años de vida, no meses, pero no existe una cifra verificada para el género.

15. Depredadores, rivales y presas. No tenía presas: competía por el alimento suspendido con atrípidos, otros braquiópodos, briozoos y corales de los mismos bancos. Sus depredadores habrían sido los rompedores de conchas de su época: peces y cefalópodos del Silúrico y el Devónico.

16. Adaptaciones. El espondilio es su gran invento: una plataforma interna sobreelevada que daba a los músculos un anclaje potente para abrir y cerrar una concha pesada. Sumado a la vida en colonias autosostenidas, le permitía prosperar sobre fondos blandos donde otros braquiópodos se hundían.

17. Evolución y parientes vivos. Los pentaméridos desaparecieron por completo al final del Devónico: no queda ningún descendiente vivo del orden. *Sieberella* pertenece a la última gran oleada del grupo, los gipidulinos, que sobrevivieron hasta el Devónico tardío mientras otros pentaméridos ya se habían apagado.

18. Descubridor del primer fósil. El género lo erigió Daniel Oehlert en 1887. Sus especies norteamericanas llegaron poco después: *Sieberella roemeri* fue descrita por Hall y Clarke en 1892, y la estructura interna del género la desentrañó Thomas W. Amsden en su estudio de 1964 sobre las placas braquiales de los pentaméridos.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. Su escenario más famoso es la lutita de Waldron (Indiana), un yacimiento clásico del Silúrico norteamericano donde *Sieberella* es común y los coleccionistas lo conocen bien; los museos de historia natural de Estados Unidos conservan abundante material de Waldron y de las calizas equivalentes de Tennessee.

20. Causa de su desaparición. El orden entero de los pentaméridos se extinguió al cierre del Devónico (Frasniense), dentro de las crisis que barrieron los mares de plataforma de la época. No hay una causa específica demostrada para *Sieberella* en concreto.

21. Debate científico abierto. La propia delimitación del género frente a *Gypidula* y *Pentamerella* depende de detalles internos —la forma exacta del aparato braquial y del espondilio— que solo se ven en cortes seriados: dos conchas idénticas por fuera pueden resultar géneros distintos por dentro, y la lista de especies asignadas a *Sieberella* sigue ajustándose. Su especie tipo queda marcada para verificación en la lista de revisión.

22. Dato curioso. Para saber qué es *Sieberella* hay que partirlo: su identidad no está en la concha que se ve en la playa de fósiles, sino en una arquitectura interna de placas con forma de lira que solo aparece al cortar y pulir el ejemplar lámina a lámina, como hizo Amsden con fotomicrografías en 1964.

SINOSTEGA

**Sinostega pani* Zhu et al., 2002*



Ilustración: Sinostega en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL



Foto real del fósil: [Morosaurus millenii, CC BY-SA 4.0].

1. Nombre y significado. *Sinostega* significa «techo chino» (de *Sino-*, China, y el griego *stegē*, techo o cubierta, la misma raíz de *Acanthostega*): es el «techo» —el tetrápodo primitivo— de China. La especie, *pani*, honra al profesor Pan Jiang, según la descripción original de Zhu y colaboradores (2002). Todo el género descansa sobre un solo fósil, y aun así cambió el mapa de los primeros vertebrados de cuatro extremidades.

2. Clasificación. Vertebrado sarcopterigio tetrapodomorfo, dentro del grupo troncal de los tetrápodos (Stegocephali en sentido amplio): un «tetrápodo» primitivo del Devónico, emparentado con formas como *Acanthostega* e *Ichthyostega*. Su posición exacta dentro de los primeros tetrápodos no se puede fijar con precisión, porque el único material conocido es un fragmento de mandíbula.

3. Cuándo vivió. Devónico tardío, en el Famenniense, hace aproximadamente entre 360 y 355 millones de años (las fuentes divulgativas del hallazgo lo sitúan en torno a los 355 millones de años). Es, por tanto, contemporáneo de los tetrápodos devónicos clásicos de Groenlandia, Europa del Este y Australia.

4. Dónde vivió. Solo se conoce de la Región Autónoma Hui de Ningxia, en el noroeste de China. En el Devónico tardío, esa región era una zona de ambientes de agua dulce y costeros en el margen del bloque de China del Norte, con ríos y llanuras de inundación donde vivían peces de aletas lobuladas y los primeros tetrápodos.

5. Tamaño y peso. Lo que la ciencia aún no sabe: el único fósil es un fragmento de mandíbula inferior de 7 cm de longitud, y a partir de una pieza así no se puede calcular de forma fiable ni la longitud total ni el peso del animal. Por comparación con tetrápodos devónicos de mandíbulas parecidas, sería un animal de tamaño modesto, pero cualquier cifra concreta sería una invención.

6. Anatomía. Todo lo que se conoce directamente de su anatomía es la parte media de una mandíbula inferior. Su rasgo diagnóstico, según la descripción original en *Nature* (2002), es la ausencia de osificación meckeliana entre los huesos prearticular e infradentarios en la zona media de la mandíbula, una condición primitiva. La mandíbula llevaba dientes pequeños, como corresponde a un tetrápodo primitivo. El resto del cuerpo —cráneo, extremidades, cola— no se ha encontrado nunca: la ilustración de esta ficha lo reconstruye siguiendo a sus parientes cercanos, no a un esqueleto propio.

7. Armas y defensas naturales. Sus armas serían los dientes de la mandíbula, aptos para sujetar presas pequeñas y resbaladizas. Como defensa, solo se puede inferir lo general de los tetrápodos primitivos: un cuerpo bajo y semiacuático, capaz de refugiarse entre la vegetación de las orillas. Lo que la ciencia aún no sabe es si tenía alguna estructura defensiva particular, porque no se conserva nada más que la mandíbula.

8. Sentidos. Lo que la ciencia aún no sabe: no se conserva el cráneo, así que no hay datos directos sobre sus ojos, su oído o su línea lateral. Por su parentesco con peces de aletas lobuladas y tetrápodos primitivos, lo razonable es que combinara vista y detección de movimientos en el agua, pero es una inferencia, no un dato de *Sinostega*.

9. Cómo se movía. Lo que la ciencia aún no sabe de forma directa: no se han encontrado huesos de extremidades ni de la cola. Por analogía con otros tetrápodos del Devónico tardío, lo más probable es que fuera sobre todo acuático, nadando con ondulaciones del cuerpo y la cola y apoyándose con extremidades cortas en aguas someras, pero ninguna parte del fósil lo demuestra por sí misma.

10. Dieta y cómo conseguía comida. La mandíbula con dientes pequeños sugiere un depredador de presas pequeñas: peces menores, invertebrados acuáticos y otros animales de las aguas someras de Ningxia. Su forma de conseguir comida sería la emboscada corta propia de los tetrápodos primitivos, aunque el detalle de su dieta no se puede comprobar con un solo fragmento mandibular.

11. Comportamiento. Lo que la ciencia aún no sabe: un fragmento de mandíbula no conserva ninguna pista sobre si vivía solo, en grupos, o cómo ocupaba su territorio. Cualquier escena de su vida social sería imaginación, no ciencia.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe: no existe ninguna evidencia sobre cómo se comunicaba *Sinostega*, si es que lo hacía más allá de señales visuales y de movimiento.

13. Reproducción y crías. Lo que la ciencia aún no sabe: no se han encontrado huevos, juveniles ni ningún resto atribuible a sus crías. Por su posición entre los primeros tetrápodos, lo más probable es que su reproducción siguiera ligada al agua, como la de otros tetrápodos primitivos, pero no hay evidencia directa de este género.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe: no existe ningún estudio de crecimiento o de edad para *Sinostega*; con un solo fragmento de mandíbula, ni siquiera se sabe si el individuo era joven o adulto del todo.

15. Depredadores, rivales y presas. Compartía las aguas de Ningxia con peces de aletas lobuladas y otros vertebrados devónicos de China. Sus presas probables eran peces pequeños e invertebrados; sus posibles depredadores, los grandes peces sarcopterigios de su ecosistema. Todo esto es contexto de su fauna, porque el fósil en sí no conserva marcas ni contenido asociado que lo demuestre.

16. Adaptaciones. La adaptación que el fósil sí documenta es sutil pero importante: una mandíbula de construcción primitiva, sin la osificación meckeliana completa de formas más derivadas, que lo sitúa entre los tetrápodos más basales conocidos. Esa mandíbula es una fotografía de la transición entre pez y vertebrado terrestre, justo en el momento en que las mandíbulas se estaban reforzando para una vida nueva.

17. Evolución y parientes vivos. *Sinostega* está en el tronco del árbol de los tetrápodos: el linaje que, con el tiempo, daría lugar a todos los vertebrados terrestres actuales, incluidos nosotros. Sus parientes vivos más cercanos en sentido amplio son los peces pulmonados y los celacantos, los sarcopterigios que sobrevivieron hasta hoy, y en sentido estricto todos los tetrápodos actuales descienden del mismo experimento evolutivo que él representa.

18. Descubridor del primer fósil. El fósil fue hallado en Ningxia durante los trabajos de campo de equipos chinos que buscaban peces fósiles en la región, y fue descrito en 2002 por Min Zhu, Per E. Ahlberg, Wenjin Zhao y Lutao Jia en la revista *Nature*, con el título «First Devonian tetrapod from Asia». Fue un hallazgo histórico: el primer tetrápodo devónico encontrado en Asia.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. Su único fósil famoso es él mismo: el holotipo, el fragmento de mandíbula de 7 cm, conservado en las colecciones del Instituto de Paleontología de Vertebrados y Paleoantropología (IVPP) de Pekín y expuesto en el Museo Paleozoológico de China, donde se fotografió la imagen que acompaña a esta ficha. Hasta hoy no se ha publicado ningún otro resto asignado con seguridad al género.

20. Causa de su desaparición. *Sinostega* dejó de existir en el Devónico tardío, en el contexto de las crisis que cerraron el periodo, en especial el evento Hangenberg del final del Famenniense, que golpeó con fuerza a los ecosistemas de agua dulce y a los primeros tetrápodos. No se conoce una causa específica para este género: desapareció junto con la primera generación de tetrápodos devónicos.

21. Debate científico abierto. El debate es doble. Primero, su edad y su posición exactas: con un solo fragmento, su lugar en el árbol de los tetrápodos primitivos sigue siendo provisional. Segundo, su significado biogeográfico: antes de 2002 se pensaba que los tetrápodos devónicos eran cosa de Laurusia y de Australia; *Sinostega* demostró que también vivían en Asia, y eso

obligó a replantear cómo se dispersaron por el mundo. Encontrar más material —un cráneo, una extremidad— sigue siendo la gran asignatura pendiente.

22. Dato curioso. Es muy posible que sea el tetrápodo con la ficha más desproporcionada de esta enciclopedia: 7 centímetros de mandíbula bastaron para adelantar en casi 100 millones de años el registro de tetrápodos en Asia y para convertir a un fragmento sin cráneo ni patas en el décimo tetrápodo devónico conocido en su momento en todo el planeta.

SPIRIFER

**Spirifer striatus* (Martin, 1809)*



Ilustración: Spirifer en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL



Foto real del fósil: [Hectonichus, CC BY-SA 3.0].

1. Nombre y significado. *Spirifer* significa «portador de espirales»: dentro de su concha llevaba el espiralio, un esqueleto calcificado en forma de dos conos enrollados que sostenía su órgano filtrador. Es un nombre tan acertado que dio nombre a todo un orden, los Spiriferida. El género lo publicó James Sowerby en 1816, y la especie tipo, *striatus* («estriado»), la había descrito William Martin en 1809 como *Anomites striatus*, a partir de fósiles británicos.

2. Clasificación. Braquiópodo articulado de la clase Rhynchonellata, orden Spiriferida y familia Spiriferidae: es el género tipo de la familia y el espiriférido de referencia. Una precisión honesta:

Spirifer en sentido estricto moderno es sobre todo un género del Carbonífero, y muchas de las especies devónicas que durante el siglo XIX se metieron en *Spirifer* han sido trasladadas a otros géneros (como *Cyrtospirifer* o *Paraspirifer*). Esta ficha lo presenta como el espiriférido tipo que da forma y nombre a la gran radiación devónica de su orden, declarando ese matiz.

3. Cuándo vivió. El orden de los espiriféridos nace en el Ordovícico tardío y vive su gran explosión en el Devónico, pero *Spirifer* en sentido estricto es característico del Carbonífero (hace unos 359 a 299 millones de años), en especial del Misisipiense y el Pensilvaniense. Las fuentes divulgativas de museos lo resumen así: el género *Spirifer* solo existió durante el Carbonífero, aunque su familia y su orden dominaron ya los mares devónicos. Ese es el rango que se declara aquí, sin forzarlo.

4. Dónde vivió. Mares someros de lo que hoy es Europa (con los clásicos yacimientos británicos de la caliza carbonífera), América del Norte y otras regiones de los mares tropicales del Carbonífero. Vivía sobre fondos marinos blandos o firmes, en plataformas continentales cálidas llenas de crinoideos, corales y otros braquiópodos.

5. Tamaño y peso. Una concha ancha y alada, típicamente de unos 3 a 7 cm de anchura en las especies del género — la línea de charnela recta es su parte más ancha — y mucho menor en altura y grosor. Su peso en vida no se ha estimado de forma fiable: era un animal ligero, de tejidos blandos escasos dentro de una concha de calcita.

6. Anatomía. Dos valvas biconvexas de calcita, surcadas por costillas radiales marcadas, con un pliegue central elevado en la valva braquial y un surco correspondiente en la valva peduncular. La charnela es larga y recta, y en los extremos puede prolongarse en puntas que dan a la concha su aspecto alado. Dentro, el espiralio — dos conos calcificados de muchas vueltas orientados lateralmente — sostenía el lofóforo, el órgano de tentáculos ciliados con el que respiraba y filtraba el alimento.

7. Armas y defensas naturales. No tenía armas: su defensa era la concha misma, gruesa, acostillada y bien cerrada, que se abría solo una rendija para filtrar. Las costillas radiales no solo decoraban: reforzaban la concha y ayudaban a dirigir las corrientes de agua hacia la abertura, una ingeniería pasiva muy afinada.

8. Sentidos. Lo que la ciencia aún no sabe en detalle: los braquiópodos carecen de ojos y de cabeza diferenciada; responden a la luz, al tacto y a las vibraciones cerrando las valvas. En *Spirifer* no se conserva tejido blando que permita decir más.

9. Cómo se movía. No se movía: era un animal sésil. Se fijaba al fondo mediante el pedúnculo, un tallo carnoso que salía por una abertura (el deltírio) de la valva peduncular, y pasaba la vida entera en el mismo sitio, orientado a las corrientes. En algunas formas emparentadas el pedúnculo se reducía en el adulto y la concha reposaba directamente sobre el sedimento.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Era un filtrador: el lofóforo, sostenido por el espiralio, generaba corrientes con sus cilios y atrapaba partículas de alimento — plancton y materia orgánica en suspensión — llevándolas a la boca. El pliegue y el surco centrales organizaban el tráfico del agua: entrada por los lados, salida por el centro, un sistema que los estudios de dinámica de fluidos en espiriféridos devónicos han mostrado sorprendentemente eficaz.

11. Comportamiento. Su «comportamiento» era el de un vecino de fondo marino: abrirse, filtrar y cerrarse si algo lo perturbaba. Formaba parte de comunidades densas de braquiópodos que

alfombraban las plataformas carbonatadas, y sus conchas, tras la vida del animal, pasaban a formar parte del propio sustrato donde se fijaba la siguiente generación.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe — y probablemente no hubo mucho que saber —: no existe ninguna evidencia de comunicación entre individuos en braquiópodos de este tipo. Su vida era solitaria aunque viviera rodeado de miles de congéneres.

13. Reproducción y crías. Por analogía con los braquiópodos actuales, la reproducción sería por liberación de gametos al agua, con una larva planctónica de vida corta que acababa fijándose al fondo y secretando su primera concha. No se han descrito larvas ni fases juveniles asignadas específicamente a *Spirifer striatus*.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe con exactitud: las líneas de crecimiento de las conchas de braquiópodos sugieren vidas de varios años en formas actuales comparables, pero no se ha publicado una cifra demostrada para *Spirifer*.

15. Depredadores, rivales y presas. Sus rivales eran los demás filtradores del fondo: otros braquiópodos, briozoos y crinoideos, con los que competía por el espacio y el alimento en suspensión. Sus depredadores probables eran los peces y cefalópodos de los mares carboníferos capaces de quebrar conchas; sus «presas» eran el plancton y las partículas que la corriente le traía.

16. Adaptaciones. Su gran invento fue el espiralio: un andamio interno enrollado que permitía un lofóforo enorme dentro de una concha compacta, multiplicando la superficie de filtración y de respiración. Unido a la charnela alada — que estabilizaba la concha sobre fondos blandos como un trineo — explica el éxito de los espiriféridos durante más de 200 millones de años.

17. Evolución y parientes vivos. Los espiriféridos en conjunto sobrevivieron hasta el Jurásico temprano, pero *Spirifer* se quedó en el Paleozoico. No tiene descendientes directos: los braquiópodos actuales (apenas unos cientos de especies, como *Lingula* o las terebratúlidas) son parientes lejanos suyos dentro del mismo filo, supervivientes discretos de un grupo que dominó los mares del Devónico y el Carbonífero.

18. Descubridor del primer fósil. No hay un «descubridor» único: los fósiles de *Spirifer* se recogían en las canteras de caliza británicas desde hacía siglos. El recorrido formal es este: William Martin figuró la especie en 1809 (*Petrefacta Derbiensia*), James Sowerby erigió el género *Spirifer* en 1816 en su *Mineral Conchology* — primero con *S. cuspidatus* como única especie — y en 1928 el Congreso Internacional de Zoología fijó *Anomites striatus* Martin, 1809 como especie tipo del género, una pequeña saga de nomenclatura que los especialistas aún citan.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. Las conchas de *Spirifer striatus* de la caliza carbonífera de Derbyshire (Inglaterra) son un clásico de los museos británicos desde el siglo XIX. La foto que acompaña a esta ficha muestra un ejemplar asignado a *Spirifer verneuili* — hoy a menudo clasificado como *Cyrtospirifer verneuili*, la gran forma alada del Devónico tardío — conservado en el Museo Civico di Storia Naturale de Milán: dos nombres, una misma lección sobre cómo se revisan estos géneros.

20. Causa de su desaparición. *Spirifer* desapareció al final del Paleozoico, dentro del declive general de los espiriféridos tras el Carbonífero y la gran crisis del final del Pérmico, que reorganizó por completo las faunas de braquiópodos del planeta. No consta un evento único y específico para el género.

21. Debate científico abierto. El debate permanente de *Spirifer* es dónde poner sus fronteras: durante dos siglos fue un género «cajón de sastre» con cientos de especies de todo el mundo, y la taxonomía moderna no deja de sacar especies devónicas y carboníferas hacia géneros nuevos o reciclados. También se sigue discutiendo la relación entre la forma de la concha —ala, pliegue, surco— y su función hidrodinámica, con simulaciones que apoyan que era una adaptación fina a las corrientes.

22. Dato curioso. *Spirifer* lleva su órgano más importante escondido en el nombre y en la concha a la vez: si partes una de sus conchas por la mitad con suerte, dentro aparecen dos perfectas espirales de calcita, como dos caracolas gemelas mirándose. Esos espiralios fosilizados se coleccionaban ya en el siglo XIX como pequeñas maravillas de relojería hechas por la naturaleza.

SPORADOCERAS

**Sporadoceras* Hyatt, 1884*



Ilustración: Sporadoceras en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL



Foto real del fósil: [Antonov, dominio público].

1. Nombre y significado. *Sporadoceras* combina el griego *sporas* (disperso, esporádico) con *keras* (cuerno, la terminación clásica de los cefalópodos enrollados): el «cuerno disperso», un nombre que le sienta bien a un género que aparece repartido, en niveles muy concretos, por medio mundo. Es uno de los goniatites guía del Devónico tardío: cuando aparece su concha, los geólogos saben en qué piso están.

2. Clasificación. Molusco cefalópodo ammonoideo del orden Goniatitida, familia Sporadoceratidae y subfamilia Sporadoceratinae (Bartzsch & Weyer, 1988), de la que es el género

tipo. Los esporadocerátidos son goniatites avanzados del Famenniense, con sutura goniatítica compleja, emparentados con la línea de los prolobítidos y los prionocerátidos que sobreviviría al final del Devónico. La atribución del género a Hyatt, 1884 es la usada en la literatura clásica del grupo; la especie tipo ha sido citada de forma variable entre las especies antiguas del género, por lo que esta ficha encabeza solo con el género (véase la lista de revisión).

3. Cuándo vivió. Devónico tardío, en el Famenniense (hace aproximadamente entre 372 y 359 millones de años), con especial presencia en el Famenniense medio y superior. Las especies del género sirven como fósiles guía de varias zonas de ammonoideos de ese intervalo, junto a *Prolobites* y *Prionoceras*, sus compañeros habituales de fauna.

4. Dónde vivió. Principalmente el cinturón tropical del Devónico tardío: Alemania (montañas Renanas, Enkeberg, Franconia), Polonia, el norte de África (Marruecos, de donde proceden muchos de los ejemplares de colección), y registros en China occidental (Junggar, Xinjiang, con especies como *Sporadoceras impressum*) y en América del Norte (hay un *Sporadoceras* descrito de la lutita Ellicott de Nueva York). Eran mares abiertos de plataforma y de cuenca, no la orilla.

5. Tamaño y peso. Un goniatite pequeño a mediano: las conchas adultas del género se mueven, según la especie, en el orden de unos pocos centímetros de diámetro (habitualmente entre unos 2 y 6 cm, en línea con los goniatites devónicos, casi siempre menores de 15 cm). Su peso en vida no se ha estimado: con las cámaras llenas de gas, el animal en el agua pesaba muy poco más que el agua que desplazaba.

6. Anatomía. Concha planiespiral, involuta y discoidal a subglobular, con el ombligo pequeño o cerrado y vueltas que se abrazan fuertemente. La superficie llevaba sobre todo líneas de crecimiento bicónvexas, a veces con ornamentación fina variable según la especie — de ahí nombres específicos como *varicatum* —. Por dentro, la concha estaba dividida en cámaras por tabiques, unidos a la pared en una sutura goniatítica angular, más compleja que la de los goniatites primitivos; el sifúnculo recorría las cámaras y el animal ocupaba solo la cámara de habitación final, con ojos desarrollados y brazos en torno a la boca.

7. Armas y defensas naturales. Sus defensas eran la concha — una armadura enrollada en la que podía recogerse — y la flotabilidad regulable de sus cámaras, que le permitía cambiar de profundidad. Como arma ofensiva contaba con los brazos y un pico córneo para sujetar y procesar presas pequeñas. Nada de ello le sobraba: era un animal de tamaño modesto en un mar de depredadores grandes.

8. Sentidos. Lo que el fósil permite decir es lo general de los ammonoideos: ojos bien desarrollados a ambos lados de la cabeza, como se infiere de sus parientes y de la anatomía comparada de los cefalópodos. El detalle de sus demás sentidos — equilibrio, detección química — no se conserva en la concha y queda como inferencia del grupo.

9. Cómo se movía. Nadaba por propulsión a chorro, expulsando agua por el hipónomo, y regulaba su posición con el gas y el líquido de las cámaras de la concha. La forma discoidal y comprimida de *Sporadoceras* sugiere un nadador algo más ágil que los goniatites globosos, aunque el grupo en conjunto no destaca por su velocidad: su estrategia era flotar, desplazarse con calma y dejarse llevar por las corrientes entre zonas de alimentación.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Era un depredador de presas pequeñas: crustáceos diminutos, otros moluscos y animales del plancton y del fondo blando, capturados con los brazos cerca de la boca. Los estudios de faunas famenienses con géneros emparentados, como

Prolobites, sugieren poblaciones de adultos bien sincronizadas, compatibles con alimentaciones y reproducciones ligadas a ciclos estacionales del plancton.

11. Comportamiento. Lo que la ciencia aún no sabe en detalle: no hay observación directa posible. Por la distribución de sus conchas en niveles muy definidos y su amplia dispersión geográfica, lo razonable es imaginar una fase juvenil planctónica que viajaba con las corrientes — así se explica que el mismo género aparezca de Marruecos a China — y adultos nadadores de vida más local. Es una reconstrucción del patrón que dejan sus fósiles, no un hecho filmado.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe: no existe evidencia alguna sobre comunicación en *Sporadoceras*. Los cefalópodos actuales se comunican sobre todo con cambios de color, y nada de ese tejido blando se conserva en un goniatite.

13. Reproducción y crías. Como otros ammonoideos, pondría huevos de los que salían crías diminutas con una concha inicial (la protoconcha) ya formada, que empezaban la vida en el plancton antes de adoptar los hábitos del adulto. En *Sporadoceras* en concreto no se han descrito puestas fósiles: el esquema procede del conjunto de los ammonoideos devónicos.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe con exactitud: los ammonoideos pequeños del Paleozoico se consideran, por comparaciones de crecimiento de la concha, animales de vida corta — meses a pocos años —, pero no existe un estudio de edades cerrado para este género.

15. Depredadores, rivales y presas. Nadaba en los mismos mares famenienses que los grandes placodermos tardíos, los tiburones primitivos y otros cefalópodos: todos ellos, depredadores potenciales de un goniatite de pocos centímetros. Sus rivales eran los demás ammonoideos con los que compartía nivel — clymenios como *Platyclymenia* o *Cymaclymenia*, y goniatites como *Prionoceras* y *Prolobites* — y sus presas, la pequeña fauna que flotaba o se arrastraba a su alcance.

16. Adaptaciones. Su adaptación clave es la sutileza estratigráfica: un linaje conservador en la forma de la concha pero finísimo en los detalles de la sutura, que cambiaban de nivel en nivel y hoy permiten datar rocas con precisión de zona. En vida, la combinación ganadora era concha involuta reforzada, flotabilidad ajustable y reproducción con crías planctónicas capaces de colonizar cuencas enteras tras los eventos de transgresión, como el Evento Annulata que lo llevó hasta Xinjiang.

17. Evolución y parientes vivos. Los esporadocerátidos no sobrevivieron al Devónico como familia, pero sus parientes cercanos los prionocerátidos sí cruzaron al Carbonífero y de esa raíz salieron todos los ammonoideos posteriores, hasta los famosos ammonites del Mesozoico. Hoy, el pariente vivo más cercano de todo ese linaje es ningún ammonoideo — desaparecieron por completo —, sino los cefalópodos actuales en sentido amplio: calamares, sepias, pulpos y, como pariente con concha externa, el nautilo.

18. Descubridor del primer fósil. No hay un solo descubridor: las especies clásicas del género se describieron en el siglo XIX a partir de las calizas devónicas alemanas, en la época de Georg Graf zu Münster y de los hermanos Sandberger — la especie *Sporadoceras bidens*, por ejemplo, procede de Sandberger & Sandberger (1850–1856) —. El género como tal se atribuye en la literatura a Alpheus Hyatt (1884), el gran sistematizador norteamericano de los cefalópodos fósiles. Dieter Korn y sus colaboradores revisaron en profundidad estas faunas renanas ya en el siglo XX y XXI.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. Los ejemplares de *Sporadoceras* de Marruecos — como el *Sporadoceras orbiculare* del Devónico tardío de la foto de esta ficha, distribuida en dominio público por su autor, Antonov — circulan por museos y colecciones de todo el mundo, y el género protagoniza una de las exposiciones del Centro de Geoeducación de Kielce (Polonia), con un ejemplar rotulado como *Sporadoceras terminus*. El material histórico alemán se conserva en colecciones como las del Museo de Historia Natural de Berlín.

20. Causa de su desaparición. *Sporadoceras* dejó de existir al final del Devónico, en el evento Hangenberg que cerró el Famenniense y golpeó con especial dureza a los ammonoideos: casi todo el grupo estuvo a punto de desaparecer y solo unos pocos linajes — los prionocerátidos — cruzaron al Carbonífero. La familia Sporadoceratidae no estuvo entre las supervivientes.

21. Debate científico abierto. Quedan varios frentes: la revisión moderna de las especies centroeuropeas originales, muchas descritas en el siglo XIX con material escaso; la correlación fina de sus zonas entre Europa, Marruecos, Polonia y China; y la posición exacta de los esporadocerátidos dentro del árbol de los goniatites, entre prolobítidos y prionocerátidos. Su curiosa historia de «zona de *Sporadoceras muensteri*» citada ya por autores antiguos muestra cuánto tiempo lleva este género haciendo de reloj del Famenniense, y cuánto se sigue afinando ese reloj.

22. Dato curioso. Pocas criaturas de 4 centímetros han fechado tantas montañas: *Sporadoceras* es un fósil-reloj tan preciso que los geólogos han bautizado niveles enteros con sus especies, y su presencia en una capa de Xinjiang (China), en niveles del Evento Annulata, fue una de las pruebas de que aquella subida del nivel del mar conectó de golpe cuencas que estaban a medio mundo de distancia.

STACHYODES

**Stachyodes verticillata* (McCoy, 1851)*



Ilustración: Stachyodes en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL



Foto real del fósil: [Miss Drake (1803-1857) del., J. Watts sc., Public domain, vía Wikimedia Commons].

1. Nombre y significado. *Stachyodes* deriva del griego *stachys*, «espiga» o «racimo», un nombre que describe bien a un animal colonial que crece como un manojo de ramas erguidas, como espigas de piedra. El género lo estableció A. Bargatzky en 1881, y su especie tipo, descrita por él como *Stachyodes ramosa*, pasó después a considerarse la misma que la *Stromatopora (Caunopora) verticillata* de Frederick McCoy (1851), de donde sale el nombre aceptado *Stachyodes verticillata*: en las fichas de esta enciclopedia, el autor del género es Bargatzky, 1881, y el de la especie tipo, McCoy, 1851.

2. Clasificación. Estromatoporoideo: un animal colonial constructor de esqueletos calcáreos, hoy interpretado como un grupo de esponjas (filo Porifera) extinguido. Dentro de los estromatoporoideos se sitúa en el orden Stromatoporida y la familia Stromatoporidae (en la clasificación clásica de Nicholson). Los estromatoporoideos no son corales, aunque durante más de un siglo se les trató como parientes de corales e hidrozoos: son esponjas que aprendieron a construir arrecifes.

3. Cuándo vivió. Su gran época es el Devónico, medio y tardío (del Givetiense al Frasniense en sus apariciones más típicas, hace unos 393 a 372 millones de años), dentro del rango general de los estromatoporoideos constructoras de arrecifes, que dominaron los mares someros del Silúrico y el Devónico. Las especies del género — como *S. costulata* Lecompte, 1952 o *S. fasciculata* Dong, 1989 — se suceden en los arrecifes devónicos de Europa y de China.

4. Dónde vivió. Mares tropicales someros de todo el mundo devónico: Bélgica y Alemania (el material clásico de Lecompte y Bargatzky), Polonia (montañas de Santa Cruz), Australia occidental (los arrecifes del Canning), Canadá (Alberta) y China meridional (el arrecife de Jiwozhai, en Guizhou, donde *Stachyodes* es parte de la fauna constructora del Givetiense). Vivía dentro de los arrecifes y en las lagunas protegidas tras ellos.

5. Tamaño y peso. Una colonia, no un individuo: sus ramas robustas, de unos centímetros de grosor, se levantaban formando matorrales de decenas de centímetros de altura, y el conjunto colonial podía extenderse mucho más cuando adoptaba formas laminares o hemisféricas superpuestas. El «peso» de una colonia madura sería el de un bloque de caliza de su tamaño: kilos de esqueleto para unos pocos gramos de tejido vivo superficial. No existe una cifra de referencia única, porque cada colonia crecía a su manera.

6. Anatomía. Su esqueleto (el cenosteo) está formado por ramas dendroides gruesas recorridas por un sistema de canales tabulares con ramificaciones radiadas — los canales astrorrizales — que se abrían a la superficie en pequeños montículos. Por dentro, láminas y pilares están poco diferenciados y el tejido es microrreticulado, una malla de calcita de células diminutas (de decenas de micras) orientadas en paralelo a los canales; los canales están cruzados por tabiques (tábulas) rectos o vesiculosos. Además, Riding (1974) demostró que *Stachyodes* podía producir una «capa basal» laminar bajo sus formas erguidas: el mismo género sabía crecer en dos arquitecturas.

7. Armas y defensas naturales. No tenía armas: su defensa era ser, literalmente, una roca viva. La colonia se protegía con su esqueleto masivo de calcita y, como las esponjas actuales, probablemente con la renovación constante de su tejido superficial. Frente a los animales que raspaban el arrecife, su respuesta era crecer más deprisa de lo que le comían.

8. Sentidos. Lo que la ciencia aún no sabe — y en una esponja colonial el concepto cambia —: no tenía ojos, ni sistema nervioso central, ni sentidos comparables a los de un animal con cabeza. La colonia «sentía» su mundo de forma química y mecánica a escala celular, abriendo y cerrando los poros por donde circulaba el agua. Ninguna de esas respuestas deja fósil.

9. Cómo se movía. No se movía: era un organismo sésil, fijo al sustrato del arrecife. Su único «movimiento» era el crecimiento — hacia arriba y hacia los lados, rama a rama — y la circulación del agua a través de sus canales, que es el latido de toda esponja.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Era un filtrador: el agua entraba por poros diminutos, recorría los canales astrorrizales y salía por las aberturas mayores, dejando atrapadas partículas

de alimento y plancton microscópico en el tejido vivo que tapizaba el esqueleto. Así, sin moverse ni un milímetro, una colonia de *Stachyodes* procesaba litros de agua del arrecife cada día.

11. Comportamiento. Su «comportamiento» era ecológico y enorme: crecía entrelazándose con corales tabulados como *Syringopora* y con otros estromatoporoideos, atrapaba sedimento entre sus ramas (papel de «baffler», de pantalla que frena la corriente), cementaba el conjunto y convertía un fondo blando en arrecife duro. Las comunidades *Stachyodes–Syringopora* de lagunas fangosas de Queensland (Australia) muestran que toleraba aguas más turbias que otros constructores: era el albañil todoterreno del arrecife.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe: no existe ninguna evidencia de comunicación entre colonias ni dentro de ellas más allá de la coordinación celular básica de una esponja. Cualquier afirmación más elaborada sería especulación.

13. Reproducción y crías. Como las esponjas actuales, se reproduciría liberando larvas nadadoras de vida corta que se fijaban a un sustrato duro y fundaban una colonia nueva, además de crecer y fragmentarse vegetativamente: un trozo de rama que sobrevivía a una tormenta podía seguir creciendo donde cayera. No se conservan larvas fósiles de *Stachyodes*: el esquema procede de sus parientes vivos, las esponjas.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe con exactitud: una colonia podía, en principio, seguir creciendo mientras el arrecife viviera, renovando su tejido sobre un esqueleto cada vez mayor. Los ritmos de crecimiento de los estromatoporoideos se estudian en las láminas de sus esqueletos, pero no hay una «edad» publicada y cerrada para una colonia de *Stachyodes*.

15. Depredadores, rivales y presas. Sus rivales eran los demás constructores del arrecife — corales rugosos y tabulados, y otros estromatoporoideos como *Actinostroma* o *Amphipora* — en la carrera por la luz, el espacio y el agua limpia. Sus «depredadores» serían los animales que raspaban o perforaban esqueletos en el arrecife. Sus «presas» eran el plancton y las partículas en suspensión que filtraba sin descanso.

16. Adaptaciones. Su palabra clave es plasticidad: el mismo género — y según los estudios clásicos, a veces la misma especie — podía crecer en ramas robustas en zonas de corriente, en láminas finas como «capas basales» en los márgenes del arrecife, o en masas hemisféricas en aguas tranquilas, ajustando la arquitectura al ambiente. Esa flexibilidad, unida a tolerar sedimento que asfixiaba a otros constructores, explica su éxito en arrecifes de tres continentes.

17. Evolución y parientes vivos. No tiene descendientes directos conocidos: los estromatoporoideos constructores desaparecieron como grandes edificadores al final del Devónico (con supervivencias discutidas posteriores). Sus parientes vivos son las esponjas actuales, y muy en especial las llamadas esponjas escleronges, que aún hoy secretan esqueletos calcáreos masivos en cuevas y arrecifes tropicales: un eco viviente, a pequeña escala, de los grandes arquitectos devónicos.

18. Descubridor del primer fósil. El género lo estableció A. Bargatzky en 1881 a partir de material del Devónico alemán, y la especie que hoy se acepta como tipo había sido descrita antes por Frederick McCoy en 1851, desde fósiles británicos, dentro de *Stromatopora (Caunopora)*. Fue H. Alleyne Nicholson quien en 1886 reunió ambas piezas del rompecabezas y dejó *Stachyodes ramosa* como sinónimo de la especie de McCoy. Después, Marius Lecompte ordenó la sistemática belga del género a mediados del siglo XX.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. No hay un «ejemplar de museo» único y mundialmente famoso: la fama de *Stachyodes* es de cantera y de lámina delgada. Sus ramas aparecen en las calizas arrecifales devónicas de Bélgica, Polonia y China (el arrecife de Jiwozhai, en Guizhou, es un caso de estudio moderno), y su identidad se comprueba al microscopio, en secciones que muestran sus canales astrorrizales. En esta pasada no se localizó en Wikimedia Commons ninguna foto libre del género — las búsquedas devuelven plantas y otros organismos con nombres parecidos —, por lo que la ficha lleva solo la ilustración.

20. Causa de su desaparición. El género desapareció dentro del colapso de los arrecifes de estromatoporoideos del final del Devónico, asociado a la crisis Frasniense–Famenniense (el evento Kellwasser) y al deterioro posterior de los mares tropicales someros: los grandes sistemas arrecifales que *Stachyodes* ayudaba a construir dejaron de existir, y con ellos, su mundo.

21. Debate científico abierto. Hay dos debates clásicos. El primero, qué era exactamente el tejido vivo de un estromatoporoideo y cuánta de su anatomía de esponja puede leerse en el esqueleto. El segundo, taxonómico y práctico: si la forma de crecimiento depende tanto del ambiente, ¿cuántas de las «especies» definidas por la forma de la colonia son especies reales y cuántas son el mismo animal con distinta arquitectura? El caso *Keega–Stachyodes* (Riding, 1974) — un supuesto alga que resultó ser la capa basal de *Stachyodes* — es el ejemplo perfecto de ese problema.

22. Dato curioso. *Stachyodes* engañó dos veces a la ciencia con la misma colonia: sus ramas se describieron como un género, y su base laminar, décadas después, como otro género distinto (y encima clasificado como alga)… hasta que en 1974 alguien juntó las dos mitades y demostró que el «alga» *Keega* era simplemente el zócalo sobre el que *Stachyodes* levantaba sus ramas.

STETHACANTHUS

**Stethacanthus altonensis* St. John & Worthen, 1875 — el tiburón del yunque*



Ilustración: Stethacanthus en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL



Foto real del fósil: [Montanoceratops, CC0].

1. Nombre y significado. *Stethacanthus* viene del griego *stēthos*, «pecho», y *ákanthos*, «espina». Pero todo el mundo lo recuerda por otra cosa: los machos maduros llevaban sobre el lomo una primera aleta dorsal con forma de yunque o de tabla de planchar, una de las siluetas más extrañas de todos los mares antiguos.

2. Clasificación. Es un cordado condrictio, un pez cartilaginoso de aspecto tiburonoide, del orden Symmoriiformes y la familia Stethacanthidae. El género lo estableció John Strong Newberry en 1889 y su especie tipo es *Stethacanthus altonensis*, descrita en 1875 a partir de una

espina aislada.

3. Cuándo vivió. Vivió desde el Devónico tardío hasta el Carbonífero tardío, y dejó de existir hace unos 298,9 millones de años, ya al final del Carbonífero. En este libro del Devónico entra por su origen: sus dientes más antiguos conocidos proceden de rocas devónicas de Australia Occidental.

4. Dónde vivió. Sus fósiles se han encontrado en Australia, Asia, Europa y América del Norte: la caliza de Bear Gulch en Montana, Ohio, Bearsden en Escocia, la región de Tula en Rusia central, China y Australia Occidental. Era un animal de mares someros y cálidos.

5. Tamaño y peso. El tamaño dependía de la especie, y ese rango se declara tal cual: *S. altonensis* medía alrededor de 1,5 metros, mientras que *S. productus* alcanzaba unos 3 metros. Su peso exacto: Lo que la ciencia aún no sabe.

6. Anatomía. Tenía cuerpo de tiburón, dientes cladodontos de cinco cúspides y órbitas grandes. Su rasgo único era el «complejo espina-cepillo»: una espina dorsal seguida de una estructura en forma de yunque cubierta de dentículos grandes, con un parche áspero a juego sobre la cabeza. Las aletas pectorales llevaban detrás una estructura larga en forma de látigo, y los machos tenían órganos copuladores en las aletas pélvicas.

7. Armas y defensas naturales. Sus dientes de cinco puntas servían para sujetar presas pequeñas. Como defensa se ha propuesto que el yunque cubierto de dentículos, combinado con el parche áspero de la cabeza, podía simular la boca de un pez mucho mayor y ahuyentar a los depredadores.

8. Sentidos. Sus órbitas eran grandes, lo que apunta a una vista bien desarrollada para localizar presas en aguas someras. El detalle fino de sus demás sentidos en este género: Lo que la ciencia aún no sabe.

9. Cómo se movía. Probablemente era un nadador lento: el complejo dorsal es una estructura grande que habría generado resistencia al avanzar rápido, y sus aletas eran pequeñas para su tamaño. Varias reconstrucciones lo interpretan como un pez que pasaba mucho tiempo cerca del fondo.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Era carnívoro y, por su tamaño modesto, se alimentaría de animales pequeños: peces pequeños, braquiópodos y restos de crinoideos, como se ha propuesto para los tiburones de su época a partir de sus dientes pequeños y precisos.

11. Comportamiento. La mayoría de los ejemplares proceden de la caliza de Bear Gulch, en Montana, y se ha sugerido que aquella zona pudo ser un área de cría compartida por varios peces cartilaginosos, lo que implicaría desplazamientos o migraciones hasta allí. Es una interpretación, no un hecho cerrado.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe. No se conserva evidencia de sonidos ni de señales entre individuos, aunque el yunque de los machos pudo funcionar como señal visual dentro del cortejo.

13. Reproducción y crías. El complejo espina-cepillo solo aparece en machos que ya alcanzaron la madurez, así que formaba parte de su vida reproductora: se ha propuesto que servía para atraer a la pareja o durante el propio apareamiento. Si las hembras tenían alguna versión de esa estructura: Lo que la ciencia aún no sabe.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe. No existe ninguna estimación publicada de cuántos años podía vivir un *Stethacanthus*.

15. Depredadores, rivales y presas. Sus presas serían animales marinos pequeños. Como posibles depredadores tenía a los grandes peces de su época, incluidos los placodermos gigantes de los mares devónicos y, ya en el Carbonífero, a otros peces cartilaginosos mayores, aunque no se conserva una escena concreta de depredación sobre este género.

16. Adaptaciones. Su gran especialización fue el complejo espina-cepillo, móvil gracias a la musculatura de su base y quizá capaz de cambiar de volumen, según propuso Zangerl por la semejanza de sus túbulos con tejido eréctil. Sumaba un tipo de cartílago calcificado globular muy abundante, un rasgo que lo hace único entre los condrictios primitivos.

17. Evolución y parientes vivos. Su parentesco es un caso famoso: durante décadas se le trató como un tiburón primitivo, pero los análisis recientes de los simoriformes en conjunto los acercan más a los holocéfalos, es decir, a las quimeras actuales, que a los tiburones. Si esa lectura se confirma, sus parientes vivos serían las quimeras de las profundidades.

18. Descubridor del primer fósil. Las primeras especies, de finales del siglo XIX, se fundaron solo con espinas aisladas, y Newberry llegó a creer que esas espinas formaban parte de las aletas pectorales. Los primeros esqueletos asociados, de Montana y Ohio, pasaron casi un siglo sin describirse, y no fue hasta 1974 cuando Richard Lund definió la familia Stethacanthidae.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. Destacan los ejemplares de la caliza de Bear Gulch (Montana), entre los peces fósiles mejor conservados del Carbonífero, y el ejemplar de Bearsden, en Escocia, descrito en 2001. La foto de esta ficha muestra la espina dorsal real de un *S. altonensis* de Bear Gulch, el ejemplar MV 2930.

20. Causa de su desaparición. El género dejó de existir hacia el final del Carbonífero, hace unos 298,9 millones de años. La causa concreta de su desaparición: Lo que la ciencia aún no sabe; no hay una explicación específica y demostrada para este género.

21. Debate científico abierto. Hay dos debates vivos: para qué servía exactamente el yunque (cortejo, sujeción a animales mayores o defensa imitando una boca gigante) y dónde va el género en el árbol de la vida, con la hipótesis adicional de que algunos «simoríidos» sin yunque podrían ser en realidad las hembras de los estetacántidos.

22. Dato curioso. Durante casi un siglo, nadie supo qué animal llevaba aquella espina: se describió como parte de una aleta pectoral antes de entender que era la pieza central de un «yunque» dorsal que solo lucían los machos adultos.

STRINGOCEPHALUS

**Stringocephalus burtini* Defrance, 1825 — el braquiópodo gigante que fecha rocas*



Ilustración: Stringocephalus en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL



Foto real del fósil: [Yale Peabody Museum of Natural History, CC0].

1. Nombre y significado. El origen exacto del nombre *Stringocephalus* no consta explicado de forma segura en las fuentes consultadas, así que no lo inventamos: Lo que la ciencia aún no sabe sobre el porqué de este nombre. Lo que sí define al género es su concha grande con una estructura muy desarrollada y curvada en forma de pico.

2. Clasificación. Es un braquiópodo de la clase Rhynchonellata, el orden Terebratulida y la familia Stringocephalidae. El género lo estableció Defrance, publicado en la obra de De Blainville, en 1825. Las especies listadas en las fuentes consultadas son *S. burtini* Defrance, 1825 y *S.*

nevadensis Frost & Langenheim Jr., 1966.

3. Cuándo vivió. La base de datos de paleobiología le asigna un rango de hace 388,1 a 376,1 millones de años, es decir, el corazón del Devónico medio, en torno al Givetiense. Esa ventana breve y bien definida es justo lo que lo convierte en un fósil guía tan útil.

4. Dónde vivió. Se conoce del oeste de América del Norte, el norte de Europa —especialmente Polonia—, Asia y la cuenca de Canning, en Australia Occidental. Vivía en mares cálidos y someros, a menudo en las lagunas tranquilas situadas detrás de los arrecifes devónicos.

5. Tamaño y peso. Era un braquiópodo grande, de los mayores de su época, y algunos de los ejemplares más grandes conocidos proceden de China. Las fuentes consultadas no cierran una medida máxima única y segura para el género, así que no se ofrece una cifra inventada. Su peso en vida: Lo que la ciencia aún no sabe.

6. Anatomía. Como todo braquiópodo, su cuerpo blando vivía protegido entre dos valvas, una dorsal y una ventral, y se alimentaba con un órgano filtrador en forma de brazos con tentáculos diminutos, el lofóforo. La concha era lisa, gruesa y redondeada, con el umbo ventral muy curvado, en forma de pico, su seña de identidad.

7. Armas y defensas naturales. No tenía armas: su defensa era la concha misma, gruesa y cerrada, y su tamaño, inusual entre los braquiópodos. En las conchas fósiles se han documentado perforaciones de organismos incrustantes y algas, señales de la vida que se instalaba sobre ellas.

8. Sentidos. Lo que la ciencia aún no sabe en su caso concreto. Los braquiópodos carecen de ojos como los nuestros; su percepción del entorno sería química y mecánica, a través del manto y de las sedas del borde de la concha, por comparación con sus parientes actuales.

9. Cómo se movía. No se desplazaba: era un animal sésil. Los estudios de las asociaciones polacas lo describen como un terebratúlido grande, liso y de vida libre, apoyado sobre el fondo blando de la laguna sin necesidad de fijarse con un pedúnculo robusto. Solo su fase larvaria, inferida por comparación con los braquiópodos actuales, sería nadadora por un tiempo breve.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Era filtrador: abría ligeramente las valvas, movía el agua con los tentáculos del lofóforo y retenía las partículas y el plancton en suspensión del mar somero que lo rodeaba.

11. Comportamiento. Formaba bancos densos: en Polonia, las capas con *Stringocephalus* llegaron a dar nombre a unidades enteras de roca, y el modelo ecológico propuesto lo sitúa en bancos situados tras las praderas de crinoideos, en el borde de las lagunas protegidas por el arrecife.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe, y en un animal filtrador y sésil no se espera comunicación entre individuos en el sentido habitual.

13. Reproducción y crías. Lo que la ciencia aún no sabe para este género fósil: no se conocen sus larvas. Por comparación con los braquiópodos actuales, se infiere una fase larvaria planctónica breve que colonizaba nuevos fondos antes de asentarse y hacer crecer la concha.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe. No existe una estimación publicada de la longevidad de *Stringocephalus*.

15. Depredadores, rivales y presas. No cazaba: su «comida» era el plancton del agua. Sus

rivales eran los demás filtradores del fondo —otros braquiópodos, corales y crinoideos— en la competencia por el espacio y el alimento en suspensión. Sus depredadores concretos: Lo que la ciencia aún no sabe con evidencia directa en este género.

16. Adaptaciones. Su fórmula fue el tamaño con estabilidad: una concha grande, pesada y lisa que se apoyaba sobre fondos blandos de laguna sin hundirse, en ambientes de salinidad variable donde pocos braquiópodos prosperaban; para los grandes terebratúlidos devónicos se ha propuesto una tolerancia amplia a esos cambios.

17. Evolución y parientes vivos. Pertenece a los terebratúlidos, un grupo de braquiópodos que todavía vive hoy en los mares actuales, con la misma organización básica de dos valvas y lofóforo. *Stringocephalus* representa el momento en que ese diseño alcanzó su tamaño máximo en el Devónico.

18. Descubridor del primer fósil. El género lo estableció el naturalista francés Jacques Louis Marin Defrance en 1825, en la obra de Henri de Blainville, a partir de material europeo que dio nombre a la especie *S. burtini*.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. Son clásicas las capas de *Stringocephalus* de las montañas de Santa Cruz, en Polonia, y los complejos arrecifales devónicos de la cuenca de Canning, en Australia, documentados por Playford y Lowry en 1966. El ejemplar de la foto de esta ficha, YPM IP 068209, procede de la región del Eifel, en Alemania, y se guarda en el Museo Peabody de Yale.

20. Causa de su desaparición. Su rango fósil termina hace unos 376,1 millones de años, al final de su ventana del Devónico medio y comienzos del tardío, en el contexto de los cambios ambientales que remodelaron los arrecifes devónicos. La causa concreta para este género: Lo que la ciencia aún no sabe.

21. Debate científico abierto. Se conocen varias formas del género y su delimitación fina sigue trabajándose región a región; también se discute su ecología exacta, entre un animal fijado por el pedúnculo en su juventud y un adulto grande de vida libre apoyado en el fondo, como sugieren los estudios de asociaciones.

22. Dato curioso. Es tan abundante y tan fácil de reconocer que los geólogos lo usan como un reloj de roca: donde aparece *Stringocephalus*, la capa es del Devónico medio, y en China su nombre bautiza incluso una «zona de abundancia» entera dentro de la escala de pisos del Devónico.

STROMATOPORA

**Stromatopora concentrica* Goldfuss, 1826 — el género que dio nombre a los constructores de arrecifes*



Ilustración: Stromatopora en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL



Foto real del fósil: [Hannes Grobe, CC BY-SA 2.5].

1. Nombre y significado. *Stromatopora* une el griego *strôma*, «capa» o «lecho», con la idea de los poros que atravesaban su esqueleto. Es el género tipo de los estromatoporoideos: capas y más capas de esqueleto calcáreo, apiladas una sobre otra durante toda la vida de la colonia.

2. Clasificación. Es un porífero, un pariente de las esponjas, de la clase Stromatoporoidea y el orden Stromatoporida. El género lo fundó Georg August Goldfuss en 1826 en su *Petrefacta Germaniae*, y su especie tipo es *Stromatopora concentrica* Goldfuss, 1826, del Devónico del Eifel,

en Alemania.

3. Cuándo vivió. Las fuentes consultadas lo documentan como uno de los principales constructores de calizas del Silúrico y el Devónico, la gran época de los arrecifes de estromatoporoideos. La especie tipo procede del Devónico alemán, y el ejemplar de la foto de esta ficha es silúrico, de la isla de Gotland, en Suecia.

4. Dónde vivió. Vivía en mares cálidos, limpios y someros de todo el mundo paleozoico: el Eifel alemán, Gotland, Canadá —donde Nicholson reconoció ejemplares indistinguibles de *S. concentrica* en la caliza Corniferous— y muchas otras plataformas tropicales de la época, siempre como parte de la comunidad del arrecife.

5. Tamaño y peso. Formaba masas hemisféricas, globulares o irregulares, a menudo de tamaño considerable y a veces fijadas sobre otros organismos. El ejemplar de Gotland de la foto mide 45 centímetros de diámetro máximo, según su ficha en Commons. Su peso: Lo que la ciencia aún no sabe, y en una masa calcárea colonial tampoco tendría el sentido habitual.

6. Anatomía. Su esqueleto, el cenosteo, era una sucesión de láminas finas y muy juntas dispuestas concéntricamente alrededor de uno o varios centros, separadas por espacios que atravesaban numerosos pilares verticales. Al corte, el conjunto parece una celosía de capas horizontales y compartimentos verticales, con poros diminutos que comunicaban unos espacios con otros.

7. Armas y defensas naturales. No tenía armas: su defensa era ser, literalmente, una roca viva. El tejido blando se refugiaba en la capa más superficial del esqueleto mientras la masa calcárea de debajo quedaba como fortaleza permanente.

8. Sentidos. Lo que la ciencia aún no sabe en su caso concreto. Como esponja, carecería de ojos y de sistema nervioso comparable al de otros animales; su «percepción» del medio sería química y mecánica, a través del flujo de agua que lo atravesaba.

9. Cómo se movía. No se movía: era sésil y vivía fijo al fondo. Solo su fase larvaria, inferida por comparación con las esponjas actuales, sería nadadora por un tiempo breve antes de asentarse y empezar a secretar el esqueleto, capa a capa.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Era un filtrador: el agua circulaba por sus canales y aberturas superficiales, retenía partículas y microorganismos en suspensión y volvía a salir, en el mismo trabajo colectivo que mantenía en circulación el agua de todo el arrecife.

11. Comportamiento. Era gregario y constructor: sus masas se sumaban a las de corales tabulados y rugosos, crinoideos y otros estromatoporoideos para levantar los arrecifes que dominaron los mares someros del Silúrico y el Devónico, a veces más extensos que los arrecifes de coral de la misma época.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe, y en un organismo de organización esponja no se espera comunicación entre individuos en el sentido animal habitual.

13. Reproducción y crías. Lo que la ciencia aún no sabe para este género fósil: no se observan sus fases reproductoras en el registro. Por comparación con las esponjas calcáreas actuales, se infiere reproducción con larvas planctónicas que colonizaban nuevos fondos.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe. Las láminas concéntricas muestran un

crecimiento prolongado y regular, pero no existe una cifra demostrada de cuántos años podía crecer una misma colonia.

15. Depredadores, rivales y presas. No cazaba: su «comida» era el plancton y las partículas del agua. Sus rivales eran los demás constructores del arrecife en la competencia por el espacio sobre el fondo. Dentro de los esqueletos de estromatoporoideos, además, solían vivir corales tabulados tubícolas como huéspedes internos, un fenómeno tan frecuente que llegó a confundirse con un género aparte.

16. Adaptaciones. Su gran adaptación fue crecer por capas sin detenerse: el tejido vivo ocupaba solo la superficie y abandonaba poco a poco los espacios interiores, que quedaban como esqueleto muerto y sólido. Así podía alcanzar formas de cúpula o de lámina según la energía del agua, del arrecife agitado a la laguna tranquila.

17. Evolución y parientes vivos. Su identidad tardó más de un siglo en aclararse: se le interpretó como hidrozoo pariente de los corales y hasta como un foraminífero gigante, antes de aceptarse su lugar entre las esponjas calcáreas. Sus comparaciones vivas más cercanas son las esponjas duras actuales de esqueleto macizo, las llamadas esclerospongias.

18. Descubridor del primer fósil. Georg August Goldfuss fundó el género en 1826 en el *Petrefacta Germaniae*, a partir del material del Eifel que se convirtió en *S. concentrica*. Medio siglo después, Nicholson y Murie describieron su estructura microscópica en detalle y confirmaron esa especie como referencia del género.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. El material tipo del Eifel es la referencia histórica del género, y el ejemplar de Gotland de la foto, con sus láminas concéntricas perfectamente visibles y 45 centímetros de diámetro, es una de sus imágenes más difundidas. La colección zoológica del Field Museum conserva ejemplares catalogados de *S. concentrica*.

20. Causa de su desaparición. Como constructor principal, su época terminó con la gran crisis de los arrecifes del Devónico tardío; los estromatoporoideos paleozoicos en conjunto se desvanecen del registro hacia el Carbonífero temprano. La causa concreta para este género: Lo que la ciencia aún no sabe.

21. Debate científico abierto. Persisten dos discusiones: si los estromatoporoideos paleozoicos y los mesozoicos forman una sola línea evolutiva o un caso de convergencia entre esponjas duras distintas, y la delimitación fina de las especies históricas del género, descritas en el siglo XIX solo por su estructura interna.

22. Dato curioso. Goldfuss describió en la misma obra dos especies, *S. concentrica* y *S. polymorpha*, y el examen posterior de sus ejemplares originales demostró que eran el mismo animal: dos nombres para una sola especie, la que hoy da referencia a todo el grupo.

STRUNIUS

**Strunius rolandi* Gross, 1956 — el pez diminuto con el cráneo en dos piezas*



Ilustración: Strunius en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL



Foto real del fósil: [Ciudad Real, Mondéjar-Fernández, Vidal & Botella, CC BY 4.0].

1. Nombre y significado. El origen exacto del nombre *Strunius* no consta explicado de forma segura en las fuentes consultadas, así que no lo inventamos: Lo que la ciencia aún no sabe sobre el porqué de este nombre. Lo memorable no es el nombre, sino el animal: un pez de aletas lobuladas de apenas diez centímetros con una mordida desproporcionada para su tamaño.

2. Clasificación. Es un cordado sarcopterigio, un pez de aletas lobuladas, del orden Onychodontiformes y la familia Onychodontidae, con esa asignación familiar marcada con interrogante en las fuentes consultadas. El género lo estableció Walter Gross en 1956 y su especie tipo es *Strunius rolandi* Gross, 1956; la segunda especie nombrada es *S. walteri* (Jessen, 1966), y existe una tercera aún sin nombre de la cantera de Lode, en Letonia.

3. Cuándo vivió. Vivió en el Devónico tardío; las compilaciones de referencia lo sitúan en el Frasniense. Es uno de los últimos representantes de los onicodóntidos, un grupo que no cruzó al

Carbonífero.

4. Dónde vivió. Sus fósiles proceden de Alemania y Letonia, incluida la cantera de Lode, en Letonia, de donde sale el material más reciente del género. Su mundo eran las aguas del Devónico tardío de la antigua región báltica y centroeuropea.

5. Tamaño y peso. Era diminuto para un sarcopterigio: unos 10 centímetros de longitud total, más o menos lo que mide un dedo índice extendido. Su peso exacto: Lo que la ciencia aún no sabe, aunque sería de apenas unos gramos.

6. Anatomía. Tenía el cuerpo corto y rechoncho, cubierto de escamas grandes, redondas y óseas. Aunque era un pez de aletas lobuladas, sus aletas se sostenían sobre todo con radios, como las de los peces de aletas radiadas. Su cráneo estaba dividido por una articulación profunda en dos mitades que se movían entre sí, conectadas probablemente por un músculo grande. Las aletas dorsales y la anal quedaban muy retrasadas y la cola era casi simétrica, con lóbulos grandes.

7. Armas y defensas naturales. Su arma era la boca: la articulación intracraneal, accionada por musculatura potente, aumentaba la fuerza de su mordida. Como onicodóntido, compartía el rasgo del grupo de llevar en el frente de la mandíbula inferior una espiral de dientes, una estructura para sujetar presas que podían retraerse. Su defensa, en cambio, era modesta: las escamas óseas gruesas y su tamaño reducido entre la vegetación.

8. Sentidos. Sus ojos iban protegidos por un anillo de unas 18 placas esclerótica s, según las descripciones clásicas del género, un equipamiento visual completo para un pez tan pequeño. El detalle de sus demás sentidos: Lo que la ciencia aún no sabe.

9. Cómo se movía. Nadaba con su cuerpo corto y su cola simétrica de lóbulos amplios, con las aletas pares de radios actuando como remos y timones. No era un pez de fondo aplastado, sino un nadador pequeño y ágil de la columna de agua y los márgenes con vegetación.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Probablemente se alimentaba de otros peces, como resume la enciclopedia de referencia del género: un depredador en miniatura que aprovechaba la fuerza extra de su cráneo articulado para sujetar presas casi tan grandes como él. No se conocen contenidos estomacales que lo confirmen directamente.

11. Comportamiento. Lo que la ciencia aún no sabe en detalle: no hay evidencia de vida en grupo ni de territorios. Por su anatomía se le interpreta como un cazador activo y solitario de aguas poco profundas, al acecho entre plantas acuáticas.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe. No existe evidencia fósil de comunicación entre individuos en este género.

13. Reproducción y crías. Lo que la ciencia aún no sabe para *Strunius*: no se conocen huevos, crías ni ejemplares juveniles asignados con seguridad al género, aunque el registro letón sigue aportando material nuevo que podría cambiarlo.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe. No existe ninguna estimación publicada de cuántos años podía vivir.

15. Depredadores, rivales y presas. Sus presas serían peces pequeños e invertebrados acuáticos. Sus depredadores, los peces mayores del Devónico tardío báltico, incluidos sarcopterigios y placodermos mucho más grandes que compartían sus aguas; un pez de diez

centímetros era alimento potencial para casi todo.

16. Adaptaciones. Su gran innovación fue meter la maquinaria de un depredador en un cuerpo mínimo: cráneo en dos piezas con articulación profunda para morder con más fuerza, escamas óseas grandes como coraza ligera y aletas de radios, más sencillas que las lobuladas típicas de sus parientes.

17. Evolución y parientes vivos. Es una pieza clave de la evolución de los sarcopterigios: algunos análisis lo resuelven como el onicodóntido más basal, y los onicodóntidos en conjunto aparecen como grupo hermano de los celacantos. Sus parientes vivos más cercanos serían, por esa vía, los celacantos actuales de las profundidades.

18. Descubridor del primer fósil. El género y su especie tipo los describió Walter Gross en 1956 a partir de material alemán. Hans-Peter Jessen describió la segunda especie, *S. walteri*, en 1966, y ya en el siglo XXI Ieva Upeniece ha trabajado el material letón de la cantera de Lode, incluida una tercera especie aún sin nombre formal.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. El ejemplar completo de *S. walteri* de la foto de esta ficha, con la sigla MB.f. 5224, publicado por Ciudad Real y colaboradores en 2022, es hoy la imagen de referencia del género: un cuerpo fósil entero de diez centímetros en el que se aprecia hasta la cola simétrica.

20. Causa de su desaparición. El género y su orden entero desaparecen del registro en el Devónico tardío, en el contexto de las crisis ambientales de ese final de período que golpearon con fuerza a los peces de aguas someras. La causa concreta para *Strunius*: Lo que la ciencia aún no sabe.

21. Debate científico abierto. Su posición sigue moviéndose: la familia Onychodontidae se le asigna con interrogante, y los análisis filogenéticos lo colocan como el onicodóntido más basal solo en los árboles de consenso parcial, mientras otros lo acercan más al conjunto de *Onychodus* y los celacantos. También queda por describir formalmente la tercera especie letona.

22. Dato curioso. Medía lo que un pez de acuario, pero su cráneo funcionaba como el de los grandes depredadores de su grupo: partido en dos mitades móviles para morder más fuerte. *Strunius* es la versión en miniatura de una idea que otros onicodóntidos llevaron hasta los dos metros.

STYLONURUS

**Stylonurus powriensis* Page, 1856 — el euriptérido que cazaba caminando*



Ilustración: Stylonurus en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL



Foto real del fósil: [Nobu Tamura, CC BY 3.0, vía Wikimedia Commons].

1. Nombre y significado. *Stylonurus* alude a su rasgo inconfundible: el telson, su último segmento, largo y fino como un estilete. Ya en el siglo XIX se le presentaba como el animal «nombrado por la peculiar forma de estilete de su apéndice caudal». Imagina un escorpión marino que, en vez de pinzas de nadador, arrastra una aguja tan larga como su cuerpo.

2. Clasificación. Es un artrópodo quelicerado, un euriptérido de la familia Stylonuridae y la superfamilia Stylonuroidea. El género lo creó David Page en 1856 y su especie tipo es *Stylonurus powriensis* Page, 1856. Es el género que da nombre a todo el suborden de los estilonurinos.

3. Cuándo vivió. Vivió en el Devónico. La especie tipo es escocesa y la revisión taxonómica más reciente del grupo, el *Codex Eurypterida* de 2025, la concentra en el Devónico temprano (Lochkoviense). Las otras dos especies asignadas, de Pensilvania y Alemania, también se citan como devónicas, pero su pertenencia al género es dudosa, como se declara en la sección 21.

4. Dónde vivió. La especie segura procede de Escocia, de las losas de Forfarshire. Las asignaciones dudosas lo extenderían a Pensilvania, en Estados Unidos, y a Alemania. Los estilonurinos de su época frecuentaban fondos de mares someros y, cada vez más, de ríos y lagos.

5. Tamaño y peso. Aquí la honestidad manda: el único ejemplar seguro de la especie tipo está incompleto y no conserva ni los apéndices delanteros ni las estructuras ventrales, así que las fuentes consultadas no dan una longitud total fiable para el género. El catálogo de este libro lo trata como un estilonurino grande, pero esa talla no se puede cerrar con el material conocido: Lo que la ciencia aún no sabe con seguridad. Su peso: Lo que la ciencia aún no sabe.

6. Anatomía. Se distingue de otros estilonúridos por su superficie lisa y por su quinto y último par de patas caminadoras, enormemente alargado: llegaba tan atrás como el propio telson. El prosoma, su «cabeza», variaba de semiovalado a casi rectangular, con ojos laterales en forma de media luna situados hacia el centro y una cresta mediana entre ellos, según la diagnosis de la revisión de 2025.

7. Armas y defensas naturales. No tenía las grandes pinzas de los pterigótidos ni remos de nadador: sus herramientas eran las patas caminadoras, largas y potentes, y un cuerpo protegido por el exoesqueleto segmentado. El telson en forma de aguja se interpreta como un apoyo y un timón para enderezarse y orientarse, sin evidencia de que inyectara nada.

8. Sentidos. Sus ojos compuestos laterales, en forma de media luna y en posición central sobre el caparazón, eran su sentido principal para vigilar el fondo. Sumaba las sedas sensoriales propias de los quelicerados para percibir el entorno cercano, aunque el detalle en este género: Lo que la ciencia aún no sabe.

9. Cómo se movía. Caminaba, no nadaba. Era la estrategia opuesta a la de los euriptéridos de remos: los estilonurinos carecían de paleta natatoria en el último par de apéndices, que en *Stylonurus* era una pata caminadora larguísima. Se desplazaba sobre el fondo con paso de artrópodo, apoyándose en esas patas traseras que funcionaban casi como zancos.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Se le interpreta como un depredador y carroñero de fondo que recorría el sustrato caminando y capturaba animales pequeños con sus apéndices delanteros, al estilo de los quelicerados bentónicos. Es una inferencia de su anatomía y de su grupo: no se conocen contenidos digestivos de este género.

11. Comportamiento. Lo que la ciencia aún no sabe en detalle para este género: el ejemplar tipo es único e incompleto, y no hay conjuntos de individuos que permitan hablar de grupos o de conductas sociales. Su vida sería la de un patrullero solitario del fondo.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe. No existe evidencia de comunicación entre individuos en este género.

13. Reproducción y crías. Lo que la ciencia aún no sabe para *Stylonurus* en concreto: no se conocen huevos ni juveniles asignados al género. Los euriptéridos en general crecían mudando el exoesqueleto, y en otros estilonúridos se han conservado hasta los órganos reproductores ventrales, que en este género no se han preservado.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe. Ningún estudio ha establecido cuántos años podía vivir ni cuántas mudas necesitaba para alcanzar su tamaño adulto, que además tampoco está cerrado.

15. Depredadores, rivales y presas. Sus presas serían pequeños animales del fondo: gusanos, crustáceos diminutos y peces pequeños al alcance de sus patas. Como rivales y posibles depredadores tenía a otros euriptéridos y a los peces con mandíbulas, cada vez más abundantes en los mares y ríos devónicos.

16. Adaptaciones. Su especialización fue llevar la marcha al extremo: superficie lisa, patas caminadoras largas y potentes y un último par tan extendido que alcanzaba el telson, un diseño para recorrer el fondo con zancadas amplias en vez de impulsarse a remo como sus primos nadadores.

17. Evolución y parientes vivos. Da nombre a los estilonurinos, uno de los dos grandes subórdenes de euriptéridos, el de los caminantes frente al de los nadadores. Los euriptéridos no dejaron descendientes directos; sus parientes vivos lejanos son los demás queliceredos, como los cangrejos cacerola, las arañas y los escorpiones.

18. Descubridor del primer fósil. El ejemplar tipo lo obtuvo en las losas de Forfar, en Escocia, el coleccionista James Powrie, y David Page lo describió en 1856. Page quiso dedicarle la especie a Powrie, pero le añadió el sufijo *-ensis*, que en latín indica lugar y no persona; al darse cuenta, propuso en 1859 el nombre *powriei*, que hoy se trata como un sinónimo posterior del original.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. El ejemplar de *S. powriensis* es histórico más que espectacular: incompleto, sin apéndices delanteros ni detalles ventrales, y reproducido como «fósil» en la lámina XXI de la monografía de Woodward de 1866 sobre los crustáceos fósiles británicos, que es un dibujo científico y no una foto, motivo por el que esta ficha no lleva foto real.

20. Causa de su desaparición. El registro seguro del género se cierra en el Devónico. Los estilonurinos en conjunto sobrevivieron hasta el Pérmico temprano refugiándose en aguas dulces, pero la causa concreta de la desaparición de *Stylonurus*: Lo que la ciencia aún no sabe.

21. Debate científico abierto. Es un género en revisión profunda: la lista clásica le asignaba tres especies, pero el *Codex Eurypterida* de 2025 lo deja con una sola segura, *S. powriensis*; *S. shaffneri* pasa a nombre dudoso porque su ejemplar se perdió y no puede reexaminarse, la antigua *S. ensiformis* es sinónimo de la especie tipo, y la antigua *S. menneri* resultó ser un chasmataspídido, hoy género aparte.

22. Dato curioso. Su nombre científico es un accidente ortográfico que lleva 170 años vigente: Page quiso homenajear a su descubridor, James Powrie, se equivocó de sufijo, intentó corregirlo tres años después… y las normas de nomenclatura conservan el primer nombre, el «equivocado», para siempre.

SYRINGOPORA

**Syringopora* Goldfuss, 1826 — el coral órgano*



Ilustración: Syringopora en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL



Foto real del fósil: [Kevmin, CC BY-SA 3.0].

1. Nombre y significado. *Syringopora* alude a un haz de tubos: su colonia parece un manojo de flautas o los tubos de un órgano, y por eso en inglés y en español se le conoce como el «coral órgano». Cada tubo era la casa de un solo pólipo, y todos los tubos crecían en paralelo, conectados entre sí como una sola familia. Aviso de formato: la especie tipo del género no consta de forma segura en las fuentes consultadas, por lo que esta ficha se encabeza solo con el género.

2. Clasificación. Es un cnidario antozoo, un coral tabulado de crecimiento faceloide, de la familia Syringoporidae. El género lo estableció Georg August Goldfuss en 1826. Los corales tabulados son

un grupo totalmente desaparecido, distinto de los corales que hoy forman los arrecifes tropicales.

3. Cuándo vivió. Es uno de los géneros de coral de vida más larga: se ha encontrado en rocas del Ordovícico al Pérmico, aunque su mayor extensión fue durante el Silúrico, el Devónico y el Carbonífero. En este libro del Devónico representa su época de esplendor arrecifal, pero su historia completa abarca más de 150 millones de años.

4. Dónde vivió. Sus fósiles aparecen en rocas marinas de todo el mundo: la caliza de Columbus en Ohio, la caliza de Lecompton en Kansas, la caliza de Boone en Arkansas y localidades de Europa y Asia. Vivía en mares cálidos, claros y someros, a menudo dentro y alrededor de los arrecifes.

5. Tamaño y peso. La colonia reunía cientos de tubos, los coralitos, cada uno de apenas unos milímetros de ancho, y algunos conjuntos construían montículos de hasta un metro de diámetro, según la síntesis de referencia de los siringopóridos. El ejemplar de la foto de esta ficha mide unos 6 centímetros de alto. Su peso: Lo que la ciencia aún no sabe, y en una colonia calcárea tampoco tendría el sentido habitual.

6. Anatomía. La colonia, de tipo faceloide, estaba formada por coralitos tubulares verticales y bastante regulares, con tabiques internos en forma de embudo —las tábulas— y sin los septos radiales típicos de otros corales. Los tubos vecinos se unían solo a intervalos, mediante tubitos horizontales por los que la colonia compartía tejido vivo.

7. Armas y defensas naturales. No tenía armas en el sentido habitual: como otros corales, sus pólipos dispondrían de células urticantes en los tentáculos para capturar alimento y disuadir a los animales que intentaran mordisquear la colonia. Su defensa principal era el esqueleto calcáreo de los tubos, que protegía a cada pólipo retractado en su interior.

8. Sentidos. Lo que la ciencia aún no sabe en su caso concreto. Un pólipo de coral carece de ojos y de cerebro; su percepción del medio es química y táctil, a través de los tentáculos y del tejido que conectaba toda la colonia.

9. Cómo se movía. No se movía: la colonia vivía fija al fondo. Solo su fase larvaria, inferida por comparación con los corales actuales, sería nadadora por un tiempo breve antes de asentarse, convertirse en el primer pólipo y empezar a construir tubos para toda la colonia.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Cada pólipo extendía sus tentáculos desde la boca de su tubo y capturaba partículas y pequeños organismos del plancton que pasaban con la corriente. Al estar los tubos conectados por tejido común, la colonia funcionaba como un único organismo repartido en cientos de bocas.

11. Comportamiento. Era profundamente colonial y, además, un inquilino frecuente de otros constructores: los siringopóridos solían crecer dentro del esqueleto de los estromatoporoideos, al mismo ritmo que su anfitrión para no quedar enterrados por él. Esos fósiles mezclados fueron tan comunes que llegaron a clasificarse por error como un género distinto, *Caunopora*.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe entre colonias. Dentro de la colonia, los tubitos horizontales que unían a los pólipos implican una conexión física y de tejido entre todos sus miembros, la forma de «comunicación» propia de un animal colonial.

13. Reproducción y crías. Lo que la ciencia aún no sabe para este género fósil: no se conservan sus larvas ni sus fases reproductoras. La colonia crecía sobre todo por gemación, añadiendo

tubos nuevos junto a los viejos, y la fundación de colonias nuevas se infiere por larvas planctónicas, como en los corales actuales.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe. Una colonia podía seguir añadiendo tubos mientras el ambiente se mantuviera estable, pero no existe una cifra demostrada de su longevidad.

15. Depredadores, rivales y presas. Sus «presas» eran el plancton y las partículas del agua. Sus rivales eran los demás constructores y filtradores del arrecife —estromatoporoideos, otros corales, braquiópodos— en la competencia por el espacio, la luz y la corriente. Sus depredadores concretos: Lo que la ciencia aún no sabe con evidencia directa.

16. Adaptaciones. Su diseño era una solución elegante al hacinamiento: tubos separados que no se estorbaban, conectados a intervalos para compartir tejido, capaces de crecer dentro de otros esqueletos y de formar desde pequeños manojos hasta montículos de un metro en los mares someros paleozoicos.

17. Evolución y parientes vivos. Pertenece a los corales tabulados, uno de los dos grandes grupos de corales paleozoicos, que desapareció por completo al final del Pérmico sin dejar descendientes directos. Sus parientes vivos son los demás antozoos actuales —corales modernos y anémonas— en un parentesco lejano dentro del mismo gran grupo. Ojo con el apodo: el «coral órgano» actual, *Tubipora*, es un animal distinto que solo comparte el parecido y el nombre popular.

18. Descubridor del primer fósil. El género lo describió Georg August Goldfuss, paleontólogo y zoólogo alemán de la Universidad de Bonn, en 1826, dentro de su gran obra *Petrefacta Germaniae*, el catálogo ilustrado de los fósiles de Alemania.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. Son clásicos el ejemplar de la caliza de Boone, en Arkansas, fotografiado para la síntesis divulgativa de los siringopóridos, y los conjuntos de la caliza de Columbus, en Ohio. Ya en el siglo XXI, especies polacas como *S. hilarowiczi* han permitido estudiar cómo estos corales se recuperaron tras la crisis del final del Frasniense. La foto de esta ficha muestra una masa real de *Syringopora* sp. del condado de Eureka, en Nevada, de unos 420 millones de años.

20. Causa de su desaparición. A diferencia de muchos géneros de este libro, *Syringopora* sobrevivió a las crisis del Devónico y continuó hasta el Pérmico, donde desapareció junto con todos los corales tabulados en la gran crisis del final de ese período. La causa concreta para este género dentro de aquella crisis: Lo que la ciencia aún no sabe.

21. Debate científico abierto. El género acumula muchas especies descritas en el siglo XIX solo por la forma de los tubos, y su delimitación fina sigue revisándose con estudios de crecimiento y de estructura interna; también se discute cuánto de su éxito se debió a su vida como huésped dentro de los estromatoporoideos frente a su vida libre en el arrecife.

22. Dato curioso. Es el género de vida más larga de su familia y, de paso, un impostor involuntario: cuando crecía dentro de un estromatoporoideo, los paleontólogos del siglo XIX creyeron ver un animal nuevo y le pusieron otro nombre, *Caunopora*, a lo que en realidad eran dos organismos viviendo juntos en el mismo esqueleto.

TAMIOBATIS

**Tamiobatis vetustus* Eastman, 1897*

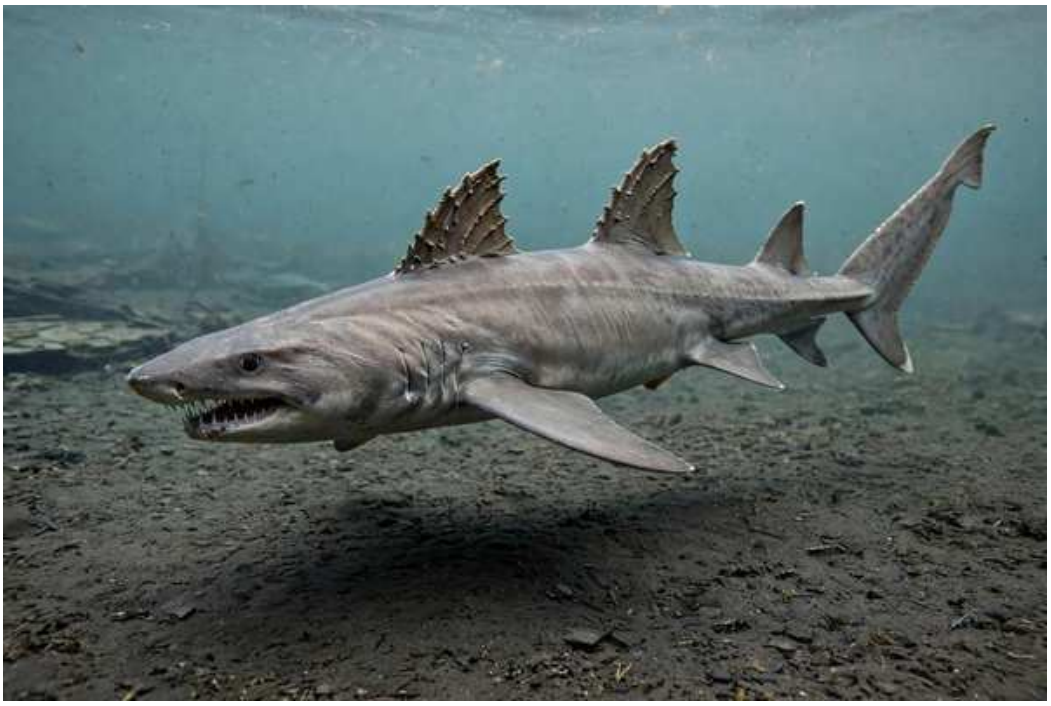


Ilustración: Tamiobatis en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL



Foto real del fósil: [Internet Archive Book Images, No restrictions, vía Wikimedia Commons].

1. Nombre y significado. *Tamiobatis vetustus* fue descrito por Charles R. Eastman en 1897 y es la especie tipo y la mejor conocida del género. El epíteto *vetustus* significa «antiguo» en latín. La etimología exacta del nombre genérico no está explicada con claridad en las fuentes consultadas, así que esta ficha no la inventa: lo seguro es el dato, no el relato.

2. Clasificación. Es un pez cartilaginoso (condrictio), un tiburón primitivo del orden Ctenacanthiformes, dentro del llamado grupo de *Saivodus*. Sus dientes son de tipo cladodonte, con varias cúspides, como los de otros tiburones paleozoicos tempranos.

3. Cuándo vivió. Vivió en el Devónico tardío. El material clásico procede de niveles famenienses, y en las listas del orden el género se cita desde el Devónico tardío hasta el Carbonífero temprano.

4. Dónde vivió. Es conocido sobre todo del Cleveland Shale de Ohio (Estados Unidos), un mar somero y oscuro que cubría entonces el noreste de Norteamérica, famoso por conservar peces con un detalle extraordinario.

5. Tamaño y peso. Lo que la ciencia aún no sabe con precisión. No se conoce un cuerpo completo articulado que permita dar una longitud cerrada: el género se conoce sobre todo por neurocráneos y dientes, así que cualquier cifra total sería una estimación sin base sólida.

6. Anatomía. Su pieza estrella es el neurocráneo: la cápsula cartilaginosa que protegía el encéfalo. El holotipo (NMNH 1717) fue el primer neurocráneo tridimensional esencialmente completo de un condrictio paleozoico conocido por la ciencia, y conserva las cavidades del encéfalo y del oído interno y los trayectos de nervios y vasos. A eso se suman dientes cladodontes de cúspides múltiples y las espinas dorsales típicas de los ctenacantos.

7. Armas y defensas naturales. Sus dientes de agarre, con una cúspide central y cúspides laterales, servían para sujetar presas resbaladizas. Como otros ctenacantos, llevaba espinas delante de las aletas dorsales, una defensa razonable frente a los grandes depredadores de su mar.

8. Sentidos. El neurocráneo fosilizado guarda el molde del oído interno y de los canales por donde pasaban los nervios, así que su anatomía sensorial se conoce mejor que la de muchos tiburones de su época. Los detalles finos de su vista u olfato, en cambio, no se conservan.

9. Cómo se movía. Por su parentesco con otros ctenacantos, se interpreta que nadaba como un tiburón típico, impulsándose con la cola y estabilizándose con las aletas pectorales. Es una inferencia: sin un cuerpo completo, su forma de nadar no se puede documentar directamente.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Sus dientes cladodontes son de agarre, no de corte ni de trituración, así que lo más probable es que capturara peces pequeños y otros animales blandos de su entorno, sujetándolos enteros. Es una lectura de su anatomía dental, no una observación directa.

11. Comportamiento. Lo que la ciencia aún no sabe. No hay yacimientos con grupos de individuos ni rastros de conducta que permitan contar si vivía solo, en bancos o cerca del fondo.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe. Ningún fósil de este género conserva señales que permitan saber cómo se relacionaban entre sí sus individuos.

13. Reproducción y crías. Lo que la ciencia aún no sabe de forma directa. No se conocen huevos ni crías atribuibles a *Tamiobatis*; cualquier afirmación sobre su reproducción sería extrapolar desde otros tiburones primitivos.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe. Sin cuerpos completos ni series de crecimiento, no hay forma de estimar cuántos años vivía.

15. Depredadores, rivales y presas. Compartía el Cleveland Shale con gigantes como *Dunkleosteus* y *Titanichthys* y con otros tiburones como *Cladoselache*. Ante esos artrodiros acorazados, un ctenacanto de su tipo era presa potencial; sus presas habrían sido los peces pequeños de aquel mar.

16. Adaptaciones. Su neurocráneo, relativamente mineralizado para ser cartílago, es justo lo que permitió que se conservara en tres dimensiones. Sus dientes de múltiples cúspides eran una herramienta eficaz para retener presas pequeñas y escurridizas en un mar lleno de competencia.

17. Evolución y parientes vivos. Los ctenacantos están cerca de la línea que lleva a los elasmobranquios modernos. Sus parientes vivos más cercanos, a mucha distancia evolutiva, son los tiburones actuales, que heredaron un plan corporal parecido con una anatomía interna ya muy distinta.

18. Descubridor del primer fósil. El género y su especie tipo fueron descritos por Charles R. Eastman en 1897, a partir de material del Devónico de Ohio. Al principio, aquel neurocráneo llegó a interpretarse de formas muy distintas, incluso como el cráneo de una raya.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. El holotipo, NMNH 1717, se conserva en el Museo Nacional de Historia Natural del Smithsonian, en Washington. En 1998, Michael E. Williams describió un nuevo ejemplar de *Tamiobatis vetustus* procedente del Cleveland Shale de Ohio, que añadió datos al género.

20. Causa de su desaparición. El género deja de aparecer en el registro hacia el Carbonífero temprano. Su mundo, el del Cleveland Shale, desapareció con los cambios ambientales del final del Devónico, incluida la crisis Hangenberg, que golpeó con fuerza a los peces de aquellos mares.

21. Debate científico abierto. Hay un problema serio: el tipo de neurocráneo «forma *Tamiobatis*» aparece en muchos ctenacantos distintos, y autores como Ginter y Maisey han señalado que no hay base morfológica clara para distinguir esos neurocráneos entre géneros. El estudio con tomografía computarizada del holotipo mostró además que algunos rasgos descritos durante décadas eran artefactos de la fosilización, simétricos y engañosos. La validez fina del género sigue en revisión.

22. Dato curioso. Este tiburón se conoce mejor por dentro de la cabeza que por fuera: su fama no viene de un esqueleto completo, sino de un neurocráneo que, más de un siglo después de su descripción, todavía revela secretos cuando se le pasa un escáner moderno.

TAPINOSTEUS

Tapinosteus heintzi



Ilustración: Tapinosteus en vida (reconstrucción).

1. Nombre y significado. *Tapinosteus* es un género de pez acorazado conocido por su especie *Tapinosteus heintzi*. El nombre alude a su escudo cefálico bajo y aplanado: la raíz griega de «tapino-» remite a lo bajo. En esta pasada no se pudo verificar con una fuente primaria el autor y el año exactos de la descripción, así que la ficha no los afirma y el dato queda declarado en la lista de revisión.

2. Clasificación. Es un placodermo del orden Arthrodira, dentro de los eubraquitorácidos. En los cladogramas modernos aparece entre los Aspinothoracidi, el grupo que reúne a parientes de *Dunkleosteus*, *Gorgonichthys* y *Titanichthys*.

3. Cuándo vivió. Vivió durante el Devónico, la gran era de los placodermos. La datación fina de sus niveles no se pudo confirmar en esta pasada con una fuente primaria, y esta ficha prefiere decirlo a inventar un piso concreto.

4. Dónde vivió. Es un artrodiro marino conocido por material craneal escaso. La localidad exacta de su material tipo queda pendiente de verificación contra la literatura clásica de placodermos (Denison, 1978), y se declara así en la lista de revisión.

5. Tamaño y peso. Lo que la ciencia aún no sabe con precisión. Sin ejemplares completos articulados publicados de forma accesible, no existe una longitud total fiable para el género, y esta ficha no ofrece ninguna cifra cerrada.

6. Anatomía. Como buen artrodiro, llevaba la cabeza y la parte delantera del tronco protegidas por un escudo de placas óseas gruesas, articulado con el tronco para poder levantar la cabeza al abrir la boca. Su rasgo definitorio es ese escudo cefálico bajo y deprimido que le da nombre. El resto del cuerpo, sin coraza, apenas se conoce.

7. Armas y defensas naturales. Su defensa era la coraza ósea de cabeza y tronco. Sus placas

bucales óseas, en lugar de dientes verdaderos, eran su herramienta para procesar alimento, como en el resto de los artrodiros.

8. Sentidos. Lo que la ciencia aún no sabe en detalle. Sus órbitas estaban en el escudo cefálico, como en otros artrodiros, pero no hay estudios sensoriales específicos del género.

9. Cómo se movía. Nadaba impulsándose con la cola, con la parte trasera del cuerpo libre de coraza. La forma aplanada de su cabeza sugiere un animal cómodo cerca del fondo, aunque esto es una interpretación de su forma, no un hecho observado.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Por su posición entre los artrodiros aspinotorácidos, parientes de depredadores como *Dunkleosteus*, lo más probable es que se alimentara de otros peces y de invertebrados marinos. No hay contenidos estomacales ni estudios biomecánicos específicos que lo confirmen.

11. Comportamiento. Lo que la ciencia aún no sabe. El registro del género es demasiado escaso para reconstruir su vida social o sus hábitos diarios.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe. No existe ninguna evidencia fósil sobre cómo se comunicaban sus individuos.

13. Reproducción y crías. Lo que la ciencia aún no sabe para este género. En algunos placodermos se ha documentado fecundación interna y crías vivas, pero atribuir eso a *Tapinosteus* sin fósiles propios sería inventar.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe. No hay series de crecimiento ni anillos de edad estudiados en sus placas.

15. Depredadores, rivales y presas. Nadaba en mares dominados por artrodiros mayores. Según su tamaño real —que no conocemos bien—, pudo ser a la vez depredador de peces pequeños y presa de los gigantes acorazados de su tiempo.

16. Adaptaciones. Su cabeza baja y aplanada es su rasgo más llamativo: en un fondo marino devónico, un perfil bajo y acorazado es una buena manera de acercarse a las presas y de presentar poca superficie vulnerable. Esta lectura funcional es una hipótesis razonable, no un dato cerrado.

17. Evolución y parientes vivos. Los placodermos desaparecieron por completo a finales del Devónico y no dejaron descendientes directos. *Tapinosteus* pertenece a la rama de artrodiros más derivados, el mismo vecindario evolutivo que produjo a los mayores depredadores acorazados del periodo.

18. Descubridor del primer fósil. La especie lleva el nombre *heintzi*, que honra al paleontólogo Anatol Heintz, especialista en peces fósiles. El autor y el año formales de la descripción del género no se pudieron verificar en esta pasada y quedan declarados como pendientes en la lista de revisión.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. Lo que la ciencia aún no sabe de forma verificable en esta pasada: el género es oscuro y su material no figura entre los fósiles expuestos más conocidos. Antes que señalar un museo sin comprobarlo, esta ficha deja el dato en la lista de revisión.

20. Causa de su desaparición. Como todos los placodermos, *Tapinosteus* dejó de existir a finales

del Devónico, cuando las crisis ambientales del Frasniense y del Fameniense desmantelaron los ecosistemas marinos en los que los artrodiros eran dominantes.

21. Debate científico abierto. Su posición exacta dentro de los Aspinothoracidi cambia según el análisis filogenético: aparece como un aspinotorácido temprano en los cladogramas derivados de Carr y colaboradores y de Zhu y colaboradores. Con tan poco material, cada nuevo estudio puede moverlo de sitio.

22. Dato curioso. Es uno de esos géneros que casi nadie conoce pero que aparece, discreto, en los árboles evolutivos junto a las superestrellas del Devónico: en los cladogramas, *Tapinosteus* figura justo antes de linajes como los de *Dunkleosteus* y *Titanichthys*.

TARSOPTERELLA

**Tarsopterella scotica* Størmer, 1951*

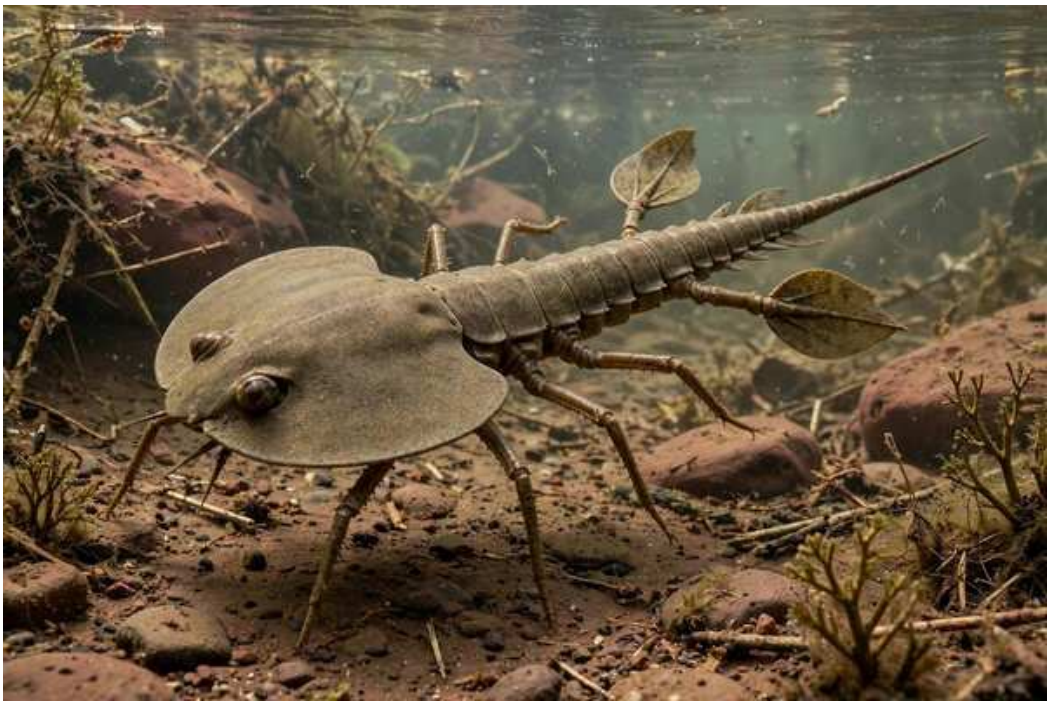


Ilustración: Tarsopterella en vida (reconstrucción).

1. Nombre y significado. *Tarsopterella scotica* es la especie tipo del género creado por Leif Størmer en 1951. El epíteto *scotica* significa «de Escocia», su tierra de origen. Antes había sido descrita como *Stylonurus scoticus* por Henry Woods Woodward, y el género *Tarsopterus* que se propuso para ella resultó estar ya ocupado por un anfibio, así que hubo que inventarle un nombre nuevo: *Tarsopterella*.

2. Clasificación. Es un artrópodo quelicerado del grupo extinto de los euriptéridos, los mal llamados «escorpiones marinos». Pertenece a los estilonurinos, y Kjellesvig-Waering lo refirió a la familia Dolichopteridae «con considerables recelos», una duda que la literatura nunca terminó de resolver.

3. Cuándo vivió. Vivió en el Devónico temprano, en tiempos gedinienses (hoy lochkovienses). Su material tipo procede del Grupo Arbuthnott, en la parte baja del Old Red Sandstone escocés. Este dato importa: en el Libro 4 de esta enciclopedia quedó declarado que *Tarsopterella* no es silúrico; su casa correcta es este Libro 5, el del Devónico.

4. Dónde vivió. Sus fósiles se hallaron en una cantera del Old Red Sandstone en Montroman Muir, probablemente la cantera de Balgavies, en Angus (Escocia). Aquel paisaje de areniscas rojas se depositó en ambientes de ríos y llanuras de inundación, con aguas dulces o salobres donde los euriptéridos campaban a sus anchas.

5. Tamaño y peso. La literatura lo describe como una forma grande y rara dentro de su fauna, y uno de sus sintipos era un individuo casi completo. No se localizó en esta pasada una medida cerrada y fiable publicada para la especie, así que la ficha no ofrece una cifra inventada: era grande para un euriptérido de su comunidad, y poco más se puede afirmar con honestidad.

6. Anatomía. Tenía el cuerpo dividido en un prosoma (la parte delantera, bajo un caparazón) y un abdomen segmentado terminado en un telson, la espina caudal típica de los euriptéridos. Su

material es valioso por una rareza: conserva información sobre la anatomía de su zona branquial, que C. D. Waterston redescribió en detalle al revisar los euriptéridos devónicos escoceses.

7. Armas y defensas naturales. A diferencia de los pterigótidos, no tenía grandes pinzas: los estilonurinos capturaban con apéndices más sencillos, provistos de espinas. Su telson caudal y su tamaño eran su mejor carta defensiva.

8. Sentidos. Llevaba ojos compuestos sobre el prosoma, como el resto de los euriptéridos. Lo que la ciencia aún no sabe es el detalle fino de su visión o de sus órganos sensoriales menores, que no se han conservado.

9. Cómo se movía. Se desplazaba por el fondo con sus patas caminadoras, dentro del agua: los euriptéridos de su grupo eran animales bentónicos que recorrían los fondos de ríos y lagos someros, y *Tarsopterella* encaja en ese modo de vida.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Lo más probable, por su anatomía y por lo que se sabe de los estilonurinos, es que fuera un depredador y oportunista de fondo que capturaba pequeños animales acuáticos con sus apéndices espinosos. No hay contenidos estomacales que lo demuestren directamente.

11. Comportamiento. Lo que la ciencia aún no sabe en detalle. Con solo un puñado de ejemplares, su vida social, sus migraciones o sus rutinas quedan fuera del alcance del registro fósil disponible.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe. Ningún fósil de euriptérido conserva evidencia directa de comunicación entre individuos.

13. Reproducción y crías. Lo que la ciencia aún no sabe para esta especie. En euriptéridos en general se conocen apéndices genitales diferenciados entre sexos en algunos géneros, pero no hay datos propios de *Tarsopterella*.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe. Los euriptéridos crecían por mudas sucesivas, pero no se ha reconstruido la serie de mudas de esta especie.

15. Depredadores, rivales y presas. En las aguas del Old Red Sandstone escocés convivía con otros euriptéridos como *Pterygotus*, *Erieopterus*, *Pagea* y *Stylonurus*, con peces acantodios como *Ischnacanthus* y *Mesacanthus*, con el tiburón primitivo *Climatius* y con el osteostracio *Cephalaspis*. En esa comunidad, un euriptérido grande era a la vez cazador de animales pequeños y competidor de los demás depredadores.

16. Adaptaciones. Su anatomía branquial, conservada de forma excepcional, muestra cómo respiraba un animal que vivía entre el agua y los fondos fangosos de los ríos devónicos. Esa zona ventilada bajo el cuerpo es la clave de la vida anfibia de muchos euriptéridos, aunque *Tarsopterella* se representa en esta ficha dentro del agua, su medio principal.

17. Evolución y parientes vivos. Los euriptéridos son parientes lejanos de los escorpiones y de los cangrejos herradura actuales. El grupo completo desapareció a finales del Pérmico, pero *Tarsopterella* representa su esplendor devónico en las aguas continentales de Escocia.

18. Descubridor del primer fósil. Sus dos sintipos fueron encontrados en 1863 por James Powrie, coleccionista escocés, y descritos por Woodward en 1865 y 1872 como *Stylonurus*

scoticus. Clarke y Ruedemann propusieron el subgénero *Tarsopterus* en 1912, y Størmer creó el nombre definitivo, *Tarsopterella*, en 1951.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. El lectotipo, un individuo casi completo, es el ejemplar RSM 1891.92.103 del antiguo Royal Scottish Museum, hoy en las colecciones de National Museums Scotland, en Edimburgo. El otro sintipo, un caparazón dorsal, se repartió entre esa misma colección y el Museo Británico de Historia Natural, hoy Museo de Historia Natural de Londres.

20. Causa de su desaparición. Su registro es tan escaso que ni siquiera se puede fechar su final con precisión: solo se le conoce del Devónico temprano de Escocia. Desapareció del registro cuando cambiaron los ambientes fluviales del Old Red Sandstone que lo albergaban.

21. Debate científico abierto. Su clasificación familiar nació con dudas y sigue con ellas: la asignación a Dolichopteridae se hizo «con considerables recelos» y las relaciones de los estilonurinos devónicos siguen reordenándose en los análisis modernos. También su edad ha generado confusión histórica: es devónico, no silúrico, y así consta en la revisión de esta enciclopedia.

22. Dato curioso. *Tarsopterella* existe por un problema de nombres: su primer nombre de género ya lo tenía un anfibio, así que Størmer tuvo que bautizarlo de nuevo en 1951. Y su fósil más completo lleva más de 160 años viajando entre museos escoceses y londinenses, en piezas separadas del mismo animal.

THAMNOPORA

**Thamnopora madreporacea* Steininger, 1831*



Ilustración: Thamnopora en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL



Foto real del fósil: Chris Woodrich, CC BY-SA 4.0.

1. Nombre y significado. *Thamnopora* fue creado por Steininger en 1831, con *Thamnopora madreporacea* como especie tipo. El nombre combina la idea de arbusto (*thamnos*, en griego) con la de poro: una mata ramificada llena de aberturas, que es exactamente el aspecto de sus colonias.

2. Clasificación. Es un coral tabulado, de la familia Favositidae y la subfamilia Pachyporinae. Los tabulados fueron uno de los grandes grupos de corales del Paleozoico, constructores de arrecifes durante cientos de millones de años.

3. Cuándo vivió. El género tiene un rango amplio, con registros silúricos y una abundancia extraordinaria en el Devónico, cuando fue uno de los corales más extendidos y comunes del planeta. Siguió existiendo después, cada vez más escaso.

4. Dónde vivió. Era prácticamente cosmopolita en los mares someros y cálidos del Devónico: se conoce de Europa (con clásicos como la región de la Eifel, en Alemania), Norteamérica, Australia, Nueva Zelanda y Japón, entre muchas otras regiones.

5. Tamaño y peso. Forma colonias ramificadas como pequeños arbustos de piedra. Las ramas de muchas especies miden entre 5 y 7 mm de diámetro, aunque las hay mucho mayores: las de *Thamnopora major* alcanzan de 25 a 35 mm. Cada coralito individual, la casa de un pólipo, mide en torno a 0,5–2,5 mm según la especie. El peso de una colonia completa no se puede dar: depende de un tamaño que variaba mucho.

6. Anatomía. Su esqueleto, el corallum, es una mata de ramas cilíndricas. Por dentro, los coralitos son poligonales, parten del eje de la rama y se curvan hacia fuera hasta abrirse perpendiculares a la superficie, un detalle típico del género. Las paredes entre coralitos son finas en el interior y se engrosan hacia fuera formando una zona periférica reforzada; tienen poros murales grandes que comunican unos pólipos con otros, placas horizontales (tábulas) y espinas septales por lo general muy reducidas.

7. Armas y defensas naturales. Cada pólipo vivía protegido dentro de su coralito de carbonato. Como cnidario, lo razonable es que sus tentáculos tuvieran células urticantes como los corales y anémonas actuales, aunque eso es una inferencia del grupo y no algo conservado en sus fósiles.

8. Sentidos. Una colonia de *Thamnopora* no tenía ojos ni sistema nervioso central: cada pólipo respondía a su entorno inmediato con la sensibilidad propia de los cnidarios. Más allá de eso, lo que la ciencia aún no sabe es el detalle de cómo percibía su mundo.

9. Cómo se movía. No se movía: era un animal sésil, fijo al fondo marino toda su vida adulta. Lo único que «viajaba» eran sus larvas, antes de fijarse y fundar una colonia nueva.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Cada pólipo capturaba con sus tentáculos las partículas y el pequeño plancton que traían las corrientes, y la colonia entera se beneficiaba gracias a los poros que comunicaban los coralitos vecinos. Si además albergaba algas simbiontes como muchos corales actuales es algo que se debate para los tabulados y no está demostrado en este género.

11. Comportamiento. La colonia crecía ramificándose sin parar, añadiendo coralitos por aumento lateral. En el arrecife devónico de Reefton (Nueva Zelanda) se le interpretó como un habitante del arrecife más que como un constructor principal: vivía entre las grandes estructuras que levantaban otros organismos, y sus restos aparecen a menudo como fragmentos desgajados y mezclados con el sedimento.

12. Comunicación. Sus pólipos no estaban aislados: los grandes poros murales entre coralitos permitían el paso de tejidos y nutrientes, de modo que la colonia funcionaba como un solo organismo conectado. Esa es su forma de «comunicación» documentada por la anatomía.

13. Reproducción y crías. Crecía sobre todo por gemación: nuevos coralitos nacían lateralmente de los ya existentes, y así la mata se expandía. La reproducción por larvas nadadoras se infiere de los corales en general; no se han observado larvas fósiles de este género.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe en cifras. Una colonia podía seguir

creciendo mientras el arrecife le diera espacio y luz, pero no hay estudios de edad para *Thamnopora*.

15. Depredadores, rivales y presas. Su lucha diaria era por el espacio y la luz en un arrecife abarrotado, compitiendo con estromatopóridos, otros corales tabulados y rugosos, y algas calcáreas. Sus presas eran el plancton microscópico de las corrientes que bañaban el arrecife.

16. Adaptaciones. Sus paredes se engrosaban hacia la periferia de cada rama, reforzando la colonia justo donde más lo necesitaba. La forma de mata ramificada multiplicaba la superficie de pólipos expuestos a las corrientes con comida, y sus fragmentos desgajados podían dispersar el género por el arrecife, aunque también hacían sus restos difíciles de identificar.

17. Evolución y parientes vivos. Los corales tabulados desaparecieron por completo a finales del Pérmico. Los corales duros actuales, los escleractinios, no descienden de ellos: son un experimento posterior e independiente de la evolución. *Thamnopora* es, aun así, uno de los géneros de coral más exitosos del Devónico.

18. Descubridor del primer fósil. El género fue establecido por Johann Steininger en 1831, a partir de material del Devónico medio de la Eifel (Alemania), la misma región sobre la que Steininger escribió su descripción geológica clásica.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. Es un fósil común en colecciones de todo el mundo. El ejemplar de la foto de esta ficha, *Thamnopora* sp. (TMP 1994.01.0010), se expone en el Royal Tyrrell Museum de Drumheller (Alberta, Canadá). Cientos de especies han sido descritas bajo este género en yacimientos de todos los continentes.

20. Causa de su desaparición. Los tabulados sufrieron duramente la crisis del límite Frasniense–Fameniense: en secuencias como las de Polonia se documenta su escasez justo después de la crisis y una recuperación posterior. El grupo entero, con *Thamnopora*, dejó de existir en la gran crisis de finales del Pérmico.

21. Debate científico abierto. El número real de especies es un problema abierto: se han definido varios cientos, pero muchos especialistas sospechan que una parte importante son sinónimos de otras, así que la diversidad verdadera sería menor. También se discute si géneros afines como *Celechopora* deben mantenerse separados o hundirse dentro de *Thamnopora*.

22. Dato curioso. Visto de cerca, un fósil de *Thamnopora* parece una esponja: sus coralitos son tan grandes para un tabulado y se abren tan perpendiculares, con paredes tan finas, que la rama entera tiene un aspecto poroso y esponjoso inconfundible.

THELODUS

**Thelodus parvidens* Agassiz, 1839*

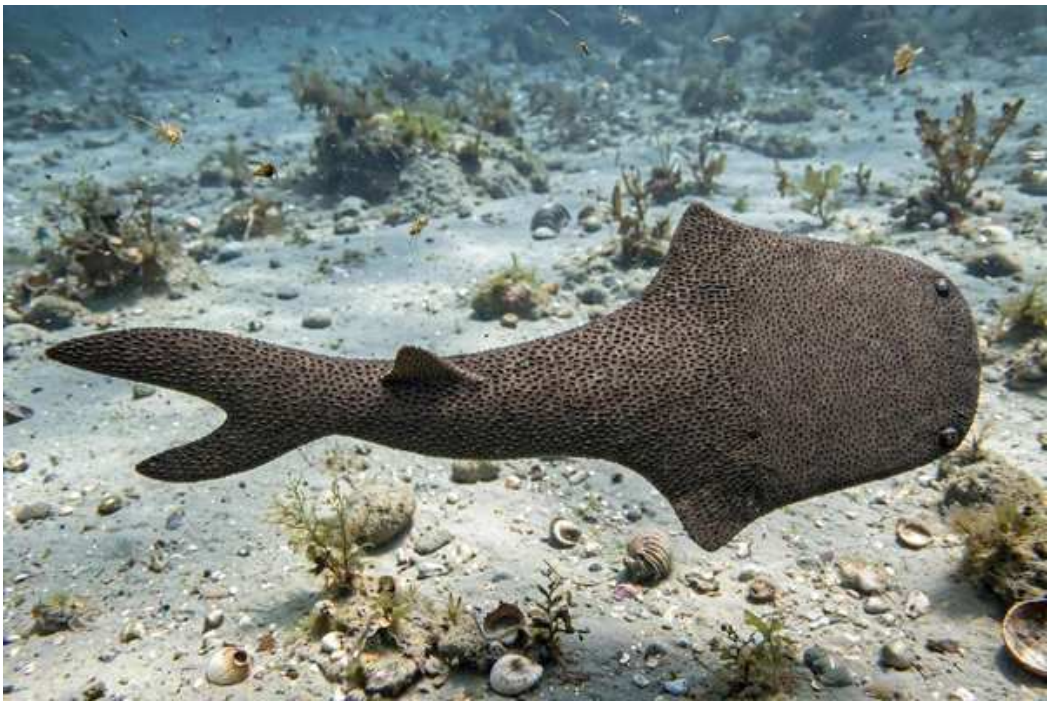


Ilustración: Thelodus en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL



Foto real del fósil: Bloopityboop, CC BY-SA 4.0.

1. Nombre y significado. *Thelodus* viene del griego *thēlē*, «pezón», y *odoús*, «diente»: el «diente-pezón», por la forma de sus diminutas escamas dentadas. El género fue creado por Louis Agassiz en 1839 y su especie tipo es *Thelodus parvidens*. Es, además, el género que da nombre a todo el grupo de los telodontos.

2. Clasificación. Es un vertebrado sin mandíbulas (agnato) de la clase Thelodonti, orden Thelodontiformes y familia Coelolepidae. Los telodontos fueron peces cubiertos de escamas diminutas, sin la coraza ósea masiva de otros peces sin mandíbulas de su época.

3. Cuándo vivió. Su registro principal es silúrico, y por eso el género ya tiene ficha en el Libro 4 de esta enciclopedia para su tramo silúrico. Pero su historia no termina ahí: hay especies y material del grupo en el Devónico temprano, incluido el Ártico canadiense, así que esta ficha cubre el género completo con énfasis en su tramo devónico.

4. Dónde vivió. Sus fósiles se han encontrado en Europa, Asia y Norteamérica: Gran Bretaña, la isla de Oesel (Saaremaa, Estonia) y el archipiélago ártico canadiense figuran entre sus localidades clásicas. Vivía en mares someros, y algunas especies frecuentaban ambientes cercanos a la costa.

5. Tamaño y peso. La mayoría de las especies comparables medían entre 5 y 15 cm, como la canadiense *T. inauditus*. Pero hay un dato que obliga a la cautela: las escamas de la especie tipo, *T. parvidens*, llegan al tamaño de monedas, y si el animal guardaba las proporciones de parientes como *Loganellia*, podría haber rondado el metro de longitud. Sería, de confirmarse, uno de los telodontos más grandes conocidos.

6. Anatomía. A diferencia de muchos telodontos, conocidos solo por escamas sueltas, las especies de *Thelodus* se conocen también por impresiones del cuerpo en la roca. Su cuerpo estaba cubierto por miles de escamas diminutas con corona de dentina, cada una como un diente en miniatura, sobre un cuerpo sin coraza ósea.

7. Armas y defensas naturales. Su defensa era su propia piel de escamas: en especies como *T. parvidens*, *T. sculptilis* o *T. traquairi* las escamas son robustas y resistentes a la abrasión, parecidas a las de los tiburones actuales que viven entre rocas y arrecifes. Esa armadura ligera protegía sin quitarle movilidad.

8. Sentidos. Lo que la ciencia aún no sabe en detalle. Sus impresiones corporales muestran la silueta, pero los órganos sensoriales finos de la cabeza no se han conservado lo bastante bien para describirlos.

9. Cómo se movía. Dependía de la especie, y se puede leer en sus escamas: las especies de escamas robustas vivían entre sustratos ásperos, mientras que *T. visvaldi* tenía escamas hidrodinámicas, hechas para reducir la resistencia al agua, como las de los tiburones actuales capaces de nadar con fuerza en aguas abiertas.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Los telodontos se consideraron durante mucho tiempo comedores de depósitos del fondo. Estudios recientes muestran un panorama más variado, con especies nadadoras activas y muchas asociadas a ambientes de arrecife. Para *Thelodus* en concreto, la dieta exacta sigue sin estar demostrada.

11. Comportamiento. La variedad de escamas entre especies sugiere que cada una ocupaba su propio nicho: unas pegadas al fondo entre rocas, otras nadando en la columna de agua. Es una reconstrucción ecológica a partir de la forma de las escamas, una herramienta sorprendentemente informativa en este grupo.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe. No hay evidencia fósil de cómo se relacionaban entre sí los individuos de *Thelodus*.

13. Reproducción y crías. Lo que la ciencia aún no sabe. Se ha sugerido que algunos telodontos podían entrar en agua dulce, quizá para reproducirse, pero esa idea no ha podido confirmarse: el cambio de composición que deberían mostrar las escamas al pasar de agua salada a dulce nunca se ha encontrado.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe. Sin series de crecimiento conocidas, no se puede estimar la longevidad de ninguna de sus especies.

15. Depredadores, rivales y presas. Nadaba en mares donde ya aparecían los primeros vertebrados con mandíbulas y donde los euriptéridos seguían siendo depredadores temibles. Un pez sin mandíbulas de pocos centímetros era presa fácil para muchos; a cambio, su mundo de partículas y pequeños organismos del fondo apenas tenía competencia.

16. Adaptaciones. Su gran invento fue la escama especializada: cada especie ajustó la forma de sus escamas a su modo de vida, protección contra la abrasión en unas, hidrodinámica en otras. Esa misma especialización hace que hoy sus escamas sirvan para fechar rocas con una precisión que rivaliza con la de los conodontos.

17. Evolución y parientes vivos. Los telodontos alcanzaron su máxima diversidad en el Devónico temprano y declinaron después; el grupo se extinguió en el Devónico tardío, durante el Frasniense. Son piezas clave para entender el origen de los vertebrados con mandíbulas, aunque no tienen descendientes vivos directos.

18. Descubridor del primer fósil. El género fue establecido por Louis Agassiz en 1839, en los años fundacionales de la paleontología de peces, a partir de escamas del Silúrico de Gran Bretaña.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. Sus impresiones corporales y sus escamas se conservan en museos europeos y norteamericanos; el material de Oesel (Estonia) y el del Ártico canadiense descrito por Märss, Wilson y Thorsteinsson en 2002 son referencias obligadas. La foto de esta ficha muestra impresiones de *Thelodus* expuestas bajo lupa en un museo: así de pequeñas son las huellas que deja este pez.

20. Causa de su desaparición. El género fue perdiendo presencia tras su esplendor silúrico y devónico temprano, en paralelo al declive general de los telodontos, que no sobrevivieron al Devónico tardío. Las causas finas de ese declive —competencia con los nuevos peces con mandíbulas, cambios ambientales— siguen discutiéndose.

21. Debate científico abierto. Hay muchas especies nombradas de *Thelodus*, en buena parte solo por sus escamas, y no está claro cuántas son válidas: nombres como *Coelolepis*, *Thelolepis* o *Pachylepis* figuran como posibles sinónimos. También se debate si el gigante estimado para *T. parvidens* —ese posible metro de longitud— es real o una extrapolación demasiado optimista desde unas escamas grandes.

22. Dato curioso. *Thelodus* le da nombre a todo un mundo: el orden de los telodontos se llama así por él y por sus escamas con forma de diente diminuto. Y esas escamas, de apenas milímetros, resultaron tan cambiantes y tan extendidas que hoy sirven para correlacionar rocas de continentes distintos como si fueran relojes geológicos.

THYSANOPELTIS

**Thysanopeltis* Hawle & Corda, 1847*



Ilustración: Thysanopeltis en vida (reconstrucción).

1. Nombre y significado. *Thysanopeltis* fue establecido por Ignaz Hawle y August Corda en 1847, en su gran obra sobre los trilobites de Bohemia. El nombre remite al fleco que bordea su gran escudo trasero: en griego, *thysanos* sugiere franja o fleco y *peltis* es un escudo ligero. Es una lectura razonable del nombre a la luz de su anatomía más llamativa.

2. Clasificación. Es un trilobite del orden Corynexochida. Wikipedia lo sitúa en la familia Styginidae, mientras que la literatura de trilobites marroquíes lo ha tratado dentro de Thysanopeltidae: esa discrepancia entre fuentes queda declarada tal cual en esta ficha y en la lista de revisión. Pertenece al grupo de los escutélidos, los trilobites de gran escudo caudal liso.

3. Cuándo vivió. Vivió del Devónico temprano al Devónico medio, en plena edad de oro final de los grandes trilobites.

4. Dónde vivió. Sus restos se han encontrado en África y Europa. Sus yacimientos más famosos hoy son los devónicos de Marruecos: la Formación Hamar Laghdad, en el monte Issoumour junto a Alnif, y la zona de Jorf, de donde salen ejemplares espectaculares.

5. Tamaño y peso. Los ejemplares marroquíes de *Thysanopeltis speciosa* que se conocen miden en torno a 47–73 mm de longitud: un trilobite mediano, de unos pocos centímetros. El peso en vida no se ha estimado en la literatura localizada.

6. Anatomía. Tenía el plan clásico de trilobite en tres partes: un cefalón (escudo de la cabeza) ancho y relativamente liso, un tórax segmentado y articulado, y un pigidio (escudo trasero) enorme y en abanico. Ese pigidio es su firma: presenta un campo de costillas bien marcado y un fleco de espinas en el borde, rasgos que lo distinguen de *Scabriscutellum* y de *Scutellum*.

7. Armas y defensas naturales. Su exoesqueleto calcificado era su armadura principal, y el fleco de espinas del pigidio añadía un borde difícil de tragar para cualquier depredador que intentara

engullirlo por detrás. Es una lectura funcional de su forma; su conducta defensiva exacta no se ha observado en fósiles.

8. Sentidos. Sus ojos compuestos eran holocroales, con multitud de facetas diminutas, y en los ejemplares marroquíes bien conservados esas facetas se distinguen incluso en fotografías de cerca. Era, como la mayoría de los trilobites, un animal que se guiaba mucho por la vista.

9. Cómo se movía. Caminaba por el fondo marino con sus numerosas patas, bajo el tórax articulado. Los escutélidos eran animales bentónicos, de vida pegada al sustrato de los mares someros.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Lo que se sabe es por el plan general de los trilobites bentónicos: se alimentaba en el fondo, aprovechando restos orgánicos y pequeños organismos del sedimento. No se conocen contenidos intestinales de este género que permitan afinar más.

11. Comportamiento. Lo que la ciencia aún no sabe en detalle. Aparece en yacimientos ricos junto a muchos otros trilobites, lo que sugiere que formaba parte de comunidades de fondo muy concurridas, pero su conducta social es desconocida.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe. Ningún trilobite ha dejado evidencia directa de comunicación entre individuos.

13. Reproducción y crías. Como todos los trilobites, crecía por mudas sucesivas del exoesqueleto, pero la serie completa de crecimiento de *Thysanopeltis* no está reconstruida. Su reproducción exacta es desconocida.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe. Sin conteos de mudas fiables, no se puede dar una cifra de años para este género.

15. Depredadores, rivales y presas. Compartía los fondos de Marruecos con una de las faunas de trilobites más ricas del Devónico —facópidos, odontopleúridos espinosos y muchos otros— y con depredadores mayores como cefalópodos y peces primitivos, ante los que su coraza y su fleco de espinas eran su seguro de vida.

16. Adaptaciones. Su gran pigidio en abanico, tan ancho como el cefalón, le daba una silueta equilibrada y una amplia superficie de apoyo sobre el fondo. En los yacimientos de Hamar Laghdad, sus exoesqueletos se conservaron a veces silicificados y teñidos de rojo por el hierro, lo que hoy permite prepararlos con un detalle asombroso.

17. Evolución y parientes vivos. Los trilobites no tienen descendientes vivos: el grupo entero desapareció a finales del Pérmico. Su orden, Corynexochida, no llegó tan lejos y se desvaneció en el Devónico. Sus parientes vivos más cercanos, en sentido amplio, son los demás artrópodos actuales.

18. Descubridor del primer fósil. El género nació en Bohemia: Hawle y Corda lo publicaron en 1847 en su monografía sobre los trilobites bohemios, una de las obras fundacionales del estudio de estos animales.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. Los ejemplares marroquíes de *Thysanopeltis speciosa* de Alnif y Jorf circulan por museos y colecciones de todo el mundo y son piezas codiciadas por su preparación delicada. En esta pasada no se localizó una foto libre utilizable del género en Wikimedia Commons, y así queda declarado.

20. Causa de su desaparición. Dejó de existir dentro del declive general de los trilobites durante el Devónico, cuando las crisis del final del periodo redujeron drásticamente la diversidad del grupo. No se conoce una causa específica para este género.

21. Debate científico abierto. Su familia está en disputa entre fuentes: Styginidae en unas, Thysanopeltidae en otras. Además, el material de Jorf se ha tratado como *Thysanopeltella*, a veces como género propio y a veces como subgénero de *Thysanopeltis*, y la frontera entre *Thysanopeltis*, *Scutellum* y *Scabriscutellum* se sigue afinando especie a especie.

22. Dato curioso. Algunos ejemplares de Hamar Laghdad son de un rojo vino intenso, con los ojos verdes: el color viene del hierro acumulado en su exoesqueleto silicificado. El nombre del lugar lo dice todo a su manera: Hamar Laghdad significa «mejillas rojas» en árabe.

TIKTAALIK

**Tiktaalik roseae* Daeschler, Shubin & Jenkins, 2006 — el pez con muñecas*



Ilustración: Tiktaalik en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL



Foto real del fósil: [photographed by Richard G. Clegg, tweaked by dave souza, CC BY-SA 3.0, vía Wikimedia Commons].

1. Nombre y significado. *Tiktaalik* es una palabra inuktitut que designa a la lota, un pez grande de agua dulce del Ártico: el nombre fue sugerido por los ancianos inuit de Nunavut, la tierra donde apareció el fósil. La especie, *Tiktaalik roseae*, fue descrita en 2006 por Edward B. Daeschler, Neil H. Shubin y Farish A. Jenkins Jr.; el epíteto *roseae* honra a una benefactora del proyecto, según publicaron sus descubridores.

2. Clasificación. Es un pez de aletas lobuladas (sarcopterigio) del grupo Elpistostegalia, dentro de los tetrapodomorfos. No es un tetrápodo: es un pez completo, con escamas y branquias, que está

evolutivamente a un paso de los primeros animales de cuatro extremidades.

3. Cuándo vivió. Vivió en el Devónico tardío, en el piso Frasniense, hace unos 375 millones de años. Es justo el momento en que los vertebrados estaban ensayando la salida del agua.

4. Dónde vivió. Sus fósiles proceden de la isla de Ellesmere, en Nunavut (Canadá ártico), de la Formación Fram. En el Devónico aquello no era un desierto de hielo: era una llanura fluvial templada, con ríos serpenteantes y aguas someras, situada mucho más al sur que hoy.

5. Tamaño y peso. Con cautela declarada: los ejemplares conocidos permiten estimar una longitud total de entre 1,25 y 2,75 metros. Cualquier cifra mayor que circule por ahí es una estimación sin un ejemplar completo que la respalde, y esta ficha la trata como tal. El peso en vida no se conoce de forma fiable.

6. Anatomía. Era un mosaico viviente. De pez: escamas, branquias y aletas con radios. De tetrápodo: una cabeza plana y triangular, como la de un cocodrilo, con los ojos encima; un cuello móvil, porque su cintura escapular ya no estaba soldada al cráneo como en los peces; costillas robustas capaces de ayudar a sostener el cuerpo; y unas aletas delanteras con huesos internos equivalentes a un brazo —un húmero, un cúbito y un radio— terminados en una articulación parecida a una muñeca y en elementos como dedos sin llegar a serlo.

7. Armas y defensas naturales. Su boca estaba armada con dientes afilados de depredador. Su defensa más probable era su tamaño, su camuflaje en aguas turbias y someras y la rapidez de un zarpazo de emboscada; no tenía coraza ni espinas especiales.

8. Sentidos. Sus ojos, situados en lo alto de la cabeza plana, le permitían vigilar la superficie y el entorno desde el agua somera, como hacen hoy los cocodrilos. Es razonable que conservara también la línea lateral de los peces para percibir vibraciones en el agua, aunque el detalle fino de sus sentidos no se ha conservado.

9. Cómo se movía. Nadaba con sus aletas y su cola de pez, pero podía hacer algo que ningún pez ordinario hace: apoyarse en el fondo con las aletas delanteras y empujar el pecho hacia arriba, como quien hace una flexión. Esas aletas-mano le servían para moverse por aguas tan someras que apenas lo cubrían. No caminaba por tierra firme como un tetrápodo.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Era un depredador de emboscada de aguas someras: cabeza plana, ojos arriba y dientes afilados dibujan a un cazador que espera quieto y ataca de repente a peces y otros animales acuáticos que pasan cerca, al estilo de un lucio o un cocodrilo pequeño.

11. Comportamiento. Lo que se puede inferir de su anatomía es una vida entre el río y su orilla fangosa, repartida entre nadar y apoyarse en los fondos someros. Su vida social, sus rutinas diarias y cualquier cuidado de las crías son, por ahora, lo que la ciencia aún no sabe.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe. No existe ninguna evidencia fósil sobre cómo se comunicaban los individuos de *Tiktaalik* entre sí.

13. Reproducción y crías. Lo que la ciencia aún no sabe de forma directa. No se conocen huevos ni juveniles atribuidos con seguridad al género; por parentesco, su reproducción sería la de un pez, pero afirmarlo sería extrapolar.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe. No hay estudios de crecimiento que

permitan ponerle años a su vida.

15. Depredadores, rivales y presas. En los ríos de Ellesmere era probablemente un depredador alto de su comunidad: sus presas serían peces menores y otros animales de las aguas someras. Competía en un mundo donde otros sarcopterigios de gran tamaño ocupaban nichos parecidos, y donde en tierra firme aún no existían depredadores vertebrados que pudieran amenazarlo en la orilla.

16. Adaptaciones. Su combinación única —cuello, costillas fuertes y aletas con muñeca— le abría un territorio nuevo: las aguas demasiado someras para los depredadores de mayor tamaño y los bordes de los ríos, ricos en presas y pobres en competencia. No era un animal «a medio hacer»: era un especialista completo de ese borde entre el agua y la tierra.

17. Evolución y parientes vivos. Es el fósil de transición más famoso entre los peces y los tetrápodos. Sus descubridores insisten en la precisión: *Tiktaalik* no es el ancestro directo de los animales terrestres, sino un primo muy cercano de ese ancestro. Después de él aparecen formas como *Elpistostege* y, ya con extremidades y dígitos, *Acanthostega* e *Ichthyostega*. Todo vertebrado terrestre vivo —anfibios, reptiles, aves y mamíferos, incluidos nosotros— pertenece al mundo que este linaje abrió.

18. Descubridor del primer fósil. Los primeros fósiles se encontraron en 2004 en la isla de Ellesmere, en una expedición del equipo de Daeschler (Academia de Ciencias Naturales de Filadelfia), Shubin (Universidad de Chicago) y Jenkins (Universidad de Harvard). La descripción se publicó en la revista *Nature* el 6 de abril de 2006 y fue noticia mundial. El hallazgo tuvo algo de profecía: el equipo había elegido aquellas rocas fluviales de unos 375 millones de años precisamente porque era donde un animal así debía aparecer.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. Se conocen varios ejemplares articulados, incluido el holotipo con su célebre aleta delantera completa. El material original se reparte entre las colecciones canadienses y la Academia de Ciencias Naturales de Filadelfia; moldes del holotipo se exponen en museos como el Field Museum de Chicago. En esta pasada solo se localizaron fotos libres de moldes y reconstrucciones, no del fósil original, y así queda declarado.

20. Causa de su desaparición. El género solo se conoce de aquel rincón del Frasniense canadiense y desaparece del registro con los cambios ambientales del Devónico tardío. Su linaje, en cambio, no se apagó: la estirpe de los tetrapodomorfos siguió adelante y poco después produjo a los primeros tetrápodos verdaderos.

21. Debate científico abierto. Hay varios frentes vivos: el tamaño máximo real (los ejemplares apoyan 1,25–2,75 m; las cifras mayores son estimaciones); si llegó a asomarse fuera del agua o vivió siempre apoyado en fondos someros; y su posición exacta en el árbol tras la descripción de parientes como *Qikiqtania*, también de Ellesmere, que algunos análisis sitúan más cerca de los tetrápodos. La etiqueta popular de «eslabón perdido» también se discute: sus propios descubridores prefieren hablar de un eslabón encontrado, no perdido.

22. Dato curioso. Es quizá el fósil más «predicho» de la historia: los científicos dijeron qué edad debían tener las rocas, de qué ambiente debían ser y en qué parte del mundo buscarlas, viajaron al Ártico canadiense… y allí estaba, con sus muñecas de pez esperando desde hacía 375 millones de años.

TIMANITES

Timanites keyserlingi



Ilustración: Timanites en vida (reconstrucción).

1. Nombre y significado. *Timanites* toma su nombre de Timán, la región del noreste de la plataforma rusa donde apareció su material clásico. Su especie más conocida es *Timanites keyserlingi*, citada en la literatura con el autor Miller. En esta pasada no se pudo verificar contra una fuente primaria quién erigió formalmente el género ni en qué año, así que la ficha no lo afirma y el dato queda en la lista de revisión.

2. Clasificación. Es un molusco cefalópodo ammonoideo, uno de los goniatitas del Frasniense. Pertenece a los grupos de goniatitas de vida corta que florecieron en ese piso, emparentados con los conjuntos de Gephuroceratacea y Pharciceratáceae, junto a géneros como *Manticoceras*, *Pharciceras* y *Ponticeras*.

3. Cuándo vivió. Vivió en el Frasniense temprano, el primer piso del Devónico tardío. Su nombre define una zona bioestratigráfica: la Zona *Timanites keyserlingi* del Timán meridional se correlaciona con las divisiones internacionales UD I-B/C del Frasniense.

4. Dónde vivió. Su región clásica es el Timán meridional, en la zona de Ukhta (Rusia), en las formaciones Ust'yarega y Domanik. El género también se ha citado en Australia Occidental, donde existe incluso una localidad llamada Timanites Hill, y en las secuencias frasnienses de Europa y el norte de África estudiadas por los especialistas en amonoideos.

5. Tamaño y peso. No se localizó una medida cerrada y verificada para el género. Como referencia honesta de su grupo: las conchas de los goniatitas son pequeñas o medianas, casi siempre de menos de 15 cm de diámetro y a menudo de menos de 5 cm. El peso en vida de *Timanites* no se ha estimado.

6. Anatomía. Como todo ammonoideo, vivía en la última cámara de una concha enrollada en espiral plana y dividida por dentro en cámaras separadas por tabiques (septos). Las cámaras vacías, conectadas por el sifúnculo, se llenaban de gas para regular la flotación. Las líneas donde

los septos tocan la pared —las suturas— son en los goniatitas relativamente sencillas, en zigzag suave, y son la huella que usan los especialistas para clasificarlos.

7. Armas y defensas naturales. Su concha era a la vez casa, flotador y escudo. Ante un peligro, el animal podía recogerse dentro de la cámara de habitación, como hace hoy el nautilo, su pariente vivo con concha externa.

8. Sentidos. Por comparación con los cefalópodos actuales y con el nautilo, tendría dos ojos bien desarrollados y un buen sentido químico del agua. Es una inferencia del grupo: las partes blandas de *Timanites* no se han conservado.

9. Cómo se movía. Nadaba por propulsión a chorro, expulsando agua por un embudo (el hipónomo), y ajustaba su posición en la columna de agua vaciando o llenando las cámaras de la concha. Las secuencias donde aparece son pelágicas: era un nadador de mar abierto, no un animal de fondo.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Todos los cefalópodos vivos son depredadores, y lo razonable es que *Timanites* capturara con sus tentáculos pequeños animales de la columna de agua. Es una inferencia sólida del grupo, no una observación de este género.

11. Comportamiento. Lo que la ciencia aún no sabe en detalle. Su valor práctico para los geólogos es enorme —sus conchas sirven para fechar y correlacionar rocas entre Rusia, Europa y Australia—, pero su vida diaria no dejó rastro interpretable.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe. Los cefalópodos actuales se comunican mucho por cambios de color, pero no hay ninguna evidencia de que un ammonoideo pudiera hacerlo.

13. Reproducción y crías. Lo que la ciencia aún no sabe para este género. En los amonoideos en general se supone una puesta de huevos con crías diminutas y planctónicas, por comparación con otros cefalópodos, pero no hay datos propios de *Timanites*.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe. Contar cámaras da pistas en otros amonoideos, pero nadie ha publicado una estimación de vida para este género.

15. Depredadores, rivales y presas. Nadaba en los mares frasnienses junto a *Manticoceras* y *Tornoceras*, en aguas dominadas por peces acorazados y tiburones primitivos, depredadores sobrados para un cefalópodo de pocos centímetros. Sus presas serían el pequeño zooplancton y los animales menudos de la columna de agua.

16. Adaptaciones. Su concha camerada era una máquina de flotar: le permitía vivir en la columna de agua pelágica, lejos del fondo saturado de competencia del Devónico. Esa vida pelágica explica su amplia distribución geográfica.

17. Evolución y parientes vivos. Los goniatitas en conjunto sobrevivieron a la crisis del Devónico tardío y florecieron en el Carbonífero y el Pérmico, pero los grupos frasnienses como el de *Timanites* fueron de vida corta. Su pariente vivo más cercano con concha externa es el nautilo; los demás cefalópodos actuales —pulpos, calamares, sepias— son primos que perdieron la concha por el camino.

18. Descubridor del primer fósil. El material clásico procede de las colecciones históricas del Timán, trabajadas por generaciones de geólogos rusos. La zonación moderna con su nombre fue establecida por Yatskov y Kuzmin en 1992 y revisada a fondo por Becker, House, Menner y

Ovnatanova en el año 2000, con trabajo de campo nuevo en la región de Ukhta. El descriptor original del género queda pendiente de verificación, y así se declara.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. No tiene un ejemplar «famoso» de museo al estilo de otros géneros: su fama es científica, como fósil guía. Sus colecciones de referencia están en instituciones geológicas rusas, y su nombre sobrevive pegado a una zona bioestratigráfica internacional y a una colina australiana, Timanites Hill.

20. Causa de su desaparición. Pertenece a los grupos de goniatitas frasnienses que la literatura describe como distintivos y de vida corta: desapareció del registro a lo largo del Frasniense, en el contexto de los cambios oceánicos que culminaron en la crisis Kellwasser del final de ese piso. La fecha exacta de su última aparición depende de la región.

21. Debate científico abierto. Los límites del género han sido movedizos: en la literatura, parte del material atribuido a «*Timanites*» —el grupo de *meridionalis*, citado con el nombre entre comillas— terminó reasignado a géneros nuevos como *Darkaoceras* en 2009. Qué especies son *Timanites* de verdad y cuáles no sigue afinándose.

22. Dato curioso. Pocos animales tan pequeños dan nombre a tantas cosas: una zona oficial del tiempo geológico usada en tres continentes y una colina en Australia Occidental llevan el nombre de este goniatita de pocos centímetros.

TITANICHTHYS

**Titanichthys agassizi* Newberry, 1885*



Ilustración: Titanichthys en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL



Foto real del fósil: Skye McDavid, CC BY-SA 4.0.

1. Nombre y significado. *Titanichthys* significa «pez titánico», y el nombre no exagera su ambición: era uno de los animales más grandes del Devónico. La especie tipo, *Titanichthys agassizi*, fue descrita por John Strong Newberry en 1885 y honra al naturalista Louis Agassiz.

2. Clasificación. Es un placodermo del orden Arthrodira, el único género de su familia, Titanichthyidae, creada por Dean en 1901. En los análisis modernos aparece como un aspinotorácido basal, con parientes cercanos como *Bungartius* y *Tafilalichthys*.

3. Cuándo vivió. Vivió en el Devónico tardío. Su material clásico norteamericano procede del

Cleveland Shale de Ohio, de edad fameniense, el último piso del periodo.

4. Dónde vivió. Habitaba los mares someros del Devónico tardío de Marruecos y del este de Norteamérica, y posiblemente también de Europa, aunque la especie polaca atribuida al género es dudosa. Era un animal de aguas abiertas, no de fondo.

5. Tamaño y peso. Aquí hace falta cautela, porque las cifras han cambiado mucho. Las estimaciones clásicas lo pusieron en 7–7,6 metros, pero el estudio de Engelman de 2023, con escalado volumétrico moderno, lo deja en un tamaño comparable al de *Dunkleosteus*: en torno a 4,1 metros, quizá algo más. Esta ficha se queda con el rango prudente de unos 4–5 metros. Su mandíbula inferior, eso sí, superaba el metro de longitud. El peso no se ha establecido de forma fiable.

6. Anatomía. Solo se conoce bien su mitad delantera: un escudo cefálico enorme, de placas óseas grandes y sorprendentemente finas, unido a la coraza del tronco. Lo extraordinario está en la boca: sus placas bucales son pequeñas, sin filo cortante, y su mandíbula inferior es estrecha, sin dientes y tan ligera que ni siquiera podía cerrar la boca por completo. El resto del cuerpo, sin coraza, se reconstruye por comparación con otros artrodiros.

7. Armas y defensas naturales. No tenía armas ofensivas dignas de ese nombre: ni colmillos, ni placas de corte, ni mandíbula capaz de triturar. Su defensa era su propio tamaño de gigante y el escudo óseo de su cabeza.

8. Sentidos. Lo que la ciencia aún no sabe en detalle. Sus ojos se alojaban en el escudo cefálico, como en otros artrodiros, pero no hay estudios sensoriales específicos del género.

9. Cómo se movía. Se le interpreta como un nadador pelágico de ritmo tranquilo, que avanzaba con la boca abierta por las aguas ricas en plancton, al estilo del tiburón peregrino actual. Su mandíbula débil y ligera encaja con ese modo de vida y no con la caza activa.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Era un filtrador en suspensión: tragaba grandes bocanadas de agua con bancos de peces pequeños, parecidos a anchoas, o zooplancton, y sus pequeñas placas bucales retenían la comida mientras el agua escapaba al cerrar la boca. Un estudio biomecánico de 2020 (Coatham y colaboradores) lo confirmó con análisis de elementos finitos: su mandíbula se comporta como la de las ballenas barbadas y los tiburones filtradores, no como la de un depredador de presas grandes. Es el primer vertebrado filtrador de gran tamaño conocido.

11. Comportamiento. Su vida sería la de un gigante pacífico en ruta permanente tras las concentraciones de plancton. Su vida social es desconocida: lo que la ciencia aún no sabe es si se movía solo o en grupos.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe. No hay ninguna evidencia fósil sobre comunicación en este género.

13. Reproducción y crías. Lo que la ciencia aún no sabe para este género. Otros placodermos muestran fecundación interna, pero sin fósiles propios de reproducción, atribuirle una estrategia concreta sería inventar.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe. Un filtrador de 4–5 metros sería, por comparación con los actuales, un animal de crecimiento lento y vida larga, pero eso es una analogía, no un dato.

15. Depredadores, rivales y presas. Adulto, apenas tendría enemigos: compartía el Cleveland Shale con *Dunkleosteus*, el gran depredador acorazado, frente al que su tamaño era su mejor seguro. Sus «presas» eran el plancton y los pececillos en banco: millones de bocados diminutos para mantener a un titán.

16. Adaptaciones. Su evolución fue una reconversión completa: desciende de artrodiros de fondo que trituraban presas duras, y transformó esa maquinaria en una boca enorme y ligera para filtrar. La clave fue perder fuerza: una mandíbula que no soportaba presas grandes, pero perfecta para no dejar de comer nunca.

17. Evolución y parientes vivos. Los placodermos desaparecieron a finales del Devónico sin dejar descendientes. *Titanichthys* quedó como un experimento único: tuvieron que pasar cientos de millones de años para que la filtración gigante reapareciera, por convergencia, en tiburones peregrinos y ballenas.

18. Descubridor del primer fósil. La mayoría de las especies del género, incluida la tipo, salieron del Cleveland Shale de Ohio y fueron descritas por Newberry a partir de 1885. La especie marroquí, *T. termieri*, la describió Lehman en los años cincuenta del siglo XX.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. Sus grandes placas se conservan en el Museo de Historia Natural de Cleveland y en el Museo Americano de Historia Natural de Nueva York, entre otros. La foto de esta ficha muestra el material de *Titanichthys clarki* expuesto en un museo: unas placas tan grandes que hay que montarlas como un rompecabezas de pared.

20. Causa de su desaparición. Dejó de existir con la extinción de los placodermos a finales del Devónico, en el contexto de la crisis Hangenberg que cerró el periodo y desmanteló las comunidades de los mares someros famenienses.

21. Debate científico abierto. El tamaño es el debate vivo: de los 7 metros clásicos a los ~4,1 de Engelman (2023) hay un abismo, y la discusión sigue. Además, el propio género está mal diagnosticado y necesita revisión, como advirtió Carr en 1995: muchas placas finas del Cleveland Shale se le atribuyen por costumbre, y no está claro cuántas de sus cinco o seis especies son válidas.

22. Dato curioso. El «pez titánico» era un gigante sin un solo diente útil: con el tamaño del depredador más temido de su era, *Dunkleosteus*, se ganaba la vida comiendo plancton con la boca abierta, como una ballena con coraza. La fuerza bruta no era su negocio; el suyo era no cerrarla nunca del todo.

TORNOCERAS

**Tornoceras uniangulare* (Conrad, 1842)*



Ilustración: Tornoceras en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL



Foto real del fósil: [James St. John, CC BY 2.0].

1. Nombre y significado. *Tornoceras* es un goniatítido —un ammonoideo primitivo— erigido por Alpheus Hyatt en 1884. Su especie tipo es *Goniatites uniangularis* Conrad, 1842, designada en la descripción original. Es uno de los ammonoideos más característicos del Devónico medio y tardío.

2. Clasificación. Molusco cefalópodo, subclase Ammonoidea, orden Goniatitida, familia Tornoceratidae, subfamilia Tornoceratinae. Géneros emparentados dentro de la misma familia son *Aulatornoceras*, *Protornoceras*, *Epitornoceras* y *Lobotornoceras*, aunque su inclusión exacta

varía según la clasificación.

3. Cuándo vivió. Devónico medio a Devónico tardío. El género aparece en el registro durante el Devónico y se mantiene hasta cerca del final del período.

4. Dónde vivió. Sus fósiles se conocen de Europa (entre otros, las montañas Renanas de Alemania), Norteamérica (Nueva York, Míchigan, Ontario, Montana), Marruecos, Argentina, Bolivia y Australia occidental, entre otras regiones: fue un género de distribución muy amplia en los mares devónicos.

5. Tamaño y peso. Era un ammonoideo pequeño. En las revisiones modernas de especies como *Tornoceras typus* y *Tornoceras frechi*, los ejemplares medidos tienen diámetros de concha de unos 8,5 a 17 milímetros, y otras especies del género alcanzan unos pocos centímetros. No hay un peso calculado de forma verificada.

6. Anatomía. Su concha es fuertemente involuta y subdiscoidal: circular, relativamente plana, con la última vuelta envolviendo a las anteriores y el ombligo cerrado en la etapa preadulta. Carece por lo general de costillas; su ornamento son líneas de crecimiento biconvexas. La sutura —la línea donde los tabiques internos se unen a la concha— forma de seis a diez lóbulos, con un lóbulo adventicio ampliamente redondeado y asimétrico que es diagnóstico del género.

7. Armas y defensas naturales. No tenía armamento conocido. Su defensa habría sido la propia concha enrollada, que protegía el cuerpo blando, y la capacidad de desplazarse en la columna de agua como otros cefalópodos de concha externa.

8. Sentidos. Lo que la ciencia aún no sabe en detalle. Como cefalópodo emparentado con el nautilo actual, se infiere que tenía ojos desarrollados y tentáculos sensibles, pero no hay evidencia directa conservada de sus órganos sensoriales.

9. Cómo se movía. Nadaba en la columna de agua, como se interpreta para los goniatítidos pelágicos de concha enrollada: la concha camerada le servía de flotador y el animal se impulsaba expulsando agua, de forma comparable al nautilo actual.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Lo que la ciencia aún no sabe con certeza. Por su parentesco con los cefalópodos actuales se lo interpreta como un depredador de animales pequeños del mar devónico, pero no hay contenido estomacal ni estudio dietario directo publicado para el género.

11. Comportamiento. Lo que la ciencia aún no sabe. Sus conchas aparecen en niveles pelágicos de varias partes del mundo, lo que sugiere una vida activa en mar abierto, pero su conducta social o solitaria no está documentada.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe.

13. Reproducción y crías. Lo que la ciencia aún no sabe. No se conocen puestas ni juveniles atribuidos con seguridad que permitan reconstruir su ciclo reproductor.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe.

15. Depredadores, rivales y presas. Compartía los mares devónicos con grandes peces placodermos, tiburones primitivos y otros cefalópodos, que pudieron ser sus depredadores. Sus presas concretas no están documentadas.

16. Adaptaciones. Su concha comprimida e involuta, con el ombligo cerrado, y su sutura característica definen a un linaje de evolución morfológica lenta: la revisión de *Tornoceras typus* de 2021 lo describe como un clado icónico de cambio muy pausado a lo largo de millones de años.

17. Evolución y parientes vivos. Pertenece a los ammonoideos, el gran grupo de cefalópodos de concha enrollada que dominaría los mares durante el resto del Paleozoico y el Mesozoico. Su pariente vivo más cercano en aspecto general es el nautilo actual, aunque no es su descendiente directo.

18. Descubridor del primer fósil. El género fue erigido por Alpheus Hyatt en 1884; su especie tipo había sido descrita por Timothy A. Conrad en 1842 como *Goniatites uniangularis*, a partir de material norteamericano.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. Las colecciones históricas de las montañas Renanas (Dillenburg, Alemania) se conservan en el Museum für Naturkunde de Berlín, y el material norteamericano clásico —incluidos los ejemplares piritizados de Alden, Nueva York— se reparte por museos de Estados Unidos. Son piezas de estudio más que estrellas de vitrina.

20. Causa de su desaparición. El género desapareció del registro al final del Devónico, en el contexto de las grandes crisis ambientales de ese tramo final —los eventos Kellwasser y Hangenberg—, aunque no hay una causa específica demostrada solo para *Tornoceras*.

21. Debate científico abierto. La delimitación de sus especies es un trabajo activo: la revisión de 2022 de los tornocerátidos de Dillenburg redefinió el género, creó géneros nuevos para formas antes incluidas en él y sigue ajustando qué especies pertenecen realmente a *Tornoceras*.

22. Dato curioso. Algunas de sus conchas de Nueva York se conservaron reemplazadas por pirita brillante: al romper las concreciones aparecen goniatitas doradas con la sutura perfectamente visible, como la de la foto de esta ficha.

TOROSTEUS

**Torosteus* Gardiner & Miles, 1990*



Ilustración: Torosteus en vida (reconstrucción).

1. Nombre y significado. *Torosteus* es un placodermo artrodiro descrito por Brian G. Gardiner y Roger S. Miles en 1990. El género incluye dos especies, *Torosteus pulchellus* y *Torosteus tuberculatus*, ambas de la misma publicación original.

2. Clasificación. Pez placodermo, orden Arthrodira, suborden Brachythoraci, clado Eubrachythoraci, grupo Coccosteomorphi, superfamilia Incisoscutoidea. En los análisis filogenéticos aparece junto a *Mcnamaraspis*, dentro del conjunto de pequeños artrodiros de Gogo emparentados con los plourdosteidos y camuropíscidos.

3. Cuándo vivió. Devónico tardío, al comienzo del Frasniense (Frasniense temprano), hace unos 383–380 millones de años según el contexto de la Formación Gogo.

4. Dónde vivió. Región de Kimberley, en Australia occidental: sus fósiles proceden de la Formación Gogo, el antiguo arrecife tropical devónico famoso por conservar peces en concreciones de caliza con detalle tridimensional.

5. Tamaño y peso. Su tamaño y su forma corporal son comparables a los de *Incisoscutum* y *Compagopiscis*, pequeños y medianos artrodiros del mismo arrecife. No se localizó en esta pasada una longitud total verificada y publicada para el género, por lo que no se da una cifra cerrada.

6. Anatomía. Como buen artrodiro, llevaba la cabeza y la parte delantera del tronco protegidas por una coraza de placas óseas, con la parte trasera del cuerpo sin coraza. Su morfología general recuerda a la de *Incisoscutum*, con placas dentales capaces de una mordida potente para su tamaño.

7. Armas y defensas naturales. Su arma era la boca: los análisis de fuerza de mordida lo señalan como un depredador activo, con placas dentales afiladas en forma de pico. Su defensa

era la coraza ósea de la cabeza y el tronco.

8. Sentidos. Lo que la ciencia aún no sabe en detalle para este género. Como otros peces del arrecife de Gogo, dispondría de ojos y del sistema de línea lateral propio de los peces, pero no hay un estudio sensorial específico de *Torosteus*.

9. Cómo se movía. Su tamaño y morfología, semejantes a los de *Incisoscutum* y *Compagopiscis*, sugieren un posible estilo de vida pelágico: un nadador activo del arrecife, no un pez pegado al fondo.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Los análisis biomecánicos de su mordida lo interpretan como un depredador activo de otros animales del arrecife, aunque ocupaba un nivel trófico distinto al de sus parientes de forma parecida *Incisoscutum* y *Compagopiscis*.

11. Comportamiento. Sus fósiles se han encontrado en número, lo que ha sugerido un posible comportamiento de banco: grupos de individuos nadando juntos en el arrecife de Gogo.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe.

13. Reproducción y crías. Lo que la ciencia aún no sabe para este género. Otros placodermos de Gogo han aportado evidencia de crías que se desarrollaban dentro de la madre, pero no hay evidencia directa publicada para *Torosteus*.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe.

15. Depredadores, rivales y presas. En el arrecife de Gogo convivía con artrodiros mucho mayores, como *Eastmanosteus*, y con una fauna riquísima de peces que pudieron ser a la vez sus rivales, sus depredadores y sus presas según el tamaño de cada uno.

16. Adaptaciones. La combinación de coraza delantera, cuerpo hidrodinámico de nadador y una mordida potente para su tamaño lo convertía en un depredador eficaz de la zona pelágica del arrecife, un nicho distinto al de muchos placodermos de fondo.

17. Evolución y parientes vivos. Los placodermos no tienen descendientes vivos: son un grupo hermano temprano de los vertebrados con mandíbulas actuales. *Torosteus* ayuda a reconstruir cómo eran los primeros peces con mandíbulas de los arrecifes tropicales.

18. Descubridor del primer fósil. El género y sus dos especies fueron descritos por Brian G. Gardiner y Roger S. Miles en 1990, a partir del material de la Formación Gogo.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. El material procede de las concreciones de Gogo, en Kimberley. No hay un ejemplar completo famoso en exhibición ampliamente documentado para este género; es sobre todo material de estudio de las colecciones australianas y británicas que trabajan la fauna de Gogo.

20. Causa de su desaparición. Lo que la ciencia aún no sabe en detalle. El género solo se conoce del Frasniense temprano de Gogo y desapareció del registro sin una causa específica demostrada; los placodermos en conjunto dejaron de existir al final del Devónico.

21. Debate científico abierto. Su posición exacta dentro de los eubraquitorácidos —junto a *Mcnamaraspis* y cerca de plourdosteidos y camuropíscidos— sigue ajustándose análisis a análisis, y su posible vida en bancos es una inferencia a partir de la abundancia de fósiles, no una observación directa.

22. Dato curioso. Aunque su cuerpo se parecía mucho al de *Incisoscutum* y *Compagopiscis*, los tres ocupaban niveles distintos de la cadena alimentaria del arrecife: misma forma general, tres oficios diferentes.

TREVEROPYGE

**Treveropyge* Struve, 1958*



Ilustración: Treveropyge en vida (reconstrucción).

1. Nombre y significado. *Treveropyge* es un trilobite asteropigino erigido por Wolfgang Struve en 1958, en su trabajo sobre los Phacopacea en el que también propuso el subgénero *Comura (Delocare)*. Es un género raro: en Marruecos se lo conoce por muy pocos ejemplares auténticos.

2. Clasificación. Trilobite, orden Phacopida, suborden Phacopina, superfamilia Acastoidea, familia Acastidae, subfamilia Asteropyginae. Ojo con la confusión habitual: muchos trilobites vendidos como «*Treveropyge*» son en realidad el género común *Coltraneia*.

3. Cuándo vivió. Devónico inferior, con registros también hacia el tránsito al Devónico medio según la localidad. Las especies marroquíes clásicas son del Devónico inferior.

4. Dónde vivió. Marruecos es su territorio más famoso: *Treveropyge berbera* procede de Oued Ghris y *Treveropyge maura* de Jebel Issoumour, en el Anti-Atlas. El género también se conoce de Europa: hay material del Lochkoviense de Mayenne (Francia) y una especie descrita recientemente del Emsiense de Bélgica.

5. Tamaño y peso. Los ejemplares marroquíes conocidos miden entre unos 58 milímetros (*T. berbera*) y unos 90 milímetros de longitud (*T. maura*, medida sobre la curva del cuerpo). Era, por tanto, un trilobite de tamaño medio, de unos 6 a 9 centímetros. El peso no está calculado de forma verificada.

6. Anatomía. Su rasgo diagnóstico son las altas «torres oculares»: ojos compuestos elevados sobre soportes altos, con numerosas facetas bien conservadas en los mejores ejemplares. El resto del cuerpo sigue el plan de los asteropiginos, con tórax segmentado y pigidio con espinas, y en *T. maura* se aprecia la coloración a manchas típica de la conservación de Jebel Issoumour.

7. Armas y defensas naturales. No tenía armas ofensivas conocidas. Su defensa era su exoesqueleto segmentado y, sobre todo, la vigilancia: sus ojos elevados le permitían detectar el

peligro a tiempo para huir o pegarse al fondo.

8. Sentidos. Su sentido estrella era la vista. Los ojos «que envuelven» el campo visual le daban una visión panorámica de su entorno, una ventaja clara en una época en la que los peces acababan de estrenar mandíbulas verdaderas.

9. Cómo se movía. Caminaba sobre el fondo marino con sus patas articuladas, como el resto de los trilobites bentónicos, desplazándose sobre el sedimento en busca de alimento y refugio.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Lo que la ciencia aún no sabe con certeza para este género. Por su anatomía y su contexto se lo interpreta como un trilobite de fondo que se alimentaba de restos orgánicos y pequeños organismos del sedimento, sin estudio dietario directo publicado.

11. Comportamiento. Lo que la ciencia aún no sabe. Se lo interpreta como un habitante solitario del fondo, atento por igual a depredadores y a posibles presas gracias a su visión panorámica.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe.

13. Reproducción y crías. Lo que la ciencia aún no sabe. Como otros trilobites, crecería por mudas sucesivas del exoesqueleto, pero no hay una serie de crecimiento documentada para *Treveropyge*.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe.

15. Depredadores, rivales y presas. Sus depredadores probables eran los peces con mandíbulas que por entonces se diversificaban en los mares devónicos, además de otros grandes artrópodos marinos. Sus presas concretas no están documentadas.

16. Adaptaciones. Las torres oculares son su gran adaptación: elevar los ojos por encima del cuerpo le permitía vigilar en casi todas direcciones sin exponer más que lo imprescindible, como un periscopio viviente del Devónico inferior.

17. Evolución y parientes vivos. Los trilobites no tienen descendientes directos vivos; sus parientes actuales más cercanos en sentido amplio son otros artrópodos marinos como los cangrejos herradura. *Treveropyge* pertenece a la radiación de asteropiginos espinosos del Devónico de Marruecos y Europa.

18. Descubridor del primer fósil. El género fue erigido por Wolfgang Struve en 1958 (*Senckenbergiana lethaea* 39: 227–234). Las especies marroquíes se describieron después; *T. maura* se conoció inicialmente a partir de un único ejemplar.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. Los ejemplares auténticos de Marruecos son piezas raras de colección y de literatura especializada; un especialista estadounidense citado por la literatura de coleccionismo afirmó no haber visto nunca uno fuera de los libros. No hay un ejemplar concreto de fama mundial en exhibición permanente ampliamente documentado.

20. Causa de su desaparición. Lo que la ciencia aún no sabe en detalle. El género no pasa del Devónico y desapareció del registro sin una causa específica demostrada, dentro del declive general de los trilobites a lo largo del período.

21. Debate científico abierto. La identidad misma del género es un debate práctico: buena parte del material comercial etiquetado como *Treveropyge* pertenece en realidad a *Coltraneia*, y la delimitación fina entre asteropiginos del Devónico inferior de Marruecos y Europa sigue

revisándose, con especies nuevas descritas incluso en años recientes.

22. Dato curioso. Es tan raro que ver uno de verdad es noticia entre coleccionistas: la mayoría de los «*Treveropyge*» del mercado son otro género, y los auténticos se cuentan casi ejemplar a ejemplar.

TRIMEROCEPHALUS

**Trimerocephalus mastophthalmus* (Reinhard Richter, 1856)*



Ilustración: Trimerocephalus en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL

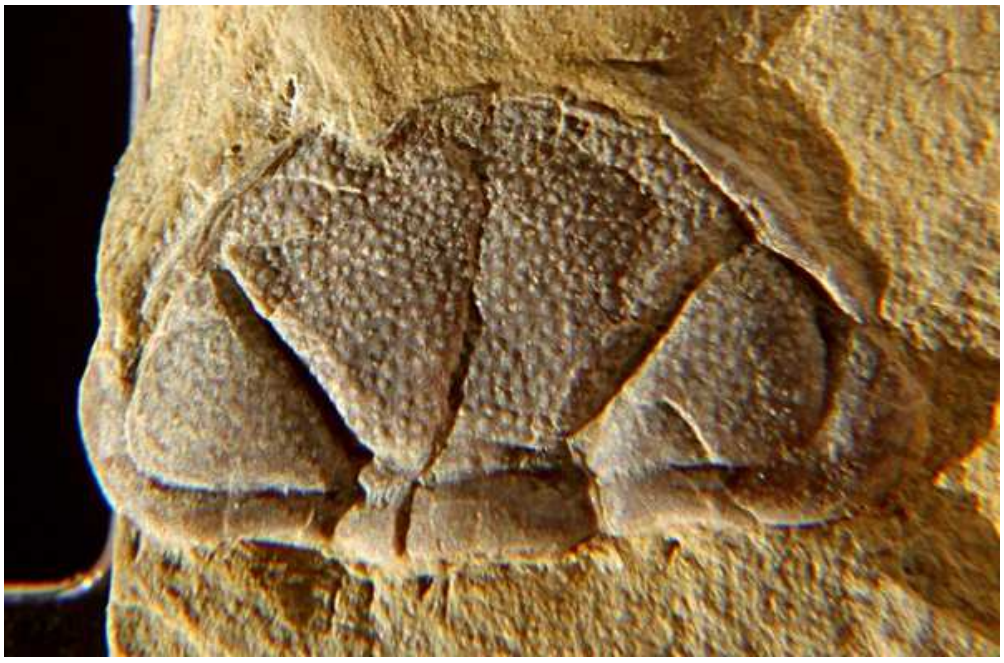


Foto real del fósil: [Dwergenpaartje, CC BY-SA 3.0].

1. Nombre y significado. *Trimerocephalus* es un trilobite completamente ciego erigido por Frederick M'Coy en 1849. Su especie tipo es *T. mastophthalmus*, descrita por Reinhard Richter en 1856. La ceguera no es un daño del fósil: es el rasgo que define al género.

2. Clasificación. Trilobite, orden Phacopida, familia Phacopidae. El género *Eutrimerocephalus* se considera sinónimo. Cuenta con una veintena larga de especies descritas, entre ellas *T. caecus*, *T. interruptus*, *T. lelievrei* y *T. mimbi*.

3. Cuándo vivió. Devónico tardío, en el último piso del período, el Fameniense. Desapareció al

final de ese piso, junto con todos los demás trilobites salvo algunos proétidos.

4. Dónde vivió. Tuvo una distribución amplísima: Australia, República Checa, Francia, Alemania, Irán, Kazajistán, Marruecos, Polonia, Rusia (Urales), España y el Reino Unido (Inglaterra), entre otros lugares.

5. Tamaño y peso. Era un trilobite pequeño, de unos pocos centímetros de longitud en sus especies conocidas. No hay una única cifra verificada válida para todo el género ni un peso calculado.

6. Anatomía. Su cefalón carece por completo de ojos: donde otros facópidos llevan sus grandes ojos esquizocroales, *Trimerocephalus* presenta una superficie lisa. El resto del cuerpo sigue el plan típico de los facópidos, con tórax segmentado y pigidio pequeño.

7. Armas y defensas naturales. No tenía armas conocidas. Como otros facópidos, su defensa probable era el propio exoesqueleto y la posibilidad de cerrarse sobre sí mismo ante el peligro, aunque su estrategia principal en un mundo sin luz sería pasar desapercibido en el fondo.

8. Sentidos. Es el caso extremo de pérdida de la vista en trilobites: sin ojos, su orientación dependía de otros sentidos, como el tacto y la detección química del entorno a través de las antenas y la superficie del cefalón. La compensación sensorial concreta en este género sigue en estudio.

9. Cómo se movía. Caminaba sobre el fondo marino con sus patas articuladas. Y lo hacía también en grupo: en Polonia se conservaron filas enteras de individuos avanzando uno tras otro, en fila india, como se ve en la ilustración de esta ficha.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Lo que la ciencia aún no sabe con certeza. Por su tamaño y su vida en el fondo se lo interpreta como un consumidor de restos orgánicos y pequeños organismos del sedimento, localizados sin ayuda de la vista.

11. Comportamiento. Es el protagonista de uno de los comportamientos fósiles más famosos: en las montañas de Santa Cruz (Polonia), conjuntos de *Trimerocephalus mastophthalmus* o de una especie muy próxima quedaron conservados formando colas ordenadas en fila única, interpretadas como una migración en grupo —un comportamiento conocido en artrópodos actuales pero rarísimo de ver fosilizado— desencadenada por una caída brusca del nivel del mar que los dejó temporalmente expuestos.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe. Si las filas migratorias se mantenían por contacto entre individuos, como ocurre en algunas procesiones de artrópodos actuales, es una hipótesis razonable sin confirmar para este género.

13. Reproducción y crías. El material polaco de las filas incluye formas que han sido discutidas en relación con el dimorfismo del género, pero el ciclo reproductor completo de *Trimerocephalus* no está reconstruido.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe.

15. Depredadores, rivales y presas. En los mares famenienses convivía con peces placodermos, tiburones primitivos y grandes cefalópodos, posibles depredadores suyos. Sus presas y competidores concretos no están documentados.

16. Adaptaciones. Su adaptación extrema es la pérdida total de los ojos, un rasgo que apareció a

la vez en varios linajes de trilobites del Devónico tardío en Europa, el norte de África, China y Australia, asociado a ambientes de fondos oscuros o con poco oxígeno donde ver ya no compensaba.

17. Evolución y parientes vivos. Es un facópido tardío: su linaje venía de trilobites con algunos de los ojos más sofisticados del Paleozoico, y aun así el género acabó perdiéndolos por completo. Los trilobites en conjunto no tienen descendientes vivos.

18. Descubridor del primer fósil. El género fue erigido por Frederick M'Coy en 1849, y su especie tipo fue descrita por Reinhard Richter en 1856, originalmente dentro de *Phacops*.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. Los conjuntos en fila de las montañas de Santa Cruz (Polonia), estudiados por Radwański, Kin y Radwańska, son las piezas de comportamiento más célebres del género. Cefalones como el de la foto de esta ficha se conservan en colecciones europeas, y hay material expuesto en centros geológicos polacos como el de Kielce.

20. Causa de su desaparición. Desapareció al final del Fameniense, con el evento de fin del Devónico (Hangenberg), que acabó con casi todos los trilobites restantes: solo algunos proétidos cruzaron al Carbonífero.

21. Debate científico abierto. Sus relaciones sistemáticas fueron revisadas por Crônier en 2003, y siguen abiertas preguntas como el significado exacto de las filas polacas —migración, reproducción o ambas— y si todos los ejemplares de esas colas pertenecen a *T. mastophthalmus* o a una especie nueva emparentada.

22. Dato curioso. Un trilobite ciego que migra en fila india tocándose unos a otros, como una procesionaria del fondo del mar de hace 365 millones de años: es uno de los «comportamientos congelados» más antiguos que se conocen.

TRIMEROPHYTON

**Trimerophyton robustius* (Dawson, 1859)*



Ilustración: Trimerophyton en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL



Foto real del fósil: [Ghedoghedo, CC BY-SA 3.0].

1. Nombre y significado. *Trimerophyton* es una planta vascular primitiva —una trimerofita— erigida por C. A. Hopping en 1956 para una planta descrita originalmente por J. W. Dawson en 1859 como *Psilophyton robustius*. Su nombre alude a su rasgo definitorio: las ramas laterales que se dividían en tres. Esta ficha trata de una planta, no de un animal, y así lo declara en cada sección.

2. Clasificación. Planta traqueofita (con tejidos conductores), del grupo de las trimerofitas, familia Trimerophytaceae. Las trimerofitas se consideran un grado primitivo de eufilofitas: el

linaje del que con el tiempo saldrían los helechos y las plantas con semilla.

3. Cuándo vivió. Devónico inferior, en el Emsiense, en la época en que la vegetación colonizaba las orillas de ríos y lagos.

4. Dónde vivió. Gaspé, en Quebec (Canadá), en el este de Canadá, la región clásica de las floras del Devónico inferior estudiadas desde los tiempos de Dawson. Crecía en tierra firme, en ambientes de llanura costera y márgenes de cursos de agua.

5. Tamaño y peso. El género se basa en un único ejemplar de unos 12 centímetros de longitud. No se conoce la planta completa, por lo que su altura total real es una estimación con cautela: sería una planta baja, de centímetros o de pocas decenas de centímetros, no un árbol. El peso no tiene sentido calculable en un fósil de compresión como este.

6. Anatomía. Su eje central, desnudo y liso —sin hojas—, daba ramas laterales dispuestas en espiral. Según la interpretación clásica, cada rama lateral se dividía primero en tres ejes y cada uno de ellos en otros tres, dando nueve ejes, que luego se bifurcaban dos o tres veces más. Las puntas fértiles terminaban en esporangios alargados, todos en el mismo estado de desarrollo. Ni raíces ni rizoma se conocen en este género.

7. Armas y defensas naturales. Una planta no tiene armas en sentido animal. No se le conocen espinas ni estructuras defensivas: sus ejes eran lisos y desnudos, sin enaciones (las pequeñas prolongaciones sin tejido vascular que sí llevaban otras plantas de su época).

8. Sentidos. Las plantas no tienen sentidos animales, y esta ficha no se los inventa: *Trimerophyton* no veía, no oía y no se orientaba como un animal. Su «percepción» del entorno era la de cualquier planta: crecimiento dirigido por la luz y la gravedad, a un ritmo que ningún animal reconocería como reacción.

9. Cómo se movía. No se movía: era una planta fijada al sustrato. Lo único que viajaba en su ciclo de vida eran sus esporas, dispersadas por el viento y el agua desde los esporangios de las puntas de las ramas.

10. Dieta y cómo conseguía comida. No comía: se alimentaba por fotosíntesis. Con sus ejes verdes capturaba la luz del sol y fijaba el carbono del aire, mientras el agua y los minerales entraban por su base. En el Devónico inferior, sin hojas verdaderas todavía, toda la superficie verde del tallo hacía ese trabajo.

11. Comportamiento. Su «comportamiento» era crecer: un eje principal bien desarrollado con ramas laterales en espiral, un plan corporal nuevo para su época que permitía levantar los esporangios por encima de las plantas vecinas y dispersar mejor las esporas. Las floras de su tiempo formaban manchas densas de una misma especie en las orillas.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe, y probablemente no aplique: no hay evidencia alguna de comunicación entre plantas en el Devónico, y atribuirle alguna sería inventar un rasgo animal que esta planta no tenía.

13. Reproducción y crías. Se reproducía por esporas, como los helechos actuales. Sus ramas fértiles terminaban en esporangios alargados que se abrían para liberarlas; la espora germinaba en el suelo húmedo de la orilla y daba lugar a una nueva planta. No tenía flores, ni semillas, ni polen: todo eso llegaría mucho después en la evolución de las plantas.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe. Nada en un único ejemplar comprimido permite saber cuántas temporadas vivía una planta de *Trimerophyton*.

15. Depredadores, rivales y presas. No tenía presas. Sus «rivales» eran las demás plantas primitivas de la orilla —riniofitas, zosterofilas y licofitas tempranas— que competían por la luz y por el espacio en las manchas de vegetación. En el Devónico inferior aún no existían grandes herbívoros terrestres que la amenazaran; las interacciones planta-animal registradas en las trimerofitas de Gaspé son con animales diminutos.

16. Adaptaciones. Su gran novedad fue la organización: un eje principal diferenciado con ramas laterales ordenadas en espiral, un paso clave hacia plantas más grandes y complejas. Ese tipo de ramificación es, a la larga, el camino que llevaría a las hojas grandes (megafilos) de helechos y plantas con semilla.

17. Evolución y parientes vivos. No tiene descendientes directos identificables, pero pertenece al tronco de las eufilofitas: la inmensa mayoría de las plantas actuales —helechos, coníferas y plantas con flor— puede trazar su linaje hasta plantas del grado trimerofita como esta, en concreto hasta el complejo *Psilophyton–Pertica*.

18. Descubridor del primer fósil. La planta fue descrita por John William Dawson en 1859, en su trabajo sobre las plantas fósiles de los terrenos devónicos de Canadá, como *Psilophyton robustius*. C. A. Hopping la reestudió en 1956 y erigió para ella el género *Trimerophyton*.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. El material de Gaspé se conserva en colecciones canadienses; hay ejemplares de *Trimerophyton robustius* expuestos en el Museo Redpath de la Universidad McGill, en Montreal, y material atribuido al género en museos europeos, como el de la foto de esta ficha.

20. Causa de su desaparición. Lo que la ciencia aún no sabe en detalle. Las trimerofitas florecieron en el Devónico inferior y medio y luego fueron relevadas por plantas más complejas —con hojas, con madera, con semillas— sin un evento único de desaparición demostrado para este género.

21. Debate científico abierto. Es un debate con nombre propio: una reinterpretación del ejemplar de Dawson sugiere que las primeras divisiones de las ramas laterales daban dos ejes y no tres. Si eso es correcto, *Trimerophyton* ya no tendría el rasgo que da nombre a todas las trimerofitas, y el ejemplar podría ser en realidad un segmento de *Pertica varia* con una ramificación peculiar.

22. Dato curioso. Todo un gran grupo de plantas primitivas —las trimerofitas— lleva su nombre por la ramificación en tres de un único fósil canadiense de 12 centímetros… que quizá ni siquiera se ramificaba en tres.

TRISTICHOPTERUS

**Tristichopterus alatus* Egerton, 1861*

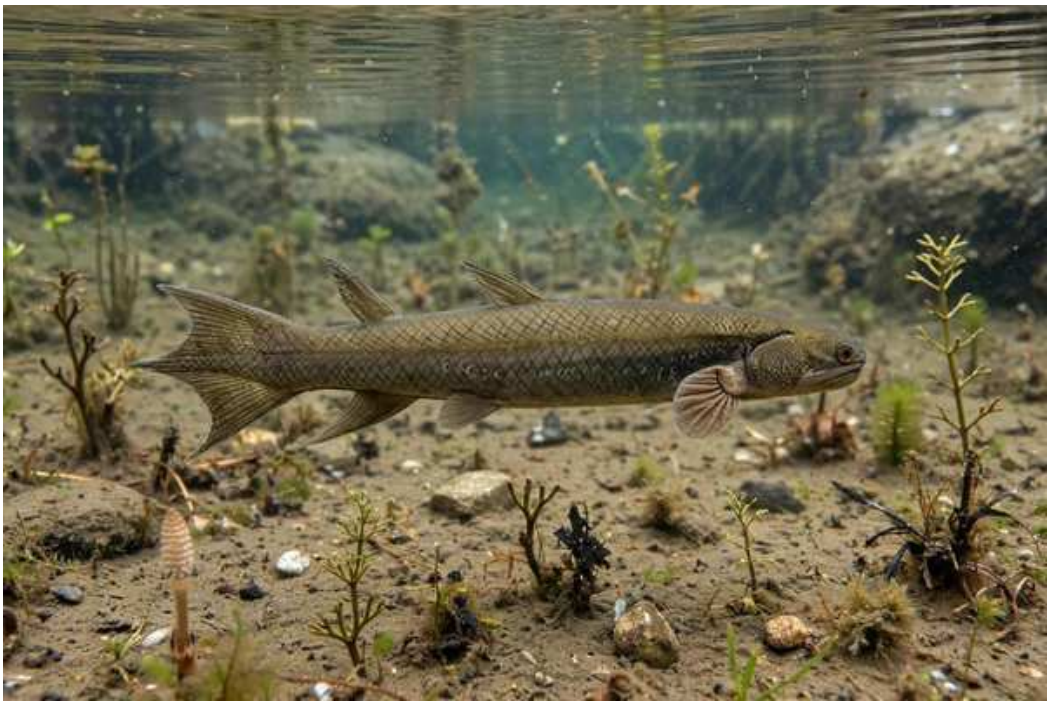


Ilustración: Tristichopterus en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL

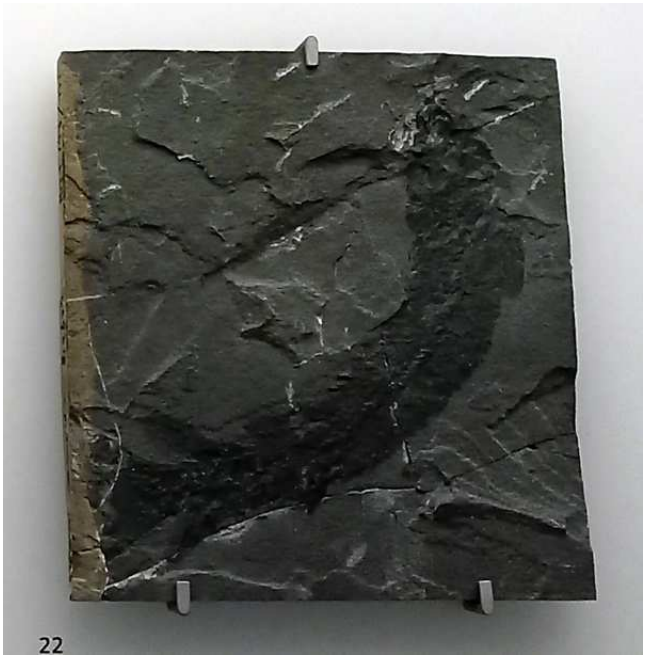


Foto real del fósil: [FunkMonk, CC BY-SA 4.0].

1. Nombre y significado. *Tristichopterus* es un pez de aletas lobuladas descrito por Philip Grey Egerton en 1861. Su especie tipo y clásica es *Tristichopterus alatus* Egerton, 1861, nombre confirmado como especie tipo en la redescripción de Bishop de 2013. Es el miembro fundador de su familia, los tristichoptéridos.

2. Clasificación. Pez sarcopterigio (de aletas lobuladas), del grupo de los eotetrapodiformes, familia Tristichopteridae. Dentro de la familia es el género más pequeño, y en los cladogramas suele aparecer en una posición temprana, emparentado con *Spodichthys* y *Eusthenopteron*.

3. Cuándo vivió. Devónico medio, con material de edad givetiense en Escocia. Una segunda especie propuesta en 2013, procedente del Báltico, se dató como del Devónico tardío, pero esa atribución no ha sido aceptada universalmente.

4. Dónde vivió. Escocia: la cuenca orcadiana —Caithness (John o'Groats, bahía de Duncans), las Orcadas y las Shetland—, en las areniscas rojas antiguas (Old Red Sandstone) de lo que fue el gran lago Orcadie. Los primeros ejemplares, sin cabeza, fueron recolectados por Charles Peach en John o'Groats.

5. Tamaño y peso. Aquí las fuentes no coinciden, y se dice tal cual: unas dan una longitud de unos 30 centímetros y otras un máximo de 60 centímetros. En cualquier caso es el tristichoptérido más pequeño conocido. El peso no está calculado de forma verificada.

6. Anatomía. Se parecía mucho a *Eusthenopteron*, hasta el punto de generar confusión taxonómica. Se lo reconoce por sus escamas circulares finas, con una delicada ornamentación y sin capa de cosmina. Su aleta caudal era heterocerca y trifurcada, con el lóbulo superior de entre un cuarto y un tercio de la altura total de la aleta. Egerton creyó ver en él centros vertebrales osificados —algo único para su época—, pero Traquair mostró después que la osificación era solo parcial.

7. Armas y defensas naturales. Como tristichoptérido, llevaba dientes y pares de colmillos en las mandíbulas —en su caso, un par de colmillos en el ectopterigoides y en el coronoide posterior—, propios de un depredador de peces. Su defensa era la huida y su tamaño discreto entre gigantes de su familia.

8. Sentidos. Lo que la ciencia aún no sabe en detalle para este género. Dispondría de la vista y la línea lateral propias de los peces depredadores de lago, pero no hay estudios sensoriales específicos publicados.

9. Cómo se movía. Nadaba con sus aletas lobuladas pares y su cola trifurcada, con el patrón de nado de los tristichoptéridos: un pez activo de las aguas del lago Orcadie.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Por su anatomía —colmillos, mandíbulas de tristichoptérido— se lo interpreta como un depredador de peces y otros animales pequeños del lago, aunque no hay contenido estomacal documentado para la especie.

11. Comportamiento. Lo que la ciencia aún no sabe. Se lo reconstruye como un depredador solitario de tamaño modesto en un lago lleno de peces acorazados, peces pulmonados y otros sarcopterigios mucho mayores.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe.

13. Reproducción y crías. Lo que la ciencia aún no sabe para esta especie. En su pariente *Eusthenopteron* el desarrollo parece directo, sin fase larvaria reconocible, pero eso no puede trasladarse sin más a *Tristichopterus*.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe.

15. Depredadores, rivales y presas. En el lago Orcadie convivía con placodermos como *Asterolepis*, con otros peces de aletas lobuladas como *Gyroptychius* —el único del lago con un plan corporal parecido— y con tristichoptéridos mayores que pudieron ser sus depredadores. Sus presas serían peces pequeños e invertebrados del lago.

16. Adaptaciones. Su rasgo distintivo es la combinación de tamaño pequeño, escamas finas sin cosmina y cola trifurcada, que lo separa de *Eusthenopteron* pese al parecido general: un tristichoptérido en miniatura dentro de una familia de gigantes.

17. Evolución y parientes vivos. Los tristichoptéridos están en la línea de los tetrapodomorfos: el grupo del que salieron los primeros vertebrados con patas. Sus parientes vivos más cercanos son los peces pulmonados y, en un sentido amplio, todos los tetrápodos, incluidos nosotros.

18. Descubridor del primer fósil. Fue descrito por Philip Grey Egerton en 1861, con figuras dibujadas por Joseph Dinkel, a partir de dos ejemplares imperfectos y sin cabeza recolectados por Charles Peach en John o'Groats. Traquair describió la cabeza por primera vez en 1875 y demostró que no era un pez pulmonado, como Egerton había pensado.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. Hay ejemplares en el Museo Nacional de Escocia —uno de ellos es la imagen clásica del género— y material de Caithness, las Orcadas y las Shetland en colecciones británicas. Watson publicó la última reconstrucción clásica en 1935; la mala conservación del material ha limitado el trabajo posterior.

20. Causa de su desaparición. Lo que la ciencia aún no sabe en detalle. El género desapareció del registro tras el Devónico medio escocés (y, si se acepta la especie báltica, tras el Devónico tardío), sin una causa específica demostrada.

21. Debate científico abierto. Hay dos: si *Tristichopterus* es realmente un taxón separado de *Eusthenopteron*, debate que viene desde su descubrimiento, y si la especie báltica descrita en 2013 a partir de un antiguo *Eusthenopteron* pertenece de verdad a este género, algo no aceptado por todos.

22. Dato curioso. Egerton lo presentó como un pez que rompía una regla de oro —la notocorda persistente de los peces devónicos— por sus supuestas vértebras osificadas. Traquair tuvo que corregir la plana: la osificación era solo parcial. La ciencia corrigiéndose a sí misma, en 1875.

TULERPETON

**Tulerpeton curtum* Lebedev, 1984*



Ilustración: Tulerpeton en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL

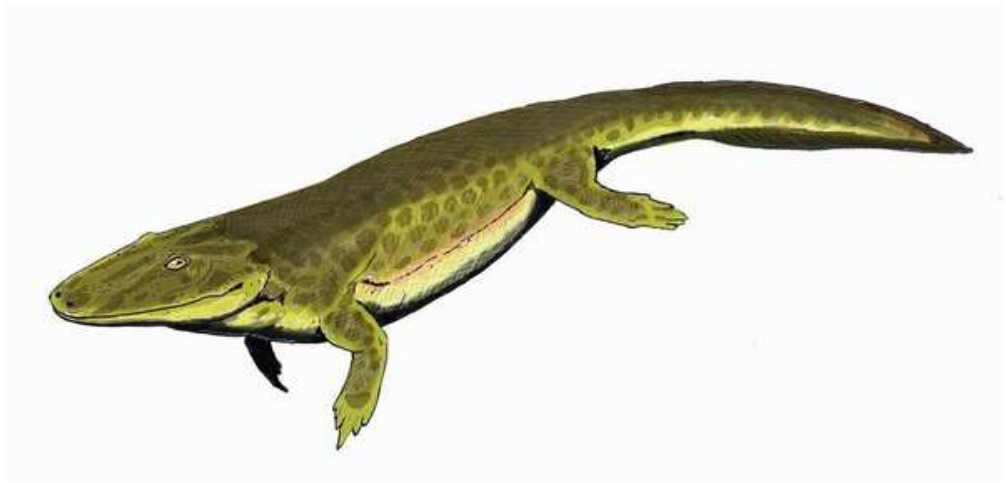


Foto real del fósil: [DiBgd at English Wikipedia, CC BY-SA 3.0, vía Wikimedia Commons].

1. Nombre y significado. *Tulerpeton* significa algo así como «el que repta de Tula», por la región rusa donde apareció. Su única especie es *Tulerpeton curtum* Lebedev, 1984. Junto a *Acanthostega* e *Ichthyostega*, representa a los tetrápodos más antiguos conocidos.

2. Clasificación. Vertebrado de cuatro extremidades (tetrápodo en sentido amplio), del clado Elpistostegalia y del grupo Stegocephali, en su propia familia, Tulerpetontidae Lebedev & Coates, 1995. Su posición exacta —muy primitiva o sorprendentemente cercana a los amniotas— sigue discutiéndose.

3. Cuándo vivió. Devónico tardío, en el Fameniense, hace unos 365 millones de años, cuando el clima era cálido y no había glaciares.

4. Dónde vivió. La localidad de Andreyevka 2, en la región de Tula (Rusia central). El ambiente

reconstruido es un estuario cálido y somero, con influencia marina y cambios de salinidad por la entrada de agua dulce: un tetrápodo de aguas salobres, a diferencia de la mayoría, asociados a aguas dulces.

5. Tamaño y peso. Con mucha cautela: no se conoce ningún ejemplar completo. El material es un cráneo fragmentario, parte de la cintura escapular y las extremidades derechas completas, por lo que cualquier longitud total es una estimación indirecta a partir de las patas, no una medición. Esta ficha no da una cifra cerrada porque la ciencia no la tiene verificada.

6. Anatomía. Su cabeza ya estaba separada de la cintura escapular —podía moverla con independencia del tronco— y sus extremidades eran fuertes, más robustas que las de *Acanthostega* o *Ichthyostega*. Cada pata tenía seis dedos, en manos y pies. Conservaba además algunas escamas ventrales, cuyo estudio tridimensional moderno ha aportado datos nuevos sobre la cubierta de los primeros tetrápodos.

7. Armas y defensas naturales. No tenía armamento especializado conocido. Su defensa habría sido el medio acuático mismo: unas extremidades hechas para remar con potencia en aguas someras.

8. Sentidos. Un dato negativo pero elocuente: la ausencia de la lámina postbranquial rugosa en la cintura escapular indica que no tenía branquias internas, así que dependía por completo de respirar aire. Del resto de sus sentidos no hay evidencia directa conservada.

9. Cómo se movía. Sus extremidades parecen hechas para remar con fuerza más que para caminar: un nadador de estuario que se impulsaba con las cuatro patas. Si salía a tierra firme y cuánto tiempo pasaba en ella es algo que el material conocido no permite asegurar.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Lo que la ciencia aún no sabe con certeza. El cráneo es fragmentario y no hay contenido estomacal; por su contexto de estuario se lo supone un depredador acuático de animales pequeños, pero es una inferencia, no un dato.

11. Comportamiento. Lo que la ciencia aún no sabe. Se lo reconstruye como un animal fundamentalmente acuático de aguas salobres someras, de los primeros vertebrados con dedos de la historia.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe.

13. Reproducción y crías. Lo que la ciencia aún no sabe. No se conocen huevos, juveniles ni ningún resto atribuible a sus crías.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe.

15. Depredadores, rivales y presas. Compartía su estuario fameniense con la fauna de peces del Devónico tardío ruso. Sus depredadores, rivales y presas concretos no están documentados en el material conocido.

16. Adaptaciones. Su paquete de novedades es histórico: patas fuertes con seis dedos, cabeza liberada de la cintura escapular y respiración exclusivamente aérea, sin branquias internas. Es el retrato de un tetrápodo que ya había cortado varios de los lazos que ataban a sus parientes al agua.

17. Evolución y parientes vivos. Es uno de los primeros tetrápodos: su existencia, junto a la de *Acanthostega* (ocho dedos) e *Ichthyostega* (siete), demostró que la mano de cinco dedos no era el

plan original, sino una conquista posterior. Todos los tetrápodos actuales —anfibios, reptiles, aves y mamíferos— son sus parientes lejanos.

18. Descubridor del primer fósil. Fue descrito por Oleg A. Lebedev en 1984, a partir del material de Andreyevka 2. El holotipo (PIN 2921/7) reúne la mayor parte del material postcraneal conocido, incluidas las extremidades derechas articuladas con sus dedos conservados. Lebedev y Michael Coates lo reestudiaron en profundidad en 1995.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. El género se conoce esencialmente por el material tipo de un solo individuo, conservado en el Instituto Paleontológico de Moscú (colección PIN). No hay réplicas famosas de exposición masiva: es una pieza de estudio de valor enorme y tamaño modesto.

20. Causa de su desaparición. Lo que la ciencia aún no sabe. Conocido por un solo yacimiento fameniense, el género desapareció del registro sin causa demostrada, en el contexto de la crisis de fin del Devónico que golpeó a los ecosistemas de aguas someras.

21. Debate científico abierto. Su posición en el árbol es el debate: unos análisis lo dejan como un tetrápodo primitivo y otros lo acercan sorprendentemente a los reptiliomorfos. De esa respuesta depende si el paso de seis a cinco dedos ocurrió una sola vez o por separado en los linajes de anfibios y amniotas.

22. Dato curioso. Seis dedos. Cuando apareció, los científicos daban por hecho que cinco dedos era la fórmula ancestral de todos los tetrápodos: *Tulerpeton*, con *Acanthostega* e *Ichthyostega*, obligó a reescribir ese capítulo de los libros de texto.

TURINIA

**Turinia pagei* (Powrie, 1870)*



Ilustración: Turinia en vida (reconstrucción).

1. Nombre y significado. *Turinia* es un pez sin mandíbulas del grupo de los telodontos. Su especie mejor conocida, *Turinia pagei*, fue descrita por Powrie en 1870 como *Cephalopterus pagei*; como ese nombre de género ya estaba ocupado por un ave, Ramsay Traquair lo rebautizó en 1896 como *Turinia*, en honor a Turin Hill, la localidad escocesa del hallazgo.

2. Clasificación. Vertebrado sin mandíbulas (agnato), del grupo Thelodonti, dentro del conjunto de telodontos aplanados dorsoventralmente emparentados con *Shielia*, *Loganellia* y *Phlebolepis*, con el género *Thelodus* como referencia del grupo. Los análisis modernos lo sitúan cerca de los galeáspidos y de la línea que lleva a los osteostracios y a los vertebrados con mandíbulas.

3. Cuándo vivió. Su rango abarca del Silúrico tardío al Devónico inferior: es un género a caballo entre dos períodos. La especie tipo, *T. pagei*, es del tránsito Silúrico–Devónico y del Devónico inferior de Escocia y de las fronteras galesas. Esta ficha del Libro 5 cubre el género con énfasis en su tramo devónico; el género ya tiene ficha en el Libro 4 (Silúrico) para su tramo anterior.

4. Dónde vivió. Escocia (Turin Hill, en el valle Midland) y la cuenca anglo-galesa, donde la «fauna de *Turinia pagei*» del Grupo Ditton es una referencia estratigráfica clásica del Devónico inferior. Las escamas de telodontos de este conjunto aparecen en los sedimentos de areniscas rojas antiguas de ambas regiones.

5. Tamaño y peso. El holotipo de *Turinia pagei* mide 330 milímetros de longitud y 164 milímetros de anchura máxima: un pez de unos 33 centímetros, grande para un telodonto. El peso no está calculado de forma verificada.

6. Anatomía. Era un telodonto aplanado de arriba abajo —al contrario que la mayoría, comprimidos lateralmente—, con un cefalotórax ancho que domina el cuerpo: 165 milímetros de longitud máxima en el holotipo, frente a un tronco estrecho de 33 milímetros de anchura conservada. Estaba cubierto de diminutas escamas con forma de diente. Por dentro, el holotipo

conserva un sistema de ocho pares de branquias, la región bucal revestida de dentículos diminutos y hasta el estómago, reconocible por su relleno de sedimento.

7. Armas y defensas naturales. Sin mandíbulas, no tenía armas ofensivas. Su defensa era su forma: un cuerpo plano pegado al fondo, cubierto de escamas dentadas, difícil de ver y de agarrar entre el sedimento.

8. Sentidos. Lo que la ciencia aún no sabe en detalle. La región nasohipofisaria y las aberturas branquiales están descritas en el holotipo, pero la capacidad concreta de sus órganos sensoriales no se puede medir en el fósil.

9. Cómo se movía. Se desplazaba sobre el fondo y nadaba cerca de él, con su cuerpo aplanado y su cola; los estudios de escamación de los telodontos lo clasifican en el grupo ecológico de sustratos duros, pegado al lecho de ríos y aguas someras.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Es uno de los pocos peces sin mandíbulas con dieta razonablemente conocida: el contraste entre el relleno de su intestino y el sedimento que lo rodea sugiere que el tubo digestivo se llenó en vida, y los investigadores lo interpretan como un alimentador de depósitos: tragaba sedimento y aprovechaba la materia orgánica que contenía.

11. Comportamiento. Se lo reconstruye como un pez de fondo, tranquilo, que se alimentaba sobre el sedimento de aguas someras. Su escamación completa se conoce en posición ventral, coherente con una vida apoyada sobre el lecho.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe.

13. Reproducción y crías. Lo que la ciencia aún no sabe. No se conocen huevos ni juveniles atribuidos a *Turinia*.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe.

15. Depredadores, rivales y presas. En las aguas del tránsito Silúrico–Devónico convivía con acantodios, otros telodontos y los primeros peces con mandíbulas, que pudieron ser sus depredadores y competidores. No «cazaba» presas en sentido estricto: su alimento era el propio sedimento y su materia orgánica.

16. Adaptaciones. Su perfil aplanado dorsoventralmente lo convierte en el miembro menos derivado de un clado entero de telodontos planos, y su anatomía interna —branquias, dentículos bucales, estómago— es la mejor ventana que existe al interior de un telodonto, un grupo conocido casi siempre solo por escamas sueltas.

17. Evolución y parientes vivos. Los telodontos dejaron de existir en el Devónico tardío y no tienen descendientes directos. En los análisis filogenéticos, *T. pagei* y los galeáspidos aparecen como grupos hermanos, y juntos como grupo hermano de los osteostracios más los vertebrados con mandíbulas: está, por tanto, muy cerca de la raíz de nuestra propia historia.

18. Descubridor del primer fósil. La especie fue descrita por James Powrie en 1870, a partir de un ejemplar único de Turin Hill que sigue siendo el holotipo (NMS G.1891.92.133). Traquair creó el género *Turinia* en 1896, y Stensiö restauró definitivamente ese nombre en 1958 tras una etapa en la que la especie se llamó *Thelodus pagei*.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. El holotipo de *T. pagei*, conservado en los Museos Nacionales de Escocia, es uno de los fósiles de telodonto más estudiados del mundo: sobre ese

único ejemplar se ha reconstruido casi todo lo que se sabe de la anatomía interna del grupo.

20. Causa de su desaparición. Lo que la ciencia aún no sabe en detalle para el género. Los telodontos en conjunto fueron desapareciendo a lo largo del Devónico y ninguno cruzó al Carbonífero, sin una causa única demostrada.

21. Debate científico abierto. La anatomía del holotipo ha generado interpretaciones parciales y contradictorias durante más de un siglo, y la posición de los telodontos en el árbol de los vertebrados —¿grupo natural o cajón de formas primitivas?— sigue debatiéndose análisis a análisis.

22. Dato curioso. Su nombre original tuvo que cambiarse porque ya lo usaba un pájaro: *Cephalopterus* es también un ave amazónica actual, el paragüero. La paleontología tuvo que ceder el nombre a la ornitología, y así nació *Turinia*.

TURRISASPIS

**Turrisaspis elektor* Daeschler, Frumes & Mullison, 2003*



Ilustración: Turrisaspis en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL



Foto real del fósil: [Skye McDavid, CC BY 4.0].

1. Nombre y significado. *Turrisaspis* significa «escudo torre», y le va perfecto: es un placodermo cuyas placas dorsales son tan altas y estrechas que el animal llevaba una especie de torre sobre el lomo. Su especie tipo es *Turrisaspis elektor* Daeschler, Frumes & Mullison, 2003.

2. Clasificación. Pez placodermo, orden Arthrodira, familia Groenlandaspididae. Es un groenlandaspídido emparentado con *Groenlandaspis*, *Tiaraspis* y *Africanaspis*, dentro del conjunto de artrodiros de placas dorsales altas del Devónico tardío.

3. Cuándo vivió. Devónico tardío, en el Fameniense. La especie tipo es del Fameniense de

Pensilvania y la segunda especie, *Turrisaspis strudensis*, del Fameniense tardío de Bélgica.

4. Dónde vivió. La especie tipo procede de Red Hill, en Pensilvania (Estados Unidos), un yacimiento fluvial de la Formación Catskill famoso por sus tetrápodos primitivos. La especie belga procede de Strud, otra localidad fameniense con restos de tetrápodos. Eran peces de ríos y llanuras de inundación, no de mar abierto.

5. Tamaño y peso. Era un placodermo pequeño o mediano. En la muestra de Red Hill, los escudos cefálicos de *T. elektor* miden entre 2,2 y 4,7 centímetros de longitud y entre 2,2 y 4,3 de anchura: la cabeza entera cabía en la palma de una mano. La longitud total del cuerpo no está publicada de forma verificada y el peso no se ha calculado.

6. Anatomía. Su escudo cefálico es corto, casi tan ancho como largo (relación media anchura/longitud de 0,96), con la placa pineal dividida en dos en todos los ejemplares. Las placas del tronco son su firma: la placa dorsal media y las laterales posteriores son altas y estrechas, con una relación altura/longitud en torno a 2,4 en la placa lateral posterior, y la dorsal media lleva numerosas aserraciones gruesas en su borde trasero y tubérculos ordenados en filas.

7. Armas y defensas naturales. No era un depredador de grandes presas: su boca, orientada hacia abajo, era la de un alimentador del fondo. Su defensa era la coraza —incluida esa «torre» dorsal alta y estrecha que protegía el lomo— frente a los depredadores mayores de su río.

8. Sentidos. Los canales de la línea lateral están bien marcados en sus placas, con la línea supraorbitaria prolongándose hasta el borde trasero del escudo cefálico: un sistema sensorial desarrollado para orientarse en aguas de río, probablemente turbias. No hay estudios sensoriales más específicos.

9. Cómo se movía. Su forma corporal, con la boca ventral y la coraza alta, sugiere un diseño hidrodinámico para mantenerse pegado al sustrato, desplazándose junto al fondo de canales y charcas de la llanura de inundación.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Los estudios paleoecológicos de Red Hill interpretan a *Turrisaspis elektor* —junto a *Groenlandaspis pennsylvanicus*— como un alimentador de detritos en la interfaz agua-sedimento: recogía restos orgánicos del fondo con su boca orientada hacia abajo.

11. Comportamiento. En Strud (Bélgica), el material de *Turrisaspis* se sitúa en la parte baja de la línea de crecimiento al compararlo con el de Pensilvania, y el conjunto de placodermos de esa localidad ha sido interpretado como una posible zona de cría, con proporción alta de inmaduros. Si los adultos vivían más lejos y solo acudían a esas aguas a reproducirse es una hipótesis en estudio, no un hecho.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe.

13. Reproducción y crías. En los placodermos se ha documentado la gestación interna en varios grupos, y las concentraciones de inmaduros en localidades como Strud han alimentado la hipótesis de áreas de cría en el Fameniense. Para *Turrisaspis* en concreto no hay evidencia reproductora directa.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe, aunque el estudio de 29 placas dorsales medias de Red Hill permitió reconstruir su crecimiento: la variación de tamaños y formas resultó ser la de una sola especie en distintas etapas de crecimiento.

15. Depredadores, rivales y presas. En Red Hill convivía con depredadores formidables como el gran pez de aletas lobuladas *Hyneria*, de más de tres metros, además de otros placodermos, acantodios y tiburones primitivos. Su «presa» eran los detritos y los pequeños organismos del sedimento.

16. Adaptaciones. Su adaptación es la especialización en el fondo fluvial: boca ventral, cuerpo pensado para no despegarse del sustrato y una coraza dorsal en forma de torre que da nombre al género, una silueta única entre los placodermos de su tiempo.

17. Evolución y parientes vivos. Los groenlandaspídidos fueron uno de los últimos grandes grupos de placodermos, con distribución casi mundial en el Devónico tardío. Los placodermos no tienen descendientes vivos, pero su estudio ilumina los primeros pasos de los vertebrados con mandíbulas.

18. Descubridor del primer fósil. El género y su especie tipo fueron descritos por Edward B. Daeschler, Anna C. Frumes y C. Frederick Mullison en 2003, en las *Records of the Australian Museum*, a partir del abundante material de Red Hill. La segunda especie, *T. strudensis*, fue descrita después a partir del material de Strud, en Bélgica.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. El material de Red Hill se conserva en la Academia de Ciencias Naturales de Filadelfia (colección ANSP) —de ahí procede la foto de esta ficha— y el de Strud en colecciones belgas. Son piezas de estudio fundamentales para entender las faunas fluviales del Fameniense en ambos lados del Atlántico devónico.

20. Causa de su desaparición. Lo que la ciencia aún no sabe en detalle. El género no sobrevivió al Devónico: desapareció en el contexto de la crisis de fin del período, que afectó con especial dureza a las faunas de aguas continentales y someras.

21. Debate científico abierto. La fauna de Strud se parece tanto a la de Red Hill que se han propuesto intercambios faunísticos importantes entre ambas regiones de Euramérica, y la unidad ontogenética de las muestras —qué placas son de juveniles y cuáles de adultos pequeños— sigue afinándose estudio a estudio.

22. Dato curioso. El yacimiento belga de Strud y el de Red Hill, en Pensilvania, hoy separados por un océano, compartían en el Fameniense casi la misma fauna de placodermos, incluido este pez con una torre en el lomo: en su época ambos lugares estaban en el mismo continente, Euramérica.

UMZANTSIA

**Umzantsia amazana* Gess & Ahlberg, 2018*



Ilustración: Umzantsia en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL

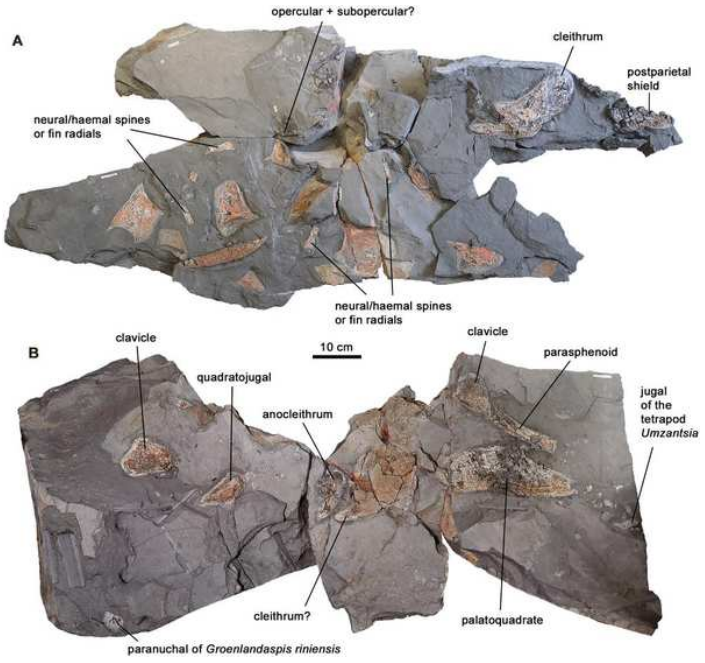


Foto real del fósil: [Robert W. Gess, Per E. Ahlberg, CC BY 4.0, vía Wikimedia Commons].

1. Nombre y significado. El nombre genérico viene del isiXhosa «uMzantsi», que significa «sur» y también «Sudáfrica», en referencia a su lugar de origen. El nombre de la especie, *amazana*, significa «ondulaciones del agua», por el ornamento de su piel ósea, formado por crestas finas y paralelas que recuerdan las ondas de una superficie de agua.

2. Clasificación. Vertebrado con extremidades del grupo de los estegocéfalos (los «tetrápodos» en sentido amplio), dentro de los tetrapodomorfos sarcopterigios. Es uno de los primeros vertebrados de cuatro patas de África y, junto con *Tutusius*, uno de los dos únicos conocidos del

Devónico de todo el continente africano y de Gondwana en esa época, salvo contadas excepciones.

3. Cuándo vivió. Vivió en el Devónico más tardío, en el Fameniense final, hace unos 360 millones de años, muy cerca del cierre del periodo.

4. Dónde vivió. Sus fósiles proceden de un solo lugar: el yacimiento de Waterloo Farm, junto a Grahamstown (Makhanda), en la provincia del Cabo Oriental, Sudáfrica, en lutitas de la Formación Witpoort. En el Devónico, aquella costa de Gondwana quedaba dentro del círculo polar antártico, a unos 70° de latitud sur: un tetrápodo polar, algo que nadie esperaba.

5. Tamaño y peso. Era algo menor que su vecino *Tutusius*, que rondaba el metro. Escalando sus huesos con la reconstrucción del cráneo de *Ventastega*, se estima una cabeza de unos 13 cm y una mandíbula inferior de 17,9 cm, lo que sugiere un animal de bastante menos de un metro de longitud total. Su peso no se ha estimado.

6. Anatomía. Se conoce por huesos desarticulados del cráneo, una mandíbula y un cleitro (hueso de la cintura escapular), todos aplanados y transformados por el metamorfismo del yacimiento: el hueso original fue reemplazado por mica secundaria. Su rasgo inconfundible es el ornamento dérmico de crestas paralelas finas, como ondas, que cubre los huesos del cráneo y también el cleitro, un rasgo «de pez» que lo sitúa en una posición intermedia entre los tetrápodos devónicos y formas como *Tiktaalik*.

7. Armas y defensas naturales. Como otros tetrápodos primitivos, dispondría de dientes y colmillos para sujetar presas, aunque el material conocido es escaso. Su defensa principal sería el propio medio acuático y su piel ósea reforzada en cabeza y hombros. No se conocen espinas ni corazas especiales.

8. Sentidos. Lo que la ciencia aún no sabe en detalle: el material conserva parte del hueso yugal con el borde de la órbita, así que tenía ojos bien formados, pero no hay estudios específicos sobre su oído o su línea lateral.

9. Cómo se movía. En vida habría parecido una mezcla de cocodrilo y pez: cabeza de aspecto reptiliano, patas cortas y cola con aleta caudal, según la reconstrucción general de los tetrápodos de Waterloo Farm. Nadaría ondulando el cuerpo y se apoyaría con las extremidades en aguas someras. No se han conservado las patas de este género en concreto.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Lo que la ciencia aún no sabe con certeza: por su parentesco y su ambiente, se infiere un carnívoro acuático que se alimentaba de peces y otros animales pequeños del estuario, pero no hay contenido estomacal ni presas asociadas que lo confirmen.

11. Comportamiento. Lo que la ciencia aún no sabe: solo se conoce material atribuido probablemente a un único individuo holotipo, más una mandíbula de otro nivel, así que no se puede reconstruir si era solitario o social.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe: ningún fósil conserva indicios de sonidos o exhibiciones.

13. Reproducción y crías. Lo que la ciencia aún no sabe: no se conocen huevos, larvas ni juveniles de este género.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe: nadie ha medido anillos de crecimiento en sus huesos.

15. Depredadores, rivales y presas. Compartía el estuario de Waterloo Farm con una fauna rica: el pez de aletas lobuladas gigante *Hyneria*, placodermos como *Groenlandaspis*, el otro tetrápodo *Tutusius* y los primeros celacantos conocidos de un vivero fósil. Los ejemplares jóvenes pudieron ser presa de los peces mayores; sus presas probables eran peces pequeños e invertebrados acuáticos.

16. Adaptaciones. Su gran dato adaptativo no es un órgano, sino un lugar: vivía dentro del círculo polar antártico devónico, con inviernos largos y oscuros, lo que demuestra que los primeros tetrápodos no eran animales solo tropicales, como se creyó durante décadas.

17. Evolución y parientes vivos. Forma parte del tallo evolutivo que lleva de los peces de aletas lobuladas a todos los vertebrados terrestres actuales, incluidos nosotros. Sus parientes vivos más cercanos, muy lejanos, son los celacantos, los peces pulmonados y el conjunto de los tetrápodos actuales.

18. Descubridor del primer fósil. El género y la especie fueron descritos en 2018 por Robert W. Gess y Per E. Ahlberg en la revista *Science*, a partir de material recuperado en Waterloo Farm, yacimiento destapado por las obras de desmonte de la carretera N2 en 2016.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. El holotipo reúne huesos craneales y un cleitro de un mismo nivel del yacimiento; el material se conserva en las colecciones asociadas al Museo Albany de Grahamstown, el centro de referencia de Waterloo Farm. No se conoce una exhibición pública destacada del ejemplar.

20. Causa de su desaparición. Dejó de existir al final del Devónico, en el marco de las crisis ambientales que cerraron el periodo hace unos 359 millones de años; la causa concreta para este género no está documentada.

21. Debate científico abierto. Su posición filogenética exacta se discute: el ornamento «de pez» de su cleitro sugiere un puesto intermedio entre *Tiktaalik* y los tetrápodos más derivados, y el material es tan escaso y está tan transformado por el metamorfismo que cada hueso nuevo puede cambiar el árbol.

22. Dato curioso. Es uno de los tetrápodos más australes de todos los tiempos: mientras sus primos de Groenlandia y Letonia vivían cerca del ecuador devónico, *Umzantsia* nadaba en un estuario polar, a la luz de inviernos larguísimos.

UNCITES

**Uncites* Defrance, 1825*



Ilustración: Uncites en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL



Foto real del fósil: [Ghedoghedo, CC BY-SA 4.0].

1. Nombre y significado. *Uncites* deriva del latín *uncus*, «gancho», por la forma fuertemente curvada de su concha, que recuerda un pico o una garra. La especie más conocida del género es *Uncites gryphus*, cuyo nombre alude al grifo mitológico, mitad águila y mitad león, por esa misma silueta de pico curvado.

2. Clasificación. Braquiópodo articulado de la clase Rhynchonellata, orden Athyridida, superfamilia Uncitoidea y familia Uncitidae, de la que es el único género: una familia entera para un solo género. En clasificaciones antiguas se le acercó a los stringocefálidos, grandes

braquiópodos del Devónico medio, con los que comparte época y ambientes arrecifales.

3. Cuándo vivió. Vivió en el Devónico medio, sobre todo en el Eifeliense y el Givetiense, hace aproximadamente entre 393 y 383 millones de años.

4. Dónde vivió. Sus fósiles aparecen en depósitos marinos de Europa y Asia: es clásico de las calizas devónicas de Alemania (región del Eifel) y se ha citado en varios países europeos y asiáticos. Vivía en mares cálidos y someros, a menudo cerca de arrecifes.

5. Tamaño y peso. Era un braquiópodo de tamaño medio a grande para su grupo: las conchas de *U. gryphus* suelen medir unos pocos centímetros, en torno a 3–5 cm. Su peso en vida no se ha estimado.

6. Anatomía. Su concha es inconfundible: biconvexa, con costillas radiales finas, y con el umbo de la valva ventral prolongado en un pico largo y fuertemente curvado hacia dentro, como un gancho, que le da un perfil asimétrico muy llamativo. En su interior, como otros atirídidos, sostenía un lofóforo (el órgano filtrador) sobre un esqueleto calcáreo en espiral. Se ha señalado en este género un posible dimorfismo relacionado con una bolsa de cría en las hembras.

7. Armas y defensas naturales. No tenía armas: su defensa era la concha calcárea gruesa, que se cerraba con fuerza gracias a los músculos aductores, y su vida fija al fondo, pasando desapercibido entre el arrecife.

8. Sentidos. Los braquiópodos carecen de ojos y de cabeza diferenciada; perciben el entorno de forma muy simple, por sensibilidad química y al tacto en el borde del manto. El detalle en *Uncites* no se ha estudiado.

9. Cómo se movía. Era sésil: vivía fijo al sustrato, anclado por un pedúnculo carnoso que salía entre las valvas, y no se desplazaba en su vida adulta.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Era un filtrador suspensívoro: abría ligeramente la concha y el lofóforo, una corona de tentáculos ciliados, generaba corrientes que atrapaban el plancton y las partículas orgánicas del agua.

11. Comportamiento. Vivía probablemente en grupos sobre fondos duros o entre escombros de arrecife, como hacen muchos braquiópodos devónicos que forman bancos densos. No hay estudios de comportamiento específicos para el género.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe: no hay ningún indicio de comunicación entre individuos; los braquiópodos actuales no muestran conductas comunicativas conocidas.

13. Reproducción y crías. Por analogía con los braquiópodos actuales, liberaría gametos al agua y pasaría por una larva planctónica breve antes de fijarse al fondo. La posible bolsa de cría señalada en el género es un rasgo debatido y excepcional entre braquiópodos.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe para este género; los braquiópodos actuales de tamaño parecido viven varios años.

15. Depredadores, rivales y presas. No cazaba: su «presa» era el plancton. Sus amenazas serían peces placodermos y cefalópodos devónicos capaces de romper conchas, además de organismos perforadores. Competía por el espacio y el alimento con otros filtradores del arrecife: corales, briozoos y otros braquiópodos.

16. Adaptaciones. El pico en forma de gancho pudo ayudarle a anclarse o a mantener la comisura de la concha elevada sobre el sedimento blando, lejos del fango, una solución parecida a la de otros braquiópodos de fondos blandos. Es una interpretación funcional razonable, no una certeza.

17. Evolución y parientes vivos. Los braquiópodos fueron el grupo dominante de los mares paleozoicos y hoy sobreviven unas pocas centenas de especies, como *Lingula* y los terebratúlidos actuales. *Uncites* no dejó descendientes directos conocidos: su familia se cerró con él.

18. Descubridor del primer fósil. El género fue establecido por Jacques-Louis-Marin Defrance en 1825, en los inicios de la paleontología de invertebrados, a partir de material europeo del Devónico.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. Los ejemplares clásicos de *U. gryphus* de las calizas del Eifel alemán se conservan y exhiben en museos de historia natural europeos; la foto real de esta ficha muestra un ejemplar de la especie procedente del Devónico de Alemania.

20. Causa de su desaparición. El género desapareció antes del final del Devónico, en el retroceso general de las faunas arrecifales del Devónico medio y tardío; la causa concreta no está documentada.

21. Debate científico abierto. Su posición taxonómica ha oscilado entre grupos: el *Treatise on Invertebrate Paleontology* lo sitúa en Athyridida con familia propia, mientras que obras divulgativas y el catálogo de este libro lo acercaron a otros órdenes. La posible bolsa de cría y el dimorfismo asociado también siguen en discusión.

22. Dato curioso. Es tan peculiar que tiene una familia para él solo, Uncitidae, y su pico de grifo lo convierte en uno de los braquiópodos más fáciles de reconocer de todo el Devónico: ningún otro tiene esa silueta de gancho.

VENTASTEGA

**Ventastega curonica* Ahlberg, Clack, Lukševičs & Zupiņš, 1994*



Ilustración: Ventastega en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL



Foto real del fósil: [Nobu Tamura (http://spinops.blogspot.com), CC BY 3.0, vía Wikimedia Commons].

1. Nombre y significado. *Ventastega* combina el río Venta, junto al que se hallaron sus primeros fósiles en la localidad de Ketleri (Letonia), con *-stega*, «techo», sufijo clásico de los primeros tetrápodos (como *Ichthyostega*). El nombre de la especie, *curonica*, alude a Curonia, el nombre latino de Kurzeme, la región occidental letona donde vivió.

2. Clasificación. Vertebrado del grupo troncal de los tetrápodos (estegocéfalo), uno de los tetrapodomorfos devónicos más primitivos conocidos: está más cerca de la base del árbol, por debajo incluso de *Acanthostega* e *Ichthyostega* en varios análisis, y sirve de puente entre *Tiktaalik* y los primeros tetrápodos con patas.

3. Cuándo vivió. Vivió en el Fameniense superior, al final del Devónico, hace unos 365 millones de años según las dataciones más citadas (el intervalo fameniense completo abarca de 372,2 a 358,9 millones de años).

4. Dónde vivió. Sus restos proceden de dos localidades de Letonia occidental: Ketleri, a orillas del río Venta, y Pavāri, junto al río Ciecere, ambas en la Formación Ketleri. Era un ambiente costero de aguas someras, entre lagunas y marismas mareales del borde de un mar interior.

5. Tamaño y peso. El material nuevo de 2008 permitió estimar una longitud de entre 1 y 1,3 metros: un tetrápodo de buen tamaño, parecido a un pequeño cocodrilo. Su peso no se ha estimado de forma verificada.

6. Anatomía. Es un mosaico perfecto de pez y tetrápodo: el cráneo y la caja craneana tienen ya la forma característica de los primeros tetrápodos, pero la mandíbula conserva colmillos en la serie coronoide, un rasgo de pez que sus parientes perdieron. El estudio de 2008 reconstruyó casi todo el cráneo, con una gran fontanela entre los huesos nasales, hueso preopercular en la mejilla (otro rasgo primitivo) y partes de la cintura escapular, la extremidad anterior y la pelvis.

7. Armas y defensas naturales. Su arma era la boca: filas de dientes marginales y colmillos en el paladar (vómer y palatino) y en la mandíbula, hechos para sujetar presas escurridizas bajo el agua. No tenía coraza; su talla era su mejor defensa.

8. Sentidos. Tenía ojos relativamente grandes, mayores que los de *Tiktaalik*, y espiráculos amplios relacionados con la respiración aérea y quizá con la percepción del aire en la superficie. El detalle de su oído interno se conoce gracias a la caja craneana conservada, estudiada en 2008.

9. Cómo se movía. Se conoce media extremidad anterior y parte de la pelvis, de patrón típicamente tetrápodo, parecidas a las de *Acanthostega*: patas con dedos pensadas más para remar y apoyarse en aguas someras que para caminar en tierra firme. Nadaba con la cola y se impulsaba con las extremidades en el fondo de lagunas costeras.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Era un depredador acuático: emboscaba peces y otros animales de las aguas someras y los retenía con sus colmillos, al estilo de los grandes peces depredadores de los que desciende.

11. Comportamiento. Lo que la ciencia aún no sabe: los fósiles son huesos desarticulados de varios individuos en un mismo horizonte, pero no permiten saber si vivía en grupos o en solitario.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe: no hay indicios fósiles de sonidos ni de exhibiciones.

13. Reproducción y crías. Lo que la ciencia aún no sabe: no se conocen huevos ni juveniles; por su grado evolutivo, lo probable es una reproducción acuática parecida a la de los peces y los primeros anfibios.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe: no se han publicado conteos de anillos de crecimiento para este género.

15. Depredadores, rivales y presas. En las lagunas de la Formación Ketleri convivía con peces de aletas lobuladas y placodermos, que serían a la vez sus presas (los menores) y sus rivales por el papel de depredador mayor del estuario.

16. Adaptaciones. Su mezcla de cráneo de tetrápodo y mandíbula de pez muestra la evolución en marcha: primero cambió la cabeza y las patas, y la «modernización» completa del esqueleto llegó después. Sus espiráculos grandes apuntan a una vida asomando la cabeza a la superficie de aguas pobres en oxígeno.

17. Evolución y parientes vivos. Es una pieza clave de la transición pez–tetrápodo: confirma que la forma del cráneo tetrápodo evolucionó antes que muchos rasgos de las patas. Todos los vertebrados terrestres actuales, incluidos nosotros, descendemos de animales de este grado evolutivo.

18. Descubridor del primer fósil. Los primeros restos se recogieron en 1933, pero fueron atribuidos por error a un pez llamado *Polyplocodus wenjukovi*. Per E. Ahlberg, Jennifer A. Clack, Ervīns Lukševičs e Ivars Zupiņš reconocieron su verdadera naturaleza y describieron *Ventastega curonica* en 1994 en las *Philosophical Transactions of the Royal Society*; en 2008, Ahlberg y colaboradores publicaron en *Nature* la reconstrucción completa del cráneo con el material nuevo de Pavāri.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. El material de Ketleri y Pavāri, que incluye el cráneo casi completo descrito en 2008, se conserva en las colecciones paleontológicas letonas (Museo de la Naturaleza de Letonia, en Riga, institución de referencia de los autores letones del hallazgo).

20. Causa de su desaparición. Desapareció al final del Devónico, con la crisis que cerró el periodo hace unos 359 millones de años y que borró a la mayoría de los tetrápodos troncales y de los placodermos.

21. Debate científico abierto. Su posición exacta se sigue afilando con cada análisis: unos lo dejan como el tetrápodo troncal más primitivo tras los elpistostegios y otros lo agrupan junto a *Acanthostega*. También se debate cuánto tiempo pasaba fuera del agua, porque las patas completas del género siguen sin aparecer.

22. Dato curioso. Estuvo 60 años «escondido» en los cajones con el nombre equivocado de un pez: entre su hallazgo en 1933 y su reconocimiento en 1994, nadie vio que aquel «pez» tenía en realidad cabeza de uno de los primeros animales de cuatro patas del planeta.

VIAPHACOPS

**Viaphacops pipa* (Hall & Clarke, 1888)*



Ilustración: Viaphacops en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL



Foto real del fósil: [Dwergenpaartje, CC BY-SA 3.0].

1. Nombre y significado. *Viaphacops* es un «*Phacops* de camino»: un facópido emparentado con el gran género *Phacops*, del que se separó por detalles de la glabela y los ojos. La especie tipo, *V. pipa*, fue descrita en el siglo XIX dentro de *Phacops* y transferida al nuevo género cuando este se creó en 1972.

2. Clasificación. Trilobite del orden Phacopida y la familia Phacopidae, dentro de los facopinos. El género fue erigido por Z. A. Maximova en 1972 e incluye unas ocho especies descritas, entre ellas *V. cristata, V. bombifrons, V. multicinctus, V. venezuelensis, V. newelli, V. pirovanoi* y *V.*

spinoedgecombei.

3. Cuándo vivió. Su registro abarca desde el Devónico inferior (Lochkoviense) hasta el Devónico medio (Givetiense), aunque la mayoría de las especies son del Devónico medio: un arco de decenas de millones de años, aproximadamente entre 419 y 383 millones de años atrás.

4. Dónde vivió. Era un trilobite casi cosmopolita para su época: se conoce de Norteamérica y Sudamérica (Bolivia, la Formación Floresta del Altiplano Cundiboyacense en Colombia y Venezuela) y de Asia (Kazajistán central y el Lejano Oriente ruso), siempre en mares someros tropicales del Devónico.

5. Tamaño y peso. Era un trilobite pequeño-mediano: el ejemplar de *V. multicinctus* de la foto de referencia mide 45 mm de longitud derivada completa. La mayoría de las especies rondan los 3–5 cm. Su peso en vida no se ha estimado.

6. Anatomía. Tenía el plan corporal clásico de los facópidos: cefalón semicircular con glabela abultada y tuberculada, grandes ojos esquizocroales (con lentes separadas, como los de *Phacops*), tórax de segmentos articulados y un pigidio pequeño. La especie boliviana *V. orurensis* y otras del grupo han servido para estudiar el enrollamiento y la muda dentro del sedimento.

7. Armas y defensas naturales. Su defensa era el exoesqueleto calcificado y la capacidad de enrollarse, protegiendo las partes blandas ventrales, una estrategia perfeccionada en los facópidos. Algunas especies desarrollan espinas que dificultan ser tragado por un depredador.

8. Sentidos. Destacaba su vista: los ojos esquizocroales de los facópidos, con cada lente separada y de gran tamaño, figuran entre los sistemas visuales más sofisticados de los trilobites. También percibiría vibraciones y sustancias químicas con antenas y órganos ventrales que no fosilizan.

9. Cómo se movía. Caminaba sobre el fondo marino con sus patas articuladas bajo el tórax y podía nadar cortas distancias; las mudas halladas dentro del sedimento sugieren que algunas especies se enterraban parcialmente para mudar a cubierto.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Como la mayoría de los facópidos, se alimentaría de detritos y pequeños organismos del sedimento superficial, removiendo el fondo con las patas y llevando las partículas a la boca ventral. No hay contenido digestivo descrito para el género.

11. Comportamiento. El hallazgo de conjuntos de muda con patrón infaunal (dentro del sedimento) en *V. orurensis* del Givetiense de Bolivia indica una conducta de muda protegida, enterrado, que antes se creía exclusiva de un grupo emparentado, *Paciphacops*. Es de los primeros comportamientos de trilobites analizados con enfoque filogenético.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe: no hay indicios de comunicación más allá del contacto y las señales químicas propias de los artrópodos marinos.

13. Reproducción y crías. Lo que la ciencia aún no sabe en detalle: como otros trilobites, pasaría por larvas diminutas (fase protaspis) que crecían mudando el exoesqueleto; no se conocen puestas ni larvas asignadas al género.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe: el número de mudas conservadas no permite calcular su longevidad.

15. Depredadores, rivales y presas. Sus depredadores serían los nuevos cazadores del Devónico: peces placodermos, cefalópodos y otros artrópodos grandes. El aumento general de

espinas y de conductas de enterramiento en trilobites de la época se interpreta como respuesta a esa presión creciente de depredación, la llamada revolución marina del Paleozoico medio.

16. Adaptaciones. Combinaba tres soluciones defensivas: ojos enormes para ver venir el peligro, enrollamiento para cerrarse como una bola acorazada y, en algunas especies, la muda bajo el sedimento para no quedar blando y expuesto tras cambiar el exoesqueleto.

17. Evolución y parientes vivos. Los trilobites desaparecieron por completo al final del Pérmico y no tienen descendientes; sus parientes vivos más cercanos dentro de los artrópodos son, a gran distancia, los quelicerados (arañas y cangrejos herradura) según la mayoría de los análisis.

18. Descubridor del primer fósil. La especie tipo fue descrita por James Hall y John M. Clarke en 1888 como *Phacops pipa*; Maximova creó el género *Viaphacops* en 1972 al reconocer que estas formas merecían grupo propio.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. Los ejemplares de *V. multicinctus* fotografiados en esta ficha y material de especies sudamericanas se conservan en colecciones como la del Museo Americano de Historia Natural de Nueva York, que guarda la colección Branisa de trilobites bolivianos, incluido material de *V. orurensis*.

20. Causa de su desaparición. El género se cierra en el Devónico medio, dentro del declive progresivo de los trilobites facópidos; no hay una causa concreta documentada para *Viaphacops* en particular.

21. Debate científico abierto. Hace falta una revisión filogenética del grupo de géneros afines (*Viaphacops*, *Paciphacops*, *Ananaspis*, *Kainops*, *Echidnops*) que incluya los caracteres de comportamiento —muda infaunal, espinosidad, tamaño— porque esos rasgos parecen haber evolucionado más de una vez de forma independiente.

22. Dato curioso. Es uno de los pocos trilobites cuyo comportamiento de muda se estudia como un carácter evolutivo más: mudaba escondido bajo el sedimento, como quien se cambia de ropa a cubierto porque el barrio se había vuelto peligroso.

WALLISEROPS

**Walliserops trifurcatus* Morzadec, 2001 — el trilobite del tridente*



Ilustración: Walliserops en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL



Foto real del fósil: [Daderot, CC0].

1. Nombre y significado. El género honra al profesor Otto Walliser, de la Universidad de Gotinga. El nombre de la especie tipo, *trifurcatus*, significa «de tres horquillas»: describe su rasgo imposible de olvidar, el tridente de tres puntas que brota de la frente. Antes de su descripción formal, los coleccionistas lo conocían como el «tridente» de Marruecos y se barajó para él el nombre informal *Parabolops*, «cara de parábola».

2. Clasificación. Trilobite del orden Phacopida y la familia Acastidae, pariente cercano del género *Comura*. El género cuenta con cuatro especies descritas —*W. trifurcatus*, *W. hammii* y *W.*

tridens (Chatterton y colaboradores, 2006) y *W. lindoei* (Chatterton y Gibb, 2010)— y al menos tres más registradas y aún sin describir.

3. Cuándo vivió. Vivió en el Devónico inferior y medio, en rocas de hace aproximadamente entre 410 y 390 millones de años; los ejemplares comerciales clásicos proceden de estratos del Devónico medio del Anti-Atlas.

4. Dónde vivió. Todos los fósiles descritos proceden de las montañas del Anti-Atlas, en el sur de Marruecos, sobre todo de los estratos cercanos a Foum Zguid y de yacimientos como Jebel Issoumour y Timarzit. En vida caminaba por un mar somero y cálido que cubría el borde norte de Gondwana.

5. Tamaño y peso. Era un trilobite mediano y muy espinoso: los ejemplares completos miden típicamente entre 5 y 8,5 cm contando la curvatura del cuerpo y el tridente (un ejemplar clásico mide 55 mm de largo por 23 mm de ancho; otro, 85 mm por 30 mm). Su peso en vida no se ha estimado.

6. Anatomía. Además del tridente, lleva el cuerpo cubierto de espinas: un ejemplar bien preparado muestra más de ochenta espinas libres entre el cefalón, el eje del tórax, los lóbulos pleurales y el pigidio. El tridente nace de la glabela y se proyecta hacia delante y hacia arriba, con tres puntas cuya forma (largas y divergentes en *W. trifurcatus*, cortas y paralelas en *W. tridens*) distingue a las especies. Llama la atención su asimetría: en *W. hammii* la espina occipital se curva de forma regular hacia un lado, un rasgo genético del género y no una malformación.

7. Armas y defensas naturales. Su panoplia de espinas es su defensa evidente: un depredador que intentara tragarlo se encontraba con un bocado erizado por todas partes. El propio tridente, levantado del fondo al caminar, pudo servir también como elemento disuasorio frontal.

8. Sentidos. Tenía los grandes ojos esquizocroales típicos de los facópidos, con lentes separadas de alta calidad óptica para su época, orientados para vigilar el entorno mientras caminaba por el fondo.

9. Cómo se movía. Caminaba sobre el sedimento con sus patas ventrales. Las adaptaciones del género —incluidas las desviaciones de la simetría y la ausencia de espinas en los dos primeros segmentos torácicos— se interpretan como ajustes para mantener el tridente elevado y sin arrastrar mientras avanzaba.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Como otros trilobites bentónicos, se alimentaría de detritos y pequeños organismos del fondo. Una de las hipótesis sobre el tridente es precisamente alimentaria: que lo usara para remover el sedimento en busca de comida, como un rastrillo frontal.

11. Comportamiento. Lo que la ciencia aún no sabe con certeza: el debate sobre el tridente (ver §21) es en el fondo un debate sobre su comportamiento: exhibición entre rivales, herramienta de alimentación o ambas cosas.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe: si el tridente servía de señal visual, sería una forma de «comunicación» con rivales y posibles parejas, pero no hay pruebas directas.

13. Reproducción y crías. Lo que la ciencia aún no sabe: no se conocen larvas ni puestas del género; se ha propuesto que las diferencias de tridente entre formas podrían reflejar dimorfismo entre sexos, hipótesis que la existencia de al menos seis variantes de tridente hace difícil de

sostener.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe: no hay estimaciones basadas en mudas o anillos para este género.

15. Depredadores, rivales y presas. Compartía el mar con peces acorazados, cefalópodos y otros depredadores devónicos frente a los que su armadura de espinas era la respuesta. Sus «rivales» serían otros machos de su especie si el tridente funcionaba como en los escarabajos actuales con cuernos: para medirse sin llegar a un enfrentamiento directo.

16. Adaptaciones. Es uno de los trilobites más extremos en ornamentación: tridente frontal, decenas de espinas y asimetrías programadas genéticamente. Todo su diseño parece girar en torno a mantener esa horquilla triple despejada del fondo mientras caminaba.

17. Evolución y parientes vivos. Los acástidos fueron un grupo exitoso del Devónico, pero los trilobites en conjunto desaparecieron al final del Pérmico sin descendencia; sus parientes vivos más próximos son lejanos (los quelicerados actuales, en la mayoría de los análisis).

18. Descubridor del primer fósil. Pierre Morzadec describió formalmente el género y *W. trifurcatus* en 2001, adelantándose al nombre *Parabolops* que Brett y Chatterton preparaban. Chatterton y colaboradores añadieron *W. hammii* y *W. tridens* en 2006, y Chatterton y Gibb describieron *W. lindoei* en 2010.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. Los ejemplares de *W. trifurcatus* preparados con las espinas y el tridente libres de roca son piezas de museo en todo el mundo; la foto real de esta ficha corresponde a un ejemplar expuesto en el Museo de Ciencias Naturales de Houston, procedente de la Formación Timrhanrhart, en Jbel Gara el Zguilma, valle del Draa (Marruecos).

20. Causa de su desaparición. El género se cierra en el Devónico, dentro del declive general de los trilobites facópidos y acástidos antes de las crisis del final del periodo; no hay una causa concreta documentada para *Walliserops*.

21. Debate científico abierto. La función del tridente es uno de los enigmas más divertidos de la paleontología devónica: ¿herramienta para remover el sedimento, defensa, señal de exhibición entre rivales como los cuernos de un escarabajo, o algo relacionado con el apareamiento? La asimetría bilateral programada y las diferencias entre especies mantienen el debate vivo, sin consenso.

22. Dato curioso. Es el único trilobite con un tridente de tres puntas en la frente, y su preparación es tan delicada que liberar las más de ochenta espinas de la roca puede llevar a un preparador experto decenas de horas de trabajo con microchorro de arena.

WATTIEZA

**Wattieza givetiana* Stockmans, 1968 — el primer árbol*



Ilustración: Wattieza en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL



Foto real del fósil: [AstroboyUltra, CC BY-SA 4.0].

1. Nombre y significado. *Wattieza* fue erigido por el paleobotánico belga François Stockmans, que en 1968 describió la especie *W. givetiana* a partir de frondes fósiles del Devónico medio de Bélgica (el nombre alude al piso Givetiense). Otra especie, *W. casasii*, fue descrita por Chris Berry en 2000 desde Venezuela, en honor de Jhonny Casas, uno de sus descubridores.

2. Clasificación. Planta vascular del grupo extinguido de las cladoxilópsidas (clase Cladoxylopsida, orden Pseudosporochnales), parientes cercanos de los helechos y las colas de caballo actuales. No era un árbol «de verdad» en el sentido moderno: no tenía hojas verdaderas

ni madera como la de los árboles actuales.

3. Cuándo vivió. Vivió en el Devónico medio, hace unos 385 millones de años (Givetiense), cuando las plantas terrestres más altas medían hasta entonces apenas un par de metros.

4. Dónde vivió. Se conoce de tres regiones: Bélgica (el material original de Stockmans), Venezuela (formación Campo Chico, cordillera de Perijá, estado Zulia) y el estado de Nueva York (condado de Schoharie), donde sus copas se unieron por fin a los famosos tocones de Gilboa, el «bosque fósil» más antiguo conocido.

5. Tamaño y peso. Era el gigante de su tiempo: al menos 8 metros de altura, con estimaciones que llegan a 8–10 metros o más, parecido en porte a un helecho arbóreo actual. Su tronco tenía una base bulbosa con numerosas raíces pequeñas de anclaje. El peso de un ejemplar no se ha estimado.

6. Anatomía. Su diseño era modular y extraño: un tronco recto que en lo alto llevaba grandes ramas dispuestas en filas longitudinales, a modo de frondes sin hojas verdaderas, que la planta iba desprendiendo como módulos. La fotosíntesis la hacían los tallos y ramillas verdes, muy ramificados. Los troncos, conocidos desde 1870 como *Eospermatopteris*, muestran hebras carbonosas longitudinales y una base plana con muchas raíces pequeñas. No poseía cambium leñoso como los árboles modernos; su sistema vascular era una malla compleja.

7. Armas y defensas naturales. Una planta no tiene armas, pero su gran defensa fue el tamaño: elevar la copa a 8 metros la ponía fuera del alcance de los pequeños artrópodos terrestres de la época y le daba ventaja total en la carrera por la luz.

8. Sentidos. No aplica en el sentido animal: las plantas no tienen órganos de los sentidos, aunque responden a la luz y a la gravedad para orientar su crecimiento, como hacen las plantas vasculares actuales.

9. Cómo se movía. No se movía: vivía arraigada en el mismo sitio toda su vida. Solo «viajaban» sus esporas, dispersadas por el viento desde lo alto de la copa: ahí la altura era también una catapulta reproductiva.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Su «dieta» era la fotosíntesis: fabricaba su alimento con luz solar, agua y dióxido de carbono, sin hojas verdaderas, usando la superficie verde de sus ramas y tallos. Sus raíces absorbían agua y sales del suelo de las orillas y llanuras húmedas donde crecía.

11. Comportamiento. Formaba bosques: en Gilboa, decenas de tocones quedaron fosilizados en pie, en posición de vida, formando la arboleda más antigua conocida del planeta. Al desprenderse las ramas viejas, estos árboles producían gran cantidad de hojarasca y detritos, creando suelo y alimento para una fauna de artrópodos terrestres.

12. Comunicación. No aplica como en los animales. Lo que la ciencia aún no sabe es si existían relaciones de cooperación con hongos del suelo (micorrizas) en este grupo concreto, algo frecuente en las plantas terrestres primitivas.

13. Reproducción y crías. Se reproducía por esporas, no por semillas ni flores: las estructuras reproductoras se formaban en las ramas de la copa y las esporas caían o volaban para germinar en suelos húmedos cercanos. Su altura ayudaba a dispersarlas más lejos.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe: no se puede contar su edad con anillos,

porque no formaba madera verdadera; su construcción modular y de crecimiento rápido sugiere, según los especialistas, una planta de vida relativamente corta y estrategia «colonizadora».

15. Depredadores, rivales y presas. No tenía presas. Sus «rivales» eran las demás plantas en la carrera por la luz, y sus consumidores serían los pequeños artrópodos detritívoros que se alimentaban de sus ramas caídas; los herbívoros terrestres de gran tamaño aún no existían.

16. Adaptaciones. Inventó el formato «árbol» antes que nadie: tronco elevado, copa fotosintética desprendible por módulos y base con raíces de anclaje. Esa arquitectura le permitió dominar los primeros bosques y, de paso, enterrar carbono en tierra firme a una escala nunca vista.

17. Evolución y parientes vivos. Las cladoxilópsidas se extinguieron al final del Devónico sin dejar descendientes directos. Sus parientes vivos más cercanos son los helechos y las colas de caballo (equisetos). Y una precisión que este libro declara en las §§17 y 21: la copa llamada *Wattieza* y los tocones llamados *Eospermatopteris* son partes del MISMO árbol de Gilboa —*Eospermatopteris* tiene su propia ficha en la letra E de este Libro 5—, así que ambas fichas describen, cada una desde su parte, a la misma planta.

18. Descubridor del primer fósil. Los tocones de Gilboa se descubrieron en la década de 1870 y fueron descritos como *Eospermatopteris*, pero la copa permaneció desconocida más de un siglo. Stockmans nombró *Wattieza* en 1968 desde fósiles belgas de frondes, y la unión definitiva copa–tronco llegó con los ejemplares hallados en 2005 en el condado de Schoharie (Nueva York) y publicados en *Nature* en 2007 por Stein, Mannolini, Hernick, Landing y Berry: «los árboles cladoxilópsidos gigantes resuelven el enigma de los tocones del bosque más antiguo de la Tierra en Gilboa».

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. Los tocones de Gilboa son piezas legendarias de los museos del estado de Nueva York, y el material de *W. casasii* se conserva entre el Museo Nacional de Cardiff (Gales) y la sección de paleontología del Museo de Biología de la Universidad del Zulia, en Maracaibo (Venezuela). La foto real de esta ficha muestra una rama fósil de *Wattieza casasii* sobre su roca.

20. Causa de su desaparición. Las cladoxilópsidas desaparecieron al final del Devónico, desplazadas en los bosques por las progimnospermas como *Archaeopteris*, con madera verdadera y hojas más eficientes; la causa concreta del cierre del género no está documentada.

21. Debate científico abierto. El debate central es de identidad: si *Wattieza* (la copa) y *Eospermatopteris* (tronco y base) son el mismo organismo —como demostraron los ejemplares articulados de 2005— y cómo deben tratarse dos nombres para una sola planta; la nomenclatura botánica permite mantener nombres distintos para órganos distintos, pero la discusión sobre su uso en divulgación sigue abierta. También se debate cómo crecía exactamente un tronco sin madera verdadera hasta los 8 metros.

22. Dato curioso. Durante más de 130 años, el bosque más antiguo del mundo fue un misterio de tocones sin cabeza: nadie sabía qué copa llevaban los *Eospermatopteris* de Gilboa hasta que en 2005 apareció un ejemplar completo con la copa de *Wattieza* aún unida al tronco.

WOCKLUMERIA

**Wocklumeria sphaeroides* (Richter, 1848)*



Ilustración: Wocklumeria en vida (reconstrucción).

1. Nombre y significado. *Wocklumeria* toma su nombre de la localidad y la zona estratigráfica de Wocklum, en el Sauerland alemán, cuyo nivel de calizas (la «zona de Wocklum») marca el tramo final del Devónico. El nombre de la especie, *sphaeroides*, alude a la forma casi esférica de la concha adulta. Otto H. Schindewolf erigió el género en 1937; la especie había sido descrita por Richter en 1848.

2. Clasificación. Molusco cefalópodo ammonoideo del orden Clymeniida, suborden Wocklumeriina, superfamilia Wocklumeriaceae y familia Wocklumeriidae. Los clyménidos son inconfundibles por dentro: su sifúnculo (el tubo que recorre la concha) va por el lado dorsal, al revés que en casi todos los demás ammonoideos, que lo llevan ventral.

3. Cuándo vivió. Es un fósil del Devónico más tardío posible: el Fameniense terminal (Devónico superior VI), en la zona que lleva su propio nombre, justo antes del evento Hangenberg que cierra el periodo, hace unos 359 millones de años.

4. Dónde vivió. Se conoce de las calizas de Wocklum y otros cortes clásicos del macizo renano alemán (Oberrödinghausen, Drewer, Hasselbachtal), de Turingia (Böhlen, cerca de Saalfeld, localidad del lectotipo), de Polonia (Kowala, montes de Santa Cruz) y del Maïder, en el sur de Marruecos: un habitante de los mares abiertos de Europa y el norte de Gondwana.

5. Tamaño y peso. Era un ammonoideo pequeño: las conchas adultas rondan unos pocos centímetros de diámetro (los ejemplares figurados clásicos se reproducen a aumentos de 1,5–2,5 veces su tamaño natural). Su peso en vida no se ha estimado.

6. Anatomía. Su concha es subdiscoidal a casi globosa, de vueltas que se expanden muy despacio (concha «longidoma»), con el ombligo pequeño en el adulto. Los juveniles pasan por una fase de enrollamiento triangular muy característica, con tres constricciones radiales profundas, y la concha adulta se estrecha de golpe en la abertura final. La sutura es sencilla en apariencia, pero

con una silla ventral redondeada típica del grupo, y los últimos tabiques se apiñan, señal de madurez.

7. Armas y defensas naturales. Como otros cefalópodos con concha, su defensa era la propia concha compartimentada y la capacidad de retraer el cuerpo blando en la cámara de habitación; muchos ammonoideos dispondrían además de tinta, aunque en este género no hay prueba directa.

8. Sentidos. Los cefalópodos son animales visuales: dispondría de ojos bien desarrollados a ambos lados de la cabeza, como sus parientes actuales. El detalle en *Wocklumeria* no se ha conservado.

9. Cómo se movía. Nadaba por propulsión a chorro, expulsando agua por el hipónomo, y regulaba su flotación ajustando gas y líquido en las cámaras de la concha a través del sifúnculo dorsal. Las simulaciones hidrostáticas en clyménidos indican cuerpos con cámaras de habitación relativamente cortas y aberturas orientadas hacia arriba en reposo: nadadores de aguas abiertas, no muy veloces.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Era un depredador marino: con sus tentáculos atraparía pequeños animales del plancton y del fondo, que desmenuzaba con un pico córneo y la rádula, como los cefalópodos actuales. No hay contenido digestivo descrito para el género.

11. Comportamiento. Lo que la ciencia aún no sabe: se le supone una vida pelágica solitaria o en pequeños grupos, como la de la mayoría de los ammonoideos, pero no hay concentraciones de individuos que permitan afirmarlo.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe: los cefalópodos actuales se comunican cambiando el color y la textura de la piel, pero nada de eso fosiliza en este género.

13. Reproducción y crías. Lo que la ciencia aún no sabe para el género; por analogía con los ammonoideos en general, pondría numerosos huevos pequeños de los que salían crías planctónicas con una conchita inicial diminuta.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe: no se han publicado estimaciones de longevidad basadas en el conteo de tabiques para *Wocklumeria*.

15. Depredadores, rivales y presas. Sus presas probables eran pequeños crustáceos y otros animales pelágicos; sus depredadores, los grandes peces del Devónico final y otros cefalópodos mayores. Competía con toda la radiación final de clyménidos y goniatites del Fameniense terminal.

16. Adaptaciones. Su rasgo maestro es interno: el sifúnculo dorsal, agrandado respecto a otros ammonoideos, pudo ayudar a vaciar el líquido de las cámaras recién formadas, porque en posición de reposo quedaba cerca del fondo de cada cámara. Su concha, algo más gruesa que la de otros ammonoideos, equilibraba flotación y resistencia.

17. Evolución y parientes vivos. Los clyménidos aparecieron en el Fameniense y desaparecieron por completo en el límite Devónico–Carbonífero: no dejaron descendientes. Sus parientes vivos más cercanos son los demás cefalópodos actuales (nautilos, sepias, calamares y pulpos), primos lejanos dentro de los moluscos con concha enrollada.

18. Descubridor del primer fósil. La especie fue descrita por Richter en 1848 a partir de

material de Böhlen, cerca de Saalfeld (Turingia); Schindewolf creó el género en 1937 en su monografía sobre las capas de Wocklum, y R. Thomas Becker ha sido el gran revisor moderno del grupo, con trabajos que ordenaron la evolución y la distribución de toda la familia.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. El lectotipo de *W. sphaeroides* se conserva en las colecciones federales alemanas de Berlín (material citado como BGR Spandau), y hay ejemplares históricos en el Museo Senckenberg de Fráncfort procedentes de Kowala y de los cortes renanos. La especie da nombre a una subzona bioestratigráfica usada en tres continentes.

20. Causa de su desaparición. Desapareció en el evento Hangenberg, la crisis del límite Devónico–Carbonífero: justo por encima de sus últimos niveles, con la subzona *applanata* de sus parientes *Epiwocklumeria*, el registro muestra el cierre de todo el grupo de los wocklumeriáceos.

21. Debate científico abierto. La clasificación interna de los wocklumeriinos sigue en revisión: si deben agruparse con los Clymeniina o mantenerse como suborden propio (Wocklumeriina), si las diferencias entre «especies» como *W. sphaeroides* y *W. plana* son reales o variaciones de una misma forma muy variable, y los patrones paedomórficos (adultos que conservan rasgos juveniles) del género son temas activos en la literatura de Becker y colaboradores.

22. Dato curioso. Vivió tan al borde del final de su era que su nombre sirve para fechar rocas en todo el mundo: cuando un geólogo encuentra *Wocklumeria sphaeroides*, sabe que está a un paso, en tiempo geológico, del fin del mundo devónico.

WUTTAGOONASPIS

**Wuttagoonaspis fletcheri* Ritchie, 1973*



Ilustración: Wuttagoonaspis en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL



Foto real del fósil: [Bloopityboop, CC BY-SA 4.0, vía Wikimedia Commons].

1. Nombre y significado. *Wuttagoonaspis* significa «escudo de Wuttagoona», por la estación ganadera de Wuttagoona, al noroeste de Cobar (Nueva Gales del Sur, Australia), su localidad tipo; *-aspis* es «escudo», el sufijo clásico de los peces acorazados. Alex Ritchie describió el género en 1973 como «un artrodiro inusual» del Devónico australiano.

2. Clasificación. Pez placodermo del orden Arthrodira, en su familia propia Wuttagoonaspidae, dentro del grupo de los actinolepidoideos y emparentado con los antarctáspidos. Es uno de los artrodiros más primitivos, de nivel de organización actinolepide, y un género casi endémico de

Australia, con registros posteriores también en el Devónico inferior de China.

3. Cuándo vivió. Vivió en el Devónico, con registros que abarcan el Devónico inferior y el medio: el conjunto faunístico que lleva su nombre está ampliamente distribuido por el centro de Australia en niveles del Eifeliense al Givetiense (hace unos 393–383 millones de años), y el material chino citado es del Devónico inferior.

4. Dónde vivió. Sus fósiles clásicos proceden del oeste de Nueva Gales del Sur (Wuttagoona, monte Jack, monte Grenfell, cerca de Cobar y Wilcannia) y el conjunto de *Wuttagoonaspis* se extiende por el centro de Australia (cuenca Amadeus). Vivía en mares someros y estuarios del borde de Gondwana oriental.

5. Tamaño y peso. La mayoría del material corresponde a peces moderados, pero grandes placas halladas cerca de la cordillera de Toowoomba, en el suroeste de Queensland, indican que algunas especies del género podían alcanzar hasta 1 metro de longitud. Su peso no se ha estimado.

6. Anatomía. Su cráneo es inconfundible y «extraño», en palabras de los especialistas: largo, con los orificios oculares pequeños y separados, y un patrón de placas del techo craneal anómalamente pequeñas, descrito como bizarro y distinto al de cualquier otro artrodiro. El ornamento de las placas, con crestas y tubérculos en patrón radiante, recuerda al de los filolépidos, peces acorazados aplanados con los que se le ha relacionado. La coraza cubría cabeza y parte delantera del tronco; la cola quedaba libre.

7. Armas y defensas naturales. Su defensa era la coraza ósea de cabeza y tronco. Sus mandíbulas eran débiles para un artrodiro, lo que sugiere que no era un cazador de presas duras: no tenía el filo cortante de los grandes artrodiros depredadores.

8. Sentidos. Tenía ojos pequeños y bien separados y, como otros peces, un sistema de línea lateral cuyos surcos sensoriales se dibujan sobre las placas del cráneo; esos surcos son precisamente uno de los rasgos que permiten reconstruir su anatomía. Se ha señalado la posibilidad de una electrorrecepción en placodermos australianos afines, pero para este género es solo una hipótesis de contexto.

9. Cómo se movía. Nadaba ondulando la parte trasera, sin coraza, del cuerpo y la cola, con ayuda de las aletas pectorales que salían por aberturas de la coraza del tronco, como en otros artrodiros primitivos de tronco largo.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Sus mandíbulas débiles apuntan a un alimentador de fondo que tomaba presas pequeñas y blandas, como gusanos y otros invertebrados de los fondos someros marinos y estuarinos, hozando o aspirando en el sedimento blando.

11. Comportamiento. Lo que la ciencia aún no sabe: el material es sobre todo de placas y techos craneales, sin concentraciones que permitan reconstruir grupos o conductas sociales.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe: ningún fósil conserva señales de sonidos o exhibiciones; como otros peces, se orientaría por la vista y la línea lateral.

13. Reproducción y crías. Lo que la ciencia aún no sabe para este género; en los placodermos en general se ha demostrado fertilización interna en varios grupos, con embriones fósiles en yacimientos australianos de otros géneros, pero nada de eso se ha descrito en *Wuttagoonaspis*.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe: no hay estudios de anillos de crecimiento

en sus placas.

15. Depredadores, rivales y presas. Compartía las aguas con otros placodermos (antiarcos como *Bothriolepis*, con el que aparece mezclado en algunos yacimientos del centro de Australia), peces de aletas lobuladas y acantodios. Los ejemplares grandes de un metro estarían cerca de la cima de su comunidad de fondo; los jóvenes serían presa de peces mayores.

16. Adaptaciones. Su combinación de coraza pesada, cráneo largo de placas pequeñas y mandíbulas débiles encaja con una vida de fondo en aguas someras, protegido por el blindaje mientras buscaba alimento blando en el sedimento.

17. Evolución y parientes vivos. Los placodermos desaparecieron al final del Devónico sin descendientes directos; son una rama temprana y hermana del resto de vertebrados con mandíbulas. La posición de *Wuttagoonaspis* interesa porque podría iluminar un posible enlace temprano entre los artrodiros primitivos y los filolépidos aplanados.

18. Descubridor del primer fósil. Alex Ritchie, del Museo Australiano de Sídney, describió el género y la especie en 1973 en la revista *Palaeontographica*, a partir del material de la estación de Wuttagoona recogido en las campañas australianas de vertebrados devónicos.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. El material tipo se conserva en el Museo Australiano de Sídney. Advertencia de revisión: se ha señalado en la literatura reciente que la descripción original de la caja craneana de Ritchie (1973) no coincide con la observación directa de los ejemplares de la colección, por lo que el género fue retirado de al menos una gran matriz filogenética reciente hasta que se redescriba el material.

20. Causa de su desaparición. Desapareció dentro del Devónico, antes de las crisis finales del periodo; los placodermos en conjunto se cerraron hace unos 359 millones de años. La causa concreta para este género no está documentada.

21. Debate científico abierto. Su posición es de las más discutidas entre los artrodiros: familia propia para unos, puente hacia los filolépidos para otros, y con un problema añadido y declarado —la descripción de su caja craneana de 1973 no se ha podido reproducir en los ejemplares—, de modo que su lugar exacto en el árbol de los placodermos espera una redescripción moderna del material tipo.

22. Dato curioso. Da nombre a toda una fauna: el «conjunto de *Wuttagoonaspis*» sirve para reconocer y fechar rocas del Devónico en medio continente australiano, y su cráneo de placas diminutas sigue siendo, medio siglo después de su descripción, uno de los más raros de todos los peces acorazados.

XENACANTHUS

**Xenacanthus decheni* Beyrich, 1848*

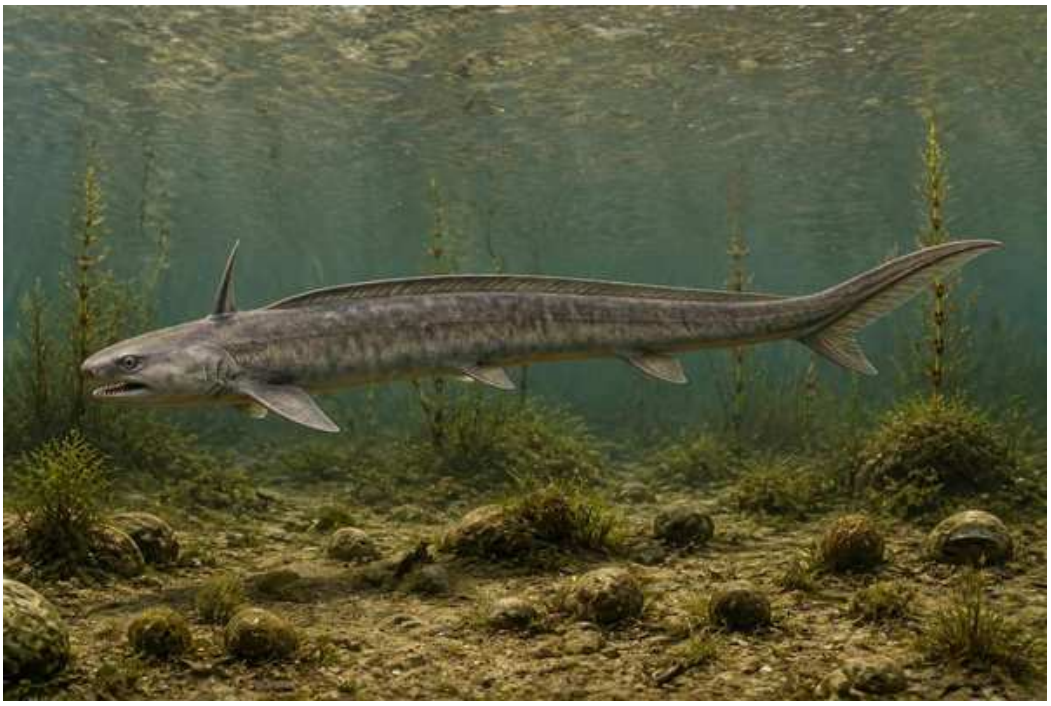


Ilustración: Xenacanthus en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL



Foto real del fósil: [Ghedoghedo, CC BY-SA 4.0].

1. Nombre y significado. *Xenacanthus* viene del griego *xénos*, «extraño, extranjero», y *ákanthos*, «espina»: la «espina extraña». El nombre describe su rasgo más llamativo, la larga espina que le salía de detrás de la cabeza. La especie tipo es *Xenacanthus decheni*.

2. Clasificación. Pez cartilaginoso (condrictio), subclase Elasmobranchii, orden Xenacanthiformes y familia Xenacanthidae. Género erigido por Beyrich en 1848. El nombre *Pleuracanthus* Agassiz, 1837, figura como sinónimo en las listas taxonómicas y forma parte de la larga historia nomenclatural del grupo. Honestidad sobre su presencia en este libro: el catálogo del Libro 5 lo incluye porque el linaje xenacántido hunde sus raíces en el Devónico, pero el género en sentido estricto, según el tratamiento actual de Wikipedia, es sobre todo carbonífero–pérmico (véanse las secciones 3 y 21).

3. Cuándo vivió. Aquí hay que ser totalmente honestos: los fósiles atribuidos con seguridad a *Xenacanthus* proceden del Carbonífero y del Pérmico de Norteamérica, Europa y Sudamérica. Las

especies que antes se citaban del Triásico fueron trasladadas al género separado *Mooreodontus*. Algunas fuentes divulgativas antiguas afirmaban que las primeras especies del género vivieron en el Devónico tardío, pero esa atribución no está confirmada en el tratamiento actual: el análisis cladístico de Hampe (2002) separó además a *Antarctilamna*, del Devónico medio, de la relación con los tiburones xenacántidos. En resumen: linaje con origen debatido en el Devónico, género confirmado sobre todo en el Carbonífero–Pérmico.

4. Dónde vivió. Distribución mundial en ambientes de agua dulce: Europa (entre otras, las cuencas alemanas y Bohemia), Norteamérica y Sudamérica (por ejemplo, la Formación Río do Rasto, en Brasil). Los análisis isotópicos de sus dientes indican que era un género eurioico, capaz de vivir tanto en ríos como en lagos oligotróficos y eutróficos (Fischer y colaboradores, 2013).

5. Tamaño y peso. Es un miembro relativamente pequeño de su orden. *X. decheni* alcanzaba alrededor de 1 metro; *X. meisenheimensis*, hasta 1,2 metros; *X.* (*Expleuracanthus*) *gaudryi*, unos 58 centímetros; y *X. parallelus* es de los más pequeños, con machos adultos de 20 centímetros y hembras de 34. El peso no está calculado de forma verificada. Algunas fuentes secundarias antiguas citaban longitudes mucho mayores para el género, pero las medidas por especie publicadas en la literatura revisada son las anteriores.

6. Anatomía. Cuerpo esbelto y alargado, parecido al de una anguila. Su aleta dorsal era como una cinta que recorría todo el lomo, rodeaba la cola y se unía con la aleta anal. De detrás del cráneo salía una espina larga, recta y móvil. Los dientes eran inconfundibles: pequeños, con forma de «V», con la base provista de un par de cúspides en forma de gancho (dientes diplodontes). Como en la mayoría de los tiburones fósiles, el género se conoce sobre todo por dientes y espinas fosilizados, porque el cartílago se conserva mal.

7. Armas y defensas naturales. Su gran espina cefálica era su rasgo defensivo más evidente. Se ha especulado con que pudiera haber sido venenosa, de forma parecida a la de algunas rayas actuales, pero es una hipótesis sin demostración directa y así debe contarse.

8. Sentidos. Lo que la ciencia aún no sabe en detalle para este género. No hay estudios publicados que reconstruyan sus sentidos a partir de material propio bien conservado.

9. Cómo se movía. La disposición de su aleta dorsal en cinta, continua alrededor de la cola, recuerda a la de los congrios actuales, y se interpreta que nadaba ondulando el cuerpo de forma parecida, serpenteando por ríos y lagos.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Se interpreta que se alimentaba de crustáceos pequeños y de peces paleoníscidos de escamas gruesas, a los que sujetaba con sus dientes en forma de «V» (Palmer, ed., 1999). No hay contenido estomacal directo que lo confirme especie por especie.

11. Comportamiento. Era un tiburón de agua dulce, algo rarísimo entre los tiburones, capaz de tolerar aguas muy distintas —ríos y lagos de química variada— según muestran los isótopos de oxígeno y estroncio de sus dientes. Del resto de su conducta diaria no hay evidencia directa.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe.

13. Reproducción y crías. Lo que la ciencia aún no sabe para este género en concreto. No hay puestas ni crías atribuidas con seguridad a *Xenacanthus* en las fuentes consultadas.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe.

15. Depredadores, rivales y presas. Sus presas interpretadas eran animales pequeños de ríos y lagos: crustáceos y peces de escamas gruesas. Sus propios depredadores no están documentados; en los ríos y lagos del Carbonífero y el Pérmico compartía el agua con anfibios grandes y otros peces que pudieron competir con él, pero sin evidencia directa de interacción.

16. Adaptaciones. La gran adaptación del género fue conquistar el agua dulce y prosperar en ella durante decenas de millones de años, con un cuerpo anguiforme para moverse entre la vegetación y los fondos, y una espina cefálica única entre los tiburones.

17. Evolución y parientes vivos. El análisis cladístico de los xenacántidos sugiere que el grupo evolucionó a partir de elasmobranquios febodóntidos. Los xenacántidos como orden se conocen desde el Carbonífero inferior hasta el Triásico superior. No tiene parientes vivos cercanos: los tiburones actuales son parientes muy lejanos dentro de los elasmobranquios.

18. Descubridor del primer fósil. El género fue erigido por Beyrich en 1848. La historia del material tipo de *X. decheni* es enrevesada: un ejemplar bien conservado de Ruppelsdorf, en Bohemia, fue descrito por Goldfuss, y el mismo ejemplar recibió después otros nombres antes de quedar fijado como *Xenacanthus*, un ejemplo clásico de los líos de nombres de la paleontología del siglo XIX.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. Hay ejemplares completos en laja expuestos en museos europeos —la foto real de esta ficha muestra un *Xenacanthus* sp. completo, con la espina cefálica visible— y dientes y espinas del género forman parte de colecciones de todo el mundo. El material procede de decenas de localidades del Carbonífero y el Pérmico.

20. Causa de su desaparición. La mayoría de los xenacántidos desaparecieron al final del Pérmico, en la gran extinción de ese período. En el tratamiento actual, *Xenacanthus* en sentido estricto no supera ese límite, porque las formas triásicas que antes se le atribuían hoy se clasifican en *Mooreodontus*; las fuentes antiguas que decían que el género sobrevivió hasta el final del Triásico reflejan esa clasificación anterior.

21. Debate científico abierto. El debate principal es el rango temporal: el catálogo de este libro lo recoge por el origen devónico propuesto para su linaje, pero el género propiamente dicho no está confirmado en el Devónico en las fuentes actuales —su registro seguro es carbonífero–pérmico y las atribuciones devónicas y triásicas han sido revisadas o reasignadas—. También siguen abiertos la lista exacta de especies válidas (se han descrito una veintena, con sinonimias) y si su espina era realmente venenosa.

22. Dato curioso. Casi todos los tiburones viven en el mar, pero este «tiburón de la espina extraña» hizo toda su carrera en ríos y lagos de agua dulce, y aun así sus fósiles aparecen en tres continentes.

XIHUPHYLLUM

**Xihuphyllum megalofolium* (Wu) Chen*



Ilustración: Xihuphyllum en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL

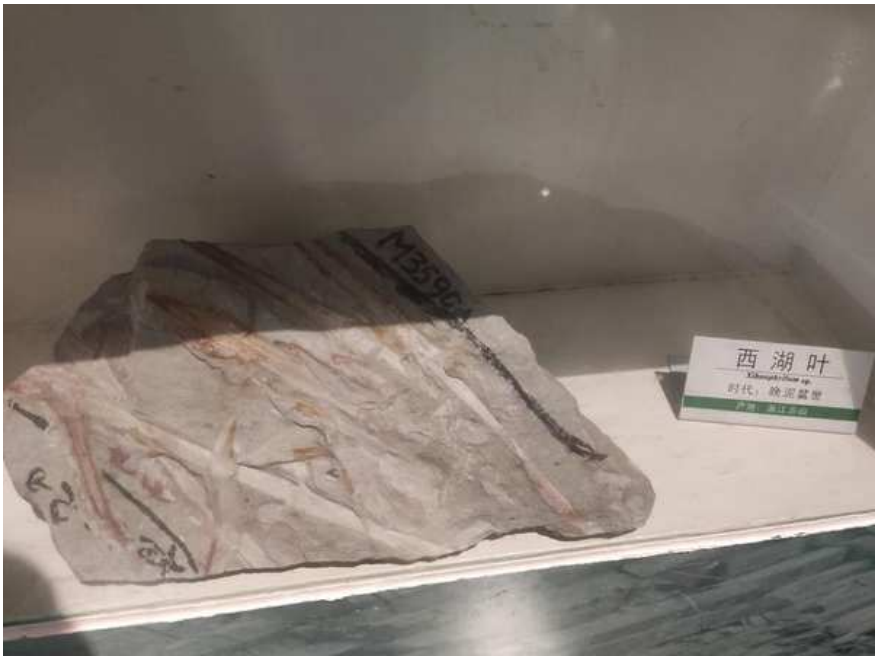


Foto real del fósil: [Dlyj0604, CC BY-SA 4.0, vía Wikimedia Commons].

1. Nombre y significado. El nombre específico, *megalofolium*, alude a sus hojas excepcionalmente grandes (*mega-*, grande, y *folium*, hoja). La especie fue descrita originalmente por Wu, combinada en *Xihuphyllum* por Chen y enmendada por Huang y colaboradores en su trabajo de 2017 (publicado en línea en 2016) en *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. El origen exacto de la primera parte del nombre genérico no está documentado en las fuentes consultadas, y no se inventa aquí.

2. Clasificación. Planta esfenopsida, del orden extinto Sphenophyllales. Es uno de los miembros

más antiguos y de mayor cuerpo de ese orden, y su estudio aporta datos clave sobre la historia evolutiva temprana de las esfenopsidas.

3. Cuándo vivió. Devónico tardío (Devónico superior), según el material de la Formación Wutong, en la provincia de Zhejiang, China. Las esfenopsidas como grupo aparecen en el registro precisamente en el Devónico tardío.

4. Dónde vivió. Sur de China: la Formación Wutong de Zhejiang. En su época, el bloque del sur de China estaba en latitudes tropicales y albergaba una diversidad notable de esfenopsidas tempranas.

5. Tamaño y peso. Planta grande para su grupo: la reconstrucción de Huang y colaboradores le da una estatura de 2 a 3 metros de altura. Sus tallos robustos alcanzaban hasta 42,5 milímetros de ancho. El peso de una planta viva no es calculable a partir del material fósil.

6. Anatomía. Presentaba un patrón de ramificación jerárquico: tallos robustos y con nudos bien marcados, de hasta 42,5 milímetros de ancho, con dos órdenes de ramas laterales. Los estudios morfométricos muestran que el ancho de los entrenudos de tallos y ramas de primer orden se correlaciona con su longitud. Las hojas, en forma de cuña, de cuña ancha o de espátula y de tamaño muy variable, se disponían en verticilos (anillos) en los nudos de tallos y ramas.

7. Armas y defensas naturales. Era una planta: no tenía armas. No se conoce ninguna defensa especial —ni espinas ni estructuras protectoras descritas— en el material publicado.

8. Sentidos. No tenía sentidos como los animales. Como toda planta, su crecimiento respondía a la luz y a la gravedad, pero no hay ningún estudio específico sobre respuestas concretas de *Xihuphyllum*.

9. Cómo se movía. No se desplazaba. Crecía en pie, con su sistema de tallos y ramas jerárquico, y solo se extendía por crecimiento, como hacen las plantas actuales emparentadas con las colas de caballo.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Su «dieta» era la fotosíntesis: fabricaba su alimento con la luz del sol, el agua y el aire. Para ello contaba con una herramienta extraordinaria: hojas laminares enormes de más de 80 milímetros de longitud y más de 3.000 milímetros cuadrados de superficie, un tamaño inusual para las esfenopsidas del Paleozoico, que le daban una gran superficie para captar luz.

11. Comportamiento. Formaba parte de la primera diversificación de las esfenopsidas en el sur de China, junto a contemporáneos como *Eviostachya*, *Hamatophyton*, *Rotafolia* y *Sphenophyllum*. Su porte de 2 a 3 metros la convertía en una planta destacada del sotobosque o de las orillas de su época.

12. Comunicación. No aplica como en los animales. Cualquier intercambio químico con su entorno es desconocido para este género fósil.

13. Reproducción y crías. Lo que la ciencia aún no sabe en detalle para *Xihuphyllum*: el trabajo de Huang y colaboradores se basa en material morfológico vegetativo, y las estructuras reproductoras del género no están descritas en las fuentes consultadas. Su grupo, las esfenopsidas, se reproducía por esporas.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe. No hay forma de medir cuántos años vivía

un ejemplar a partir del material disponible.

15. Depredadores, rivales y presas. No tenía presas: era una planta fotosintética. Sus «rivales» habrían sido otras plantas de su comunidad, que competían por la luz, y no hay evidencia directa de animales que se alimentaran de ella.

16. Adaptaciones. Su adaptación estrella es el tamaño: un cuerpo grande, con tallos robustos y ramificación en dos órdenes, coronado por hojas laminares gigantes para una esfenopsida, en una época en la que la mayoría de sus parientes eran plantas pequeñas y delgadas.

17. Evolución y parientes vivos. Las esfenopsidas aparecieron en el Devónico tardío, se diversificaron en el Carbonífero y el Pérmico, y hoy sobreviven representadas por un único género vivo: *Equisetum*, las colas de caballo. *Xihuphyllum* documenta que esa historia empezó, en el sur de China, con plantas ya grandes y complejas.

18. Descubridor del primer fósil. La especie tiene una historia en cadena: descrita originalmente por Wu, transferida al género *Xihuphyllum* por Chen, y descrita en detalle —como planta novedosa para la ciencia— por Huang y colaboradores a partir de material con preservación morfológica de la Formación Wutong de Zhejiang (trabajo de 2017, en línea desde 2016).

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. El material de estudio procede de la Formación Wutong (Zhejiang); entre los ejemplares citados en la literatura figuran hojas desprendidas como el espécimen PKUB13606a, de edad fameniense. No hay un ejemplar famoso en exhibición ampliamente documentado para este género, y en esta pasada no se localizó una foto libre utilizable de su fósil.

20. Causa de su desaparición. Lo que la ciencia aún no sabe. El género solo se conoce del Devónico tardío de Zhejiang y desaparece del registro sin una causa específica demostrada.

21. Debate científico abierto. Los datos del género son escasos: todo lo que se sabe procede esencialmente de un único estudio monográfico. Su estatura de 2 a 3 metros es una reconstrucción a partir de tallos y hojas, no de una planta completa articulada, y su posición exacta dentro de las Sphenophyllales tempranas seguirá ajustándose con nuevos hallazgos.

22. Dato curioso. Sus hojas superaban los 3.000 milímetros cuadrados de superficie: para hacerse una idea, una sola hoja de esta pariente primitiva de las colas de caballo era más grande que la planta entera de muchas esfenopsidas de su tiempo.

YMERIA

**Ymeria denticulata* Clack et al., 2012*



Ilustración: Ymeria en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL



Foto real del fósil: [FunkMonk, CC BY-SA 3.0].

1. Nombre y significado. *Ymeria* toma su nombre de la isla de Ymer (Ymer Ø), en el noreste de Groenlandia, donde se halló el fósil. El nombre específico, *denticulata*, alude a la superficie dentada o con pequeños dentículos de su mandíbula inferior. Precisión importante frente al encargo: el fósil no procede de una «montaña Ymer», sino de la ladera sur del monte Celsius, en la isla de Ymer.

2. Clasificación. Tetrápodo troncal temprano (estegocéfalo), del Devónico de Groenlandia. De los otros dos géneros de tetrápodos troncales de Groenlandia, *Acanthostega* e *Ichthyostega*, *Ymeria*

es el más cercano a *Ichthyostega*, junto al que se sitúa en el análisis cladístico de Clack y colaboradores (2012).

3. Cuándo vivió. Devónico tardío. Su edad exacta es incierta: el cráneo apareció en un talud al pie del monte Celsius y no puede asignarse a ninguna de las cuatro formaciones del Grupo Celsius Bjerg conservadas en la montaña, así que su antigüedad precisa dentro del Devónico tardío no está fijada.

4. Dónde vivió. Noreste de Groenlandia: la ladera sur del monte Celsius, en la isla de Ymer. El fósil estaba incluido en una arenisca roja pálida. En su época, la región formaba parte de un sistema de ríos y llanuras del interior de Laurussia, el mismo escenario que comparten *Acanthostega* e *Ichthyostega*.

5. Tamaño y peso. Solo se conoce un ejemplar, y es parcial: su cráneo medía unos 10 centímetros de longitud, claramente más pequeño que el de *Ichthyostega*. La longitud total del animal y su peso son desconocidos, porque no se conserva el cuerpo.

6. Anatomía. El holotipo conserva parte del cráneo —premaxilares y maxilares dentados, parte del paladar— y ambas mandíbulas inferiores, además de impresiones de la cintura escapular. Los premaxilares llevaban unos 11 dientes cada uno y los maxilares hasta 24, algo más que *Ichthyostega*. La interclavícula conservada se parece a la de *Ichthyostega*, lo que sugiere que el cuerpo, no conservado, pudo parecerse al de ese género.

7. Armas y defensas naturales. Sus dientes eran cónicos y afilados, algo menos curvados que los de *Ichthyostega*. La ornamentación superficial de los huesos del cráneo es menos marcada que en sus parientes, lo que Clack y colaboradores interpretaron como una «armadura» dérmica más ligera.

8. Sentidos. Conserva el surco de la línea lateral en la superficie externa de la mandíbula, en su mayor parte abierto: ese sistema, propio de animales acuáticos, detecta vibraciones y movimientos en el agua. No hay más datos sensoriales directos para el género.

9. Cómo se movía. Lo que la ciencia aún no sabe con certeza. No se conservan las extremidades; por su cercanía con *Ichthyostega* se infiere un animal sobre todo acuático, capaz de nadar y de apoyarse con las patas en aguas someras, pero es una inferencia, no un dato del fósil.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Sus dientes, más pequeños, más numerosos y menos curvados que los de *Ichthyostega*, indican que explotaba alimentos distintos a los de su pariente: presas más pequeñas, que sujetaba con dos filas de dientes en cada mandíbula —la externa, con hasta 33 piezas, y la interna, sobre los coronoides, con unas 22—.

11. Comportamiento. Lo que la ciencia aún no sabe. Solo se conoce un ejemplar, hallado aislado en un talud, sin contexto de grupo ni de conducta.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe.

13. Reproducción y crías. Lo que la ciencia aún no sabe. No hay huevos, crías ni juveniles atribuidos a *Ymeria*.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe.

15. Depredadores, rivales y presas. Compartía las aguas del Devónico tardío groenlandés con *Acanthostega* e *Ichthyostega*, parientes mayores con los que pudo competir por el alimento,

además de con los peces de su época. Sus presas concretas no están documentadas; no hay evidencia de quién pudo depredar sobre él.

16. Adaptaciones. Su rasgo único es una gran mancha de diminutos dentículos en el hueso prearticular de la mandíbula, justo bajo la fila interna de dientes, algo desconocido en *Ichthyostega* y en cualquiera de sus parientes. Esa superficie rugosa pudo ayudarle a sujetar presas pequeñas y resbaladizas dentro de la boca.

17. Evolución y parientes vivos. Es una pieza de la primera radiación de los tetrápodos: el tercer género y la quinta especie de tetrápodo identificados en el noreste de Groenlandia, una demostración de lo diversos que ya eran estos animales al final del Devónico. Sus parientes vivos son, a enorme distancia, todos los vertebrados de cuatro extremidades, incluidos nosotros.

18. Descubridor del primer fósil. El cráneo fue recogido en 1947 por un equipo de paleontólogos de Suecia y Dinamarca. Erik Jarvik, miembro de la expedición, no logró asignarlo ni a *Ichthyostega* ni a *Acanthostega*. En 1988 Jennifer Clack propuso por primera vez que era un tercer tipo de tetrápodo groenlandés, y en 2012 Clack, Ahlberg, Blom y Finney lo describieron formalmente como *Ymeria denticulata* en la revista *Palaeontology*.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. Solo existe un ejemplar conocido: el holotipo, con el cráneo parcial, las mandíbulas y el paladar, conservado en el Museo Zoológico de Copenhague. La foto real de esta ficha muestra precisamente ese material tipo, con su etiqueta original de 1947.

20. Causa de su desaparición. Lo que la ciencia aún no sabe. Con un único ejemplar y una edad exacta sin fijar, no puede saberse cuándo ni por qué desapareció el género; su mundo, el de los tetrápodos del Devónico tardío, se transformó por completo con las extinciones de final del período.

21. Debate científico abierto. Hay dos frentes abiertos: la edad exacta del fósil, imposible de fijar porque apareció en un talud y no en su capa original, y su posición en el árbol de los tetrápodos, que el propio análisis original reconoció como inestable —junto a *Ichthyostega*, pero con topologías alternativas casi igual de probables—.

22. Dato curioso. El fósil durmió 65 años en un museo: recogido en 1947, nadie logró decir qué era hasta que Clack lo propuso en 1988, y no recibió nombre hasta 2012. Todo lo que sabemos de *Ymeria* cabe en un solo cráneo de 10 centímetros.

YUNNANOLEPIS

**Yunnanolepis chii* Liu, 1963*



Ilustración: Yunnanolepis en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL



Foto real del fósil: [Jonathan Chen, CC BY-SA 4.0].

1. Nombre y significado. *Yunnanolepis* une Yunnan, la provincia china de donde proceden sus fósiles, con *lepis*, «escama» en griego, por su cuerpo cubierto de placas y escamas óseas. La especie tipo es *Yunnanolepis chii*, descrita por Liu en 1963.

2. Clasificación. Pez placodermo del orden Antiarchi (antiarcos) y de la familia Yunnanolepididae, de la que es el género que da nombre. Los yunnanolepídidos son antiarcos primitivos, reconocibles por sus techos craneales cortos y anchos y por un detalle interno de la placa dorsal media posterior (la *crista transversalis interna posterior* vuelta hacia adelante) que

es diagnóstico de la familia.

3. Cuándo vivió. Devónico inferior del sur de China. El material de Qujing procede de formaciones como la Xishancun, la Xitun y la Xichong. La familia en conjunto llega también al Devónico medio de China y de Vietnam. Zhu (1996) describió además una especie nueva del género, *Yunnanolepis porifera*.

4. Dónde vivió. Qujing, en la provincia de Yunnan, suroeste de China: uno de los yacimientos de vertebrados devónicos más importantes del mundo. Vivía en las aguas someras de esa región del bloque del sur de China, y material referido como *Yunnanolepis* cf. *Y. chii* se ha citado también de Vietnam.

5. Tamaño y peso. Era un pez muy pequeño. Los yunnanolepídidos en conjunto son formas diminutas, de menos de 5 centímetros según las síntesis del grupo, y *Yunnanolepis* encaja en ese retrato de antiarco menudo y de fondo. No hay una longitud total verificada publicada para *Y. chii* ni peso calculado.

6. Anatomía. Cabeza y parte anterior del cuerpo encerradas en una coraza de placas óseas con tubérculos en forma de verruga, con el techo del cráneo corto y ancho. A diferencia de los antiarcos avanzados, *Yunnanolepis* carecía del proceso braquial desarrollado de la articulación de la aleta pectoral, y sus «extremidades» pectorales eran cortas y gruesas. Poseía además una estructura única, el llamado aparato de Chang: una cavidad interna con una abertura al exterior situada en la sutura de dos placas de la coraza del tronco.

7. Armas y defensas naturales. Su defensa era la coraza: un escudo óseo completo sobre la cabeza y el tronco que protegía la mitad anterior del cuerpo, dejando fuera solo la cola escamosa. No tenía armas ofensivas especializadas.

8. Sentidos. Lo que la ciencia aún no sabe en detalle. No hay estudios sensoriales específicos para el género más allá de la anatomía general de su coraza y su cráneo.

9. Cómo se movía. Como otros antiarcos primitivos, sus extremidades pectorales cortas y gruesas —frente a las largas y articuladas de formas avanzadas como *Bothriolepis*— probablemente le ayudaban a impulsarse y arrastrarse sobre el sustrato, y quizá a enterrarse en el sedimento, más que a nadar largas distancias.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Lo que la ciencia aún no sabe de forma directa: no hay contenido estomacal publicado para el género. Por su forma de pez de fondo acorazado, con la boca en posición baja como en otros antiarcos, se infiere que recogía alimento pequeño del sedimento, pero debe contarse como inferencia.

11. Comportamiento. Se lo interpreta como un pez de fondo, tranquilo, que pasaba el tiempo apoyado sobre el sustrato de las aguas someras de Qujing. No hay evidencia de vida en grupo.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe.

13. Reproducción y crías. Lo que la ciencia aún no sabe. No hay huevos ni juveniles atribuidos con seguridad a *Yunnanolepis*.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe.

15. Depredadores, rivales y presas. Compartía las aguas de Qujing con una fauna riquísima del Devónico inferior chino: galeáspidos, otros placodermos como *Phymolepis* y *Chuchinolepis*, y

peces de aletas lobuladas como *Youngolepis*, que pudieron ser rivales o depredadores según su tamaño. Sus presas concretas no están documentadas.

16. Adaptaciones. Su gran novedad es el aparato de Chang, una cavidad interna con abertura propia dentro de la coraza, confirmada también en *Phymolepis* y *Vukhuclepis*. Su función exacta sigue sin estar clara, pero es una estructura que no se conoce en ningún otro grupo de peces.

17. Evolución y parientes vivos. Los antiarcos están entre los vertebrados con mandíbulas más basales que se conocen, así que *Yunnanolepis* ayuda a reconstruir cómo eran los primeros peces acorazados del planeta. Los placodermos desaparecieron por completo al final del Devónico, por lo que no tiene descendientes vivos: sus parientes actuales más cercanos son, a gran distancia, el resto de los vertebrados con mandíbulas.

18. Descubridor del primer fósil. El género y su especie tipo fueron descritos por Liu en 1963. Después, Zhang (1978) publicó el estudio clásico de los antiarcos del Devónico inferior de Yunnan, Young y Zhang (1996) aportaron nueva información morfológica sobre los yunnanolepídidos, y Zhu (1996) reexaminó *Y. chii* y describió *Y. porifera* a partir de material nuevo de Qujing.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. El material de Qujing —corazas y placas con números de colección del IVPP, como las series V4423 y V10499 citadas en la literatura— es el de referencia para el género. La foto real de esta ficha muestra un ejemplar de coraza de *Yunnanolepis* expuesto en museo (Baoding).

20. Causa de su desaparición. Lo que la ciencia aún no sabe para el género en concreto. *Yunnanolepis* solo se conoce del Devónico inferior (con la familia llegando al medio), y su grupo, los antiarcos, tuvo su última radiación a finales del Devónico y desapareció en el límite Devónico–Carbonífero.

21. Debate científico abierto. Siguen en discusión la filogenia interna de los antiarcos —con análisis que corroboran la monofilia de los yunnanolepidoideos pero reordenan a otros grupos—, la delimitación de las especies de *Yunnanolepis* (parte del material antiguo de «*Y. parvus*» resultó ser la especie nueva *Y. porifera*) y la función del aparato de Chang.

22. Dato curioso. Dentro de su coraza de apenas unos centímetros, este pececillo guardaba un órgano con nombre propio, el aparato de Chang, bautizado en honor de la profesora Meemann Chang, una de las grandes figuras de la paleontología china. Nadie sabe todavía para qué servía.

ZOSTEROPHYLLUM

**Zosterophyllum myretonianum* Penhallow, 1892*



Ilustración: Zosterophyllum en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL



Foto real del fósil: [Ghedoghedo, CC BY-SA 3.0].

1. Nombre y significado. Penhallow bautizó el género en 1892 pensando en *Zostera*, una planta marina con flores: describió sus fósiles como «plantas acuáticas de tallos rastreros, con ramas dicótomas estrechas y hojas lineales estrechas con el aspecto de *Zostera*». Con el tiempo se vio que aquellas «hojas» eran en realidad los tallos aéreos aplastados durante la fosilización: el nombre conserva, fosilizado, un error de interpretación. Nota de esta enciclopedia: el género ya aparece en el Libro 4 (Silúrico); esta ficha cubre el género completo con énfasis en su historia devónica, porque su rango abarca ambos períodos.

2. Clasificación. Planta vascular terrestre, del linaje de los licófitos, y género tipo del grupo de las zosterofilas, plantas consideradas parte del linaje del que evolucionaron los licófitos modernos. Género erigido por David P. Penhallow en 1892, con *Zosterophyllum myretonianum* como especie tipo. Se han descrito más de 20 especies, y las listas recientes superan la treintena de nombres, aunque varias especies han sido trasladadas a otros géneros.

3. Cuándo vivió. Del Silúrico tardío al Devónico. La especie tipo procede de rocas del Devónico inferior (de hace unos 420 a 393 millones de años). El grupo de las zosterofilas existió desde el Silúrico tardío hasta el Devónico tardío, con su gran diversidad en el Devónico inferior.

4. Dónde vivió. Distribución mundial. La especie tipo se halló en la cantera de Myreton, cerca de Dundee, en Escocia. El género se conoce además de lugares tan repartidos como la isla de Bathurst, en el Ártico canadiense, Alemania (Renania), Bélgica, China (Yunnan y otras provincias) y Australia, casi siempre en terrenos pantanosos o junto a aguas someras.

5. Tamaño y peso. No hay un tamaño único para el género: sus más de 20 especies variaban mucho entre sí, y la literatura sigue añadiendo formas, incluida una especie diminuta descrita en 2025 en el sur de China (*Z. baoyangense*) presentada como la planta de *Zosterophyllum* más pequeña conocida. En conjunto eran plantas bajas, de tallos delgados, sin porte de árbol. El peso no es calculable.

6. Anatomía. Sus ejes (tallos) estaban desnudos: sin hojas ni salientes. Al ramificarse, las ramas eran de igual tamaño (isótomas) o desiguales (pseudomonopodiales). Los esporangios —las cápsulas que producen las esporas— se sostenían erguidos sobre tallos cortos, en posición lateral, y vistos de frente eran aplanados y con forma de riñón. Se abrían por la parte superior en dos valvas iguales y se agrupaban en una espiga compacta, dispuestos en hélice o en filas definidas. Las puntas de crecimiento se enrollaban como los brotes de los helechos (vernación circinada), y algunas especies muestran ramificaciones en forma de H y de K en su red de tallos rastreros.

7. Armas y defensas naturales. Era una planta sin armas ni estructuras defensivas conocidas. A diferencia de algunas zosterofilas emparentadas, los ejes de *Zosterophyllum* eran lisos, sin espinas.

8. Sentidos. No tenía sentidos como los animales. Sí tenía estomas —poros para el intercambio de gases—, presentes sobre todo en los ejes superiores; su ausencia en las partes bajas sugiere que esa zona de la planta podía estar sumergida.

9. Cómo se movía. No se desplazaba. Se extendía por crecimiento: una red de tallos horizontales a ras de suelo, sujeta por pelillos radicales, de la que brotaban los ejes verticales que se desenrollaban al crecer.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Su «dieta» era la fotosíntesis: sus tallos verdes fabricaban el alimento de la planta con luz, agua y aire. No tenía hojas verdaderas, así que toda la fotosíntesis corría a cargo de los ejes desnudos.

11. Comportamiento. Se interpreta como una planta de suelos encharcados, y la especie tipo, *Z. myretonianum*, se ha considerado semiacuática. Formaba matorrales bajos en las orillas y marismas del Silúrico y el Devónico, entre las primeras comunidades vegetales de tierra firme.

12. Comunicación. No aplica como en los animales. No hay ninguna evidencia sobre intercambios químicos con su entorno.

13. Reproducción y crías. Se reproducía por esporas, producidas en los esporangios reniformes laterales: al madurar, cada esporangio se abría en dos valvas y liberaba las esporas. Era homospórea, con un solo tipo de espora; en *Z. deciduum* las esporas se han asignado a la especie de esporas dispersas *Retusotriletes goensis*. Un rasgo llamativo de esa especie es que sus esporangios parecen desprenderse tras cumplir su función.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe. No puede medirse la duración de la vida de un ejemplar a partir de sus fósiles.

15. Depredadores, rivales y presas. No tenía presas: era una planta fotosintética. Sus rivales eran las demás plantas pioneras de su comunidad, en competencia por la luz y el espacio en las orillas. En su época apenas existían animales terrestres capaces de alimentarse de plantas, y no hay evidencia directa de consumo de *Zosterophyllum*.

16. Adaptaciones. Su gran innovación fue la posición de los esporangios: laterales, sobre tallos cortos y agrupados en espigas, en vez de en la punta de los ejes como en plantas más primitivas tipo *Cooksonia*. Esa arquitectura reproductora define a todo su grupo y lo acerca al linaje de los licófitos. Su red de tallos rastreros con ramificaciones en H y en K le permitía colonizar suelos inestables de orilla.

17. Evolución y parientes vivos. Las zosterofilas se consideran licófitos del grupo troncal, hermanas de los ancestros de los licófitos actuales. Es decir, *Zosterophyllum* es un pariente muy antiguo de los licopodios y selaginelas que aún viven hoy, plantas modestas que descienden de aquel primer gran experimento vegetal en tierra firme.

18. Descubridor del primer fósil. El género fue erigido en 1892 por David P. Penhallow a partir de fósiles de la cantera de Myreton, cerca de Dundee (Escocia), en rocas del Devónico inferior.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. Hay fósiles del género en museos europeos: la foto real de esta ficha muestra ejemplares del Devónico temprano de Siegburg, cerca de Bonn (Renania del Norte-Westfalia, Alemania), con la punta de un eje enrollada y un esporangio visibles. En el museo MUSE de Trento (Italia) se expone además una reconstrucción del género, que no debe confundirse con el fósil.

20. Causa de su desaparición. Lo que la ciencia aún no sabe en concreto. El género y su grupo fueron perdiendo protagonismo a lo largo del Devónico, a medida que las plantas con hojas verdaderas y los primeros bosques transformaban las orillas que ellos habían colonizado primero.

21. Debate científico abierto. El debate central es si *Zosterophyllum* es un género natural: los análisis cladísticos de Crane y colaboradores (2004) y de Hao y Xue (2013) coinciden en que no es monofilético, es decir, sus especies caen en ramas distintas del árbol, unas más cerca de las Gosslingiales que otras. También sigue discutiéndose si eran plantas terrestres, semiacuáticas o acuáticas: Penhallow las creyó acuáticas, y la opinión actual las considera terrestres de ambientes encharcados, con *Z. myretonianum* posiblemente semiacuática.

22. Dato curioso. Es un género que da nombre a todo un grupo de plantas primitivas y que, sin embargo, puede que ni siquiera sea un grupo natural: la ciencia sospecha que «*Zosterophyllum*» reúne a varias ramas distintas que se parecían mucho entre sí.

ZYGOPTERIS

**Zygopteris primaeva* Corda, 1845*



Ilustración: Zygopteris en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL

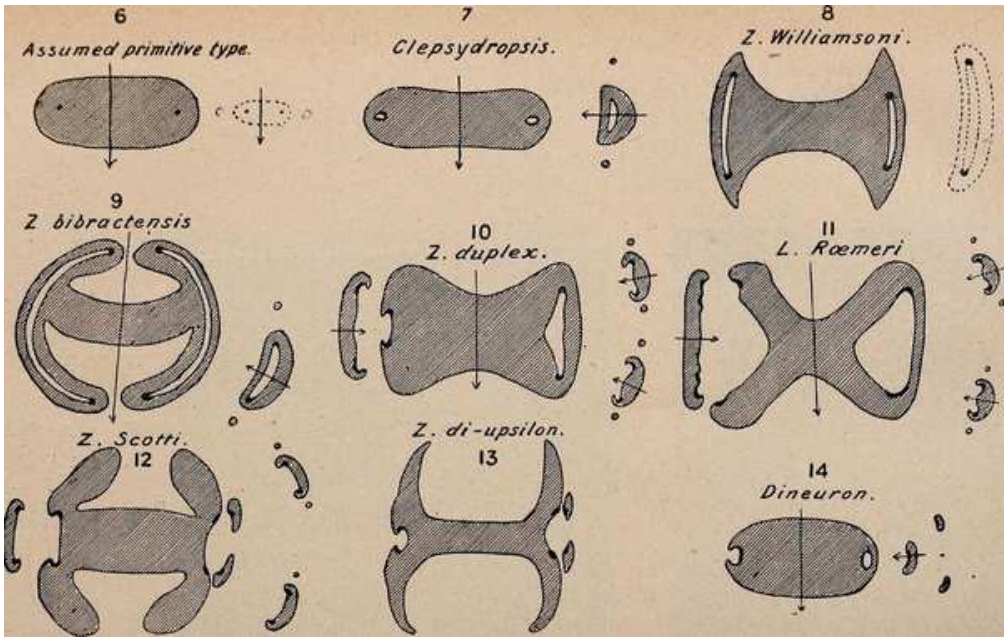


Foto real del fósil: [Pelourde, Fernand, No restrictions, vía Wikimedia Commons].

1. Nombre y significado. *Zygopteris* combina raíces griegas asociadas a «yugo» o «par» (*zygo-*) y a «helecho» (*pteris*): es un helecho fósil. El sentido exacto que Corda quiso darle al nombre no está documentado en las fuentes consultadas, y no se inventa aquí. La especie marcada como tipo en las listas de clasificación es *Zygopteris primaeva*; el género fue erigido por Corda en 1845.

2. Clasificación. Helecho de las zigopteridales (orden Zygopteridales), uno de los grupos de helechos primitivos del Paleozoico. La lista clásica del género reúne una decena de especies, entre ellas *Z. bibractensis*, *Z. brongniartii*, *Z. cornuta*, *Z. corrugata*, *Z. lacattei*, *Z. pettycurensis*, *Z. primaria* y *Z. roemeri*, además de la tipo, *Z. primaeva*.

3. Cuándo vivió. Con honestidad sobre el rango completo: las zigopteridales como grupo van del Devónico tardío temprano (Frasniense) al Pérmico temprano, y fueron comunes en los bosques del Carbonífero tardío. El género *Zygopteris* en sentido estricto se conoce sobre todo por material del Carbonífero —el estudio de referencia de Dennis (1974) trata especies del Pensilvánico medio y tardío de Estados Unidos—, y su inclusión en el Libro 5 responde al nacimiento devónico de su grupo, cuando los helechos zigopteridos ya vivían en el sotobosque de *Archaeopteris*. El registro devónico atribuible al género mismo, y no solo a su orden, es escaso y debe tratarse con cautela.

4. Dónde vivió. El material clásico del género procede de Europa y de Norteamérica, incluidos los depósitos carboníferos de Estados Unidos estudiados por Dennis (1974). En el Devónico tardío, las zigopteridales en conjunto eran plantas pequeñas y arbustivas del sotobosque, a la sombra de los primeros árboles de *Archaeopteris*.

5. Tamaño y peso. Eran plantas pequeñas y arbustivas, no árboles. No hay una altura total verificada publicada para *Zygopteris* en las fuentes consultadas: el género se conoce en gran parte por tallos y pecíolos conservados anatómicamente, no por plantas completas. El peso no es calculable.

6. Anatomía. Lo que mejor se conoce de estos helechos es su anatomía interna, porque muchos fósiles se conservan petrificados y pueden cortarse y estudiarse al microscopio. Sus tallos y los pecíolos de las frondas (los filióforos) muestran haces vasculares con formas características —en el grupo se describen trazas en forma de C, de reloj de arena (clepsidroides) y con lazos periféricos—. La ramificación de las frondas era cuadriseriada: las pinas se disponían en cuatro filas a lo largo del eje principal, un rasgo típico de las zigopteridales, que además poseían megáfilos con lámina y probablemente eran homospóreas.

7. Armas y defensas naturales. Era una planta: no tenía armas ni defensas especiales conocidas.

8. Sentidos. No tenía sentidos como los animales. No hay estudios específicos sobre sus respuestas al entorno.

9. Cómo se movía. No se desplazaba. Crecía en pie en el sotobosque, expandiendo sus frondas a partir de tallos que se conocen sobre todo como fósiles anatómicos.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Su «dieta» era la fotosíntesis: vivía de la luz que se filtraba hasta el sotobosque bajo la copa de *Archaeopteris* y de otros árboles primitivos, una posición de penumbra que comparte con muchos helechos actuales de bosque.

11. Comportamiento. Formaba parte del estrato bajo de los primeros bosques de la Tierra: un manto de helechos pequeños y arbustivos bajo los árboles de *Archaeopteris*, en los ambientes húmedos del Devónico tardío primero y de las selvas carboníferas después.

12. Comunicación. No aplica como en los animales. Nada se sabe de intercambios químicos de este género fósil.

13. Reproducción y crías. Como helecho, se reproducía por esporas. En las zigopteridales, las frondas fértiles llevan grupos de esporangios alargados que sustituyen a las pínulas, producidos en grandes conjuntos sobre la cara inferior. El grupo se considera homospóreo, con un solo tipo de espora. Los detalles propios de *Zygopteris* son escasos en las fuentes consultadas.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe.

15. Depredadores, rivales y presas. No tenía presas: era una planta fotosintética. Sus rivales eran las demás plantas del sotobosque, en competencia por la escasa luz bajo la copa. No hay evidencia directa de animales que se alimentaran de este género.

16. Adaptaciones. Su adaptación clave fue la arquitectura de la fronda: ramificación en cuatro filas (cuadriseriada) y láminas con tejido fotosintético desarrollado, con las que aprovechaba la luz difusa del sotobosque. Internamente, sus haces vasculares reforzados en forma de reloj de arena daban rigidez a los pecíolos.

17. Evolución y parientes vivos. Los helechos primitivos como las zigopteridales evolucionaron probablemente a partir de ancestros tipo trimerófito. *Zygopteris* no tiene descendientes directos conocidos, pero es pariente lejano de los helechos actuales, que heredan de aquellos pioneros el plan básico de fronda y reproducción por esporas.

18. Descubridor del primer fósil. El género fue erigido por August Corda en 1845, en la época fundacional de la paleobotánica, cuando los fósiles de los depósitos de carbón de Europa central empezaban a describirse por primera vez.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. El material de referencia es anatómico: secciones petrificadas de tallos y pecíolos, como las especies del Pensilvánico de Estados Unidos revisadas por Dennis (1974). La ilustración clásica de *Zygopteris pinnata* de la Enciclopedia Británica de 1911 es un dibujo histórico, no una foto de fósil; en esta pasada no se localizó una foto libre utilizable del género en Wikimedia Commons.

20. Causa de su desaparición. Lo que la ciencia aún no sabe en concreto. Las zigopteridales en conjunto llegaron hasta el Pérmico temprano según las síntesis del grupo, y desaparecieron sin una causa específica demostrada, en un mundo donde los helechos con semilla y otras plantas iban ganando terreno.

21. Debate científico abierto. El género arrastra los problemas clásicos de la paleobotánica: muchas zigopteridales se conocen por órganos separados —tallos con un nombre, frondas con otro—, y coser esas piezas en plantas completas sigue siendo trabajo en curso. A ello se suma la escasez de registro devónico del género en sentido estricto, frente a la abundancia carbonífera, que obliga a declarar su rango con cautela, como se hace en la sección 3.

22. Dato curioso. Cortado al microscopio, el pecíolo de estos helechos dibuja un reloj de arena: esa silueta vascular, llamada clepsidroide (de *clepsydra*, el reloj de agua griego), es la firma interna e inconfundible de su familia.

APÉNDICE · ICNOGÉNEROS (fósiles traza)

CRUZIANA

**Cruziana rugosa* d'Orbigny, 1842*



Ilustración: Cruziana en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL



Foto real de la traza: Jstuby, CC0.

1. Nombre y significado. Alcide d'Orbigny lo nombró en 1842 en honor del mariscal Andrés de Santa Cruz, presidente de Bolivia, en cuyas tierras trabajaba el naturalista francés. La foto de esta ficha es, además, un ejemplar propiamente devónico, de la Formación Brallier/Harrell de Norteamérica.

2. Clasificación. Icnogénero de d'Orbigny, 1842; la icnoespecie tipo es *C. rugosa*. Es la traza de excavación y alimentación (fodinichnion, a veces también de desplazamiento) por excelencia del Paleozoico: más de 30 icnoespecies descritas, agrupadas por los especialistas en «grupos» que funcionan casi como relojes estratigráficos.

3. Cuándo vivió. Del Cámbrico al Triásico, con su apogeo en el Cámbrico y el Ordovícico. En el Devónico sigue siendo frecuente en los mares someros, aunque sus autores, los trilobites, ya iban de capa caída: cada *Cruziana* devónica es la firma de un grupo en declive que aún dominaba los fondos blandos.

4. Dónde vivió. Fondos marinos someros de arena y fango, en la icnofacies que lleva su nombre. Las formas devónicas aparecen en plataformas y deltas de todos los continentes, a veces en superficies cubiertas por cientos de surcos paralelos.

5. Tamaño y peso. Surcos de unos pocos milímetros a más de 20 cm de anchura según la icnoespecie y el tamaño del trilobite; los ejemplares devónicos suelen ser de talla media, de unos 2 a 10 cm de ancho, y pueden seguirse durante metros. Sin peso estimable: se conserva el surco, no el animal.

6. Anatomía. La morfología de la traza es inconfundible: un surco con dos lóbulos separados por una ranura central, y cada lóbulo cubierto de arañazos finos y oblicuos, las marcas de las patas al escarbar. Cuando el animal giraba o se detenía, el surco lo cuenta; cuando pasaba a reposo, la traza se convierte en su pariente *Rusophycus*.

7. Armas y defensas naturales. No aplica como estructura: es el rastro de escarbar buscando comida. La defensa era la del propio trilobite —su caparazón—, no la de la traza.

8. Sentidos. Los del productor se infieren del cuerpo, no del surco: los trilobites devónicos tenían ojos compuestos bien desarrollados y antenas con las que «palpaban» el fango antes de escarbarlo.

9. Cómo se movía. Caminaba sobre el fondo empujando el sedimento hacia atrás y hacia los lados con las patas, como una pequeña apisonadora viviente; la ranura central la marcaba el eje del cuerpo y los arañazos laterales, el remo de las extremidades.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Escarbaba el fango y la arena en busca de materia orgánica, gusanos y pequeños organismos enterrados: la *Cruziana* es la firma de un animal que se ganaba la vida removiendo el fondo, bocado a bocado.

11. Comportamiento. Recorridos largos y metódicos, a veces en grupo: hay superficies devónicas cruzadas por decenas de surcos en la misma dirección, lo que sugiere fondos «arados» por muchos trilobites a la vez, quizá siguiendo una capa rica en alimento.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe: ningún surco conserva señales entre individuos, aunque los recorridos paralelos en grupo invitan a imaginar alguna forma de agregación.

13. Reproducción y crías. Lo que la ciencia aún no sabe a partir de la traza. Los trilobites se reproducían poniendo huevos, pero ninguna *Cruziana* lo documenta.

14. Esperanza de vida. La del productor, no la de la traza: los trilobites vivían años mudando el caparazón, pero el surco solo registra un paseo.

15. Depredadores, rivales y presas. En el Devónico, el trilobite que escarbaba compartía el fondo con peces acorazados y cefalópodos que sí podían darle caza; sus presas eran los pequeños invertebrados del fango que el surco iba desenterrando.

16. Adaptaciones. Escarbar con decenas de patas a la vez convertía un fondo pobre en un comedero continuo: es la adaptación de los trilobites a explotar el detrito, y *Cruziana* es su recibo firmado.

17. Evolución y parientes vivos. Cuando los trilobites desaparecieron, *Cruziana* desapareció con ellos; ningún animal moderno excava surcos bilobados idénticos. El nombre, eso sí, bautizó una

de las icnofacies clásicas de Seilacher, la icnofacies de *Cruziana* de los fondos someros tranquilos.

18. Descubridor del primer fósil. D'Orbigny describió el género en 1842 a partir de material sudamericano de su gran viaje por América del Sur. Como tantas trazas, al principio se dudó entre planta, alga y animal, hasta que la comparación con trilobites vivos en los fondos y, mucho después, ejemplares con el animal al final del surco cerraron el caso.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. La foto de esta ficha es un ejemplar devónico norteamericano (formaciones Brallier/Harrell), liberado como CC0 por su autor. Otros conjuntos célebres: las «canteras de *Cruziana*» de la península ibérica y los surcos gigantes de Bolivia y Argentina que manejó el propio d'Orbigny.

20. Causa de su desaparición. La traza desapareció con sus autores: los últimos trilobites se extinguieron al final del Pérmico, y aunque el grueso de *Cruziana* es paleozoico, en el Devónico ya se nota el declive — menos icnoespecies nuevas y surcos más modestos que en el Ordovícico.

21. Debate científico abierto. Si toda *Cruziana* es obra de trilobites o si otros artrópodos (y hasta animales sin patas) produjeron surcos equivalentes; también dónde poner la frontera con *Rusophycus*, pues un mismo animal pasaba de caminar a reposar y la traza cambia de nombre a mitad de camino.

22. Dato curioso. Algunas icnoespecies de *Cruziana* son tan fieles a un intervalo de tiempo concreto que los geólogos las usan para fechar rocas de Gondwana donde no hay otro fósil útil: el paseo de un trilobite convertido en calendario.

RUSOPHYCUS

**Rusophycus* Hall, 1852*



Ilustración: Rusophycus en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL

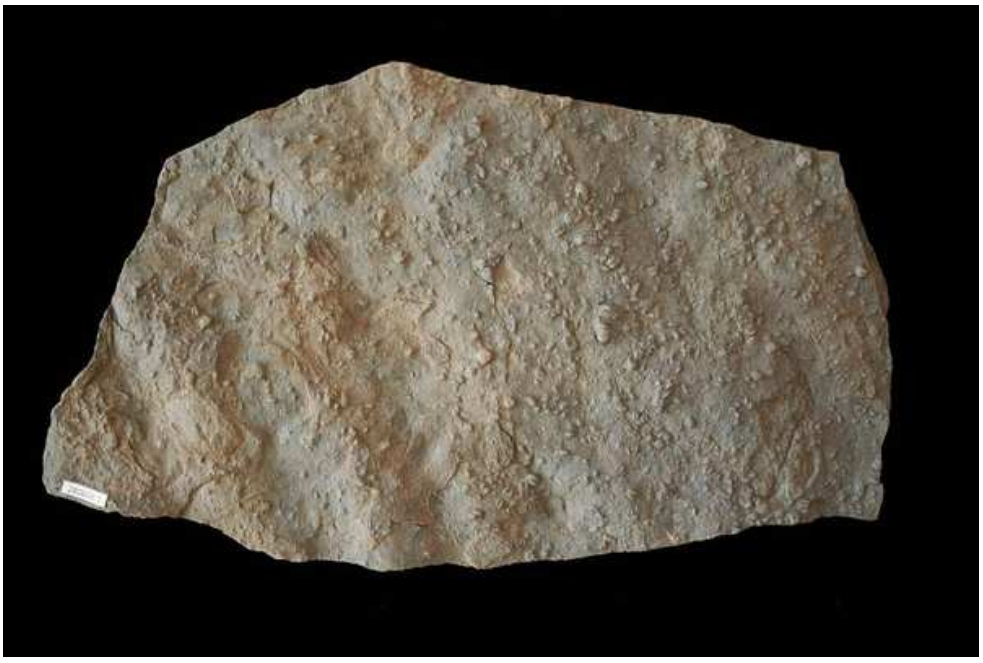


Foto real de la traza: Michael C. Rygel, CC BY-SA 3.0.

1. Nombre y significado. Hall lo bautizó en 1852 en la era de los fucoides, cuando estas marcas bilobadas se coleccionaban como algas fósiles. El nombre quedó, pero el significado cambió por completo: hoy *Rusophycus* es el «retrato de descanso» de un artrópodo, el hueco exacto donde un trilobite se tumbó en el fango.

2. Clasificación. Icnogénero de Hall, 1852. Es un cubichnion, traza de reposo: una depresión bilobada, corta y ancha, con los dos lóbulos separados por un surco central y cubiertos de finos arañazos transversales. Forma pareja natural con *Cruziana*: el mismo animal, caminando, hace

Cruziana; al detenerse y enterrarse a medias, hace *Rusophycus*. Se encabeza solo con el género.

3. Cuándo vivió. Del Cámbrico al final del Paleozoico en su forma clásica ligada a los trilobites. En el Devónico sigue apareciendo en los mares someros, cada vez más escaso a medida que los trilobites pierden terreno frente a los peces.

4. Dónde vivió. Fondos blandos de arena fina y fango de mares someros y plataformas; también se cita en ambientes salobres. Necesita un fondo lo bastante blando para «imprimir» el cuerpo y lo bastante firme para guardar la impresión.

5. Tamaño y peso. Depresiones de unos pocos milímetros a más de 15 cm de longitud, a la medida del trilobite que las hizo; las formas devónicas suelen ser de tamaño modesto, reflejo de los trilobites del periodo. Sin peso estimable: lo conservado es el molde del animal, no el animal.

6. Anatomía. La morfología de la traza es un óvalo corto en forma de grano de café: dos lóbulos convexos, un surco medial y, con buena conservación, las estrías de las patas al acomodarse y hasta el contorno del cefalón en un extremo. Es la traza que mejor «dibuja» a su autor sin contener ni un gramo de él.

7. Armas y defensas naturales. No aplica como estructura: es una postura. Enterrarse a medias en el fango era en sí la defensa del trilobite: quedar camuflado y con el caparazón como techo.

8. Sentidos. La traza no los conserva; del productor, los fósiles corporales devónicos muestran ojos compuestos desarrollados y antenas para explorar el fondo antes de acomodarse.

9. Cómo se movía. Apenas: el animal llegaba caminando (dejando *Cruziana*), se detenía, se hundía en el sedimento con movimientos de las patas y se quedaba. Al marcharse, la depresión quedaba como una firma en el fango.

10. Dieta y cómo conseguía comida. La postura de reposo puede esconder dos conductas: descansar o emboscar y filtrar en posición. Muchos *Rusophycus* se interpretan como paradas de alimentación, con el trilobite procesando el fango bajo su cuerpo.

11. Comportamiento. Paradas frecuentes y ordenadas: hay superficies con decenas de *Rusophycus* de tamaño parecido y la misma orientación, como un dormitorio comunal de trilobites alineados con la corriente.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe.

13. Reproducción y crías. Lo que la ciencia aún no sabe a partir de la traza.

14. Esperanza de vida. La del productor; la depresión registra una siesta, no una vida.

15. Depredadores, rivales y presas. Un trilobite semienterrado en el Devónico era presa potencial de cefalópodos, euriptéridos y peces acorazados; su camuflaje en el fango era la respuesta. Sus presas: los pequeños invertebrados del sedimento que removía al acomodarse.

16. Adaptaciones. Convertir el propio cuerpo en ancla y camuflaje a la vez: hundirse en segundos, quedar protegido por el caparazón y poder salir caminando sin dejar más rastro que la depresión.

17. Evolución y parientes vivos. Ningún animal moderno es un trilobite, pero los cangrejos herradura se entierran dejando depresiones bilobadas muy comparables: el comportamiento

sobrevivió aunque el grupo original se extinguiera.

18. Descubridor del primer fósil. James Hall lo describió en 1852 en su paleontología del estado de Nueva York, clasificándolo entre los fucoides; la interpretación como huella de reposo de trilobite llegó con la icnología moderna del siglo XX, cuando se encontraron ejemplares con el animal aún «sentado» en su depresión en casos excepcionales de otras trazas hermanas.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. La foto de esta ficha, de Michael C. Rygel, muestra un *Rusophycus* clásico en relieve. Los conjuntos devónicos más citados proceden de las plataformas de Norteamérica y Europa y suelen exponerse junto a los trilobites que los produjeron, en la misma vitrina.

20. Causa de su desaparición. La forma clásica desapareció con los trilobites al final del Pérmico; en el Devónico ya se percibe su declive en paralelo al de sus autores.

21. Debate científico abierto. Si todo *Rusophycus* es de trilobite o si otros artrópodos —y hasta animales de cuerpo blando— dejaron depresiones equivalentes; dónde trazar la línea con *Cruziana* en las trazas de transición; y el caso límite de los supuestos *Rusophycus* con un gusano en el centro, interpretados como la escena de una cacería fosilizada.

22. Dato curioso. Algunos *Rusophycus* conservan en el fondo de la depresión las marcas de un pequeño gusano: se ha interpretado que el trilobite se tumbó justo encima de su presa, y la «siesta» resultó ser una emboscada atrapada en piedra para siempre.

DIPLICHNITES

**Diplichnites* Dawson, 1873*



Ilustración: Diplichnites en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL



Foto real de la traza: Ghedoghedo, CC BY-SA 3.0.

1. Nombre y significado. Del griego *diploos*, doble, y *ichnos*, huella: «huella doble». Dos filas de pisadas y nada más; en su sencillez está su fuerza, porque esas dos filas cuentan que un animal con muchas patas caminó por allí, a veces fuera del agua.

2. Clasificación. Icnogénero de Dawson, 1873, creado sobre grandes pistas del Pensilvánico de Nueva Escocia. Es un repichnion, una pista de locomoción: dos filas paralelas de huellas romas o alargadas, muy juntas, orientadas casi perpendicularmente al eje de la pista y SIN surco central de arrastre — ese detalle lo separa de *Protichnites*. Se encabeza solo con el género porque la

icnoespecie tipo arrastra una historia complicada.

3. Cuándo vivió. Del Cámbrico a la actualidad, pues artrópodos modernos dejan pistas equivalentes. En el Devónico tiene un papel estelar: las grandes pistas de artrópodos de las llanuras fluviales, como las del Grupo Kap Graah de Groenlandia oriental, se asignan a este icnogénero.

4. Dónde vivió. Donde caminaran artrópodos: fondos marinos someros, planos de marea, playas y llanuras de inundación de ríos. En el Devónico aparece cada vez más tierra adentro, siguiendo a los artrópodos en su conquista de las orillas.

5. Tamaño y peso. De pistas milimétricas de artrópodos pequeños a gigantes de más de 30 cm de anchura externa: las pistas escocesas de *D. cuithensis* se atribuyen a un artropleúrido de alrededor de un metro de longitud. La anchura de la pista es la mejor pista —nunca mejor dicho— del tamaño del caminante.

6. Anatomía. La morfología de la traza son dos bandas paralelas de impresiones repetidas con ritmo de zancada. En las curvas, la fila exterior se abre y la interior se comprime, exactamente como haría un caminante al girar: la pista guarda hasta la geometría del paso.

7. Armas y defensas naturales. No aplica: es una pista de paso. Si el productor era un miriápodo gigante, su defensa era su tamaño y su coraza segmentada, no la huella.

8. Sentidos. La traza no los conserva. Del productor solo se infiere orientación: muchas pistas mantienen rumbo recto durante metros, señal de un animal que sabía adónde iba.

9. Cómo se movía. Caminando con decenas de patas en oleadas coordinadas; el espaciamiento entre huellas se alarga con la velocidad, así que de una misma pista se puede leer si el animal paseaba o apuraba el paso.

10. Dieta y cómo conseguía comida. La pista no lo dice. Los productores propuestos van de detritívoros que pastaban las orillas a depredadores de artrópodos pequeños; en el Devónico, un artropleúrido gigante probablemente se alimentaba de detrito vegetal de las primeras orillas boscosas.

11. Comportamiento. Puro desplazamiento con propósito: cruzar un plano de marea, recorrer una orilla, pasar de una charca a otra. Algunas pistas devónicas suben desde el agua hacia tierra firme y vuelven, excursiones cortas de ida y vuelta.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe.

13. Reproducción y crías. Lo que la ciencia aún no sabe a partir de la pista.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe: una pista registra minutos de una vida, no su duración.

15. Depredadores, rivales y presas. Indeterminables desde la traza. En las llanuras devónicas, un artrópodo grande caminaba en un mundo donde ya había peces depredadores en el agua y, al final del periodo, tetrápodos en las orillas.

16. Adaptaciones. La traza documenta la adaptación clave de la época: patas capaces de sostener el cuerpo fuera del agua el tiempo suficiente para cruzar una orilla entera dejando solo dos filas de huellas.

17. Evolución y parientes vivos. Los miriápodos y otros artrópodos actuales siguen dejando pistas de dos filas en playas y riberas; el icnogénero sigue «vivo» como comportamiento aunque sus productores devónicos gigantes desaparecieron hace mucho.

18. Descubridor del primer fósil. Sir John William Dawson nombró el género en 1873 sobre material de Nueva Escocia. Curiosamente, primero propuso que lo había hecho un pez «caminando» sobre las espinas de sus aletas, antes de aceptar su propia idea anterior: un gran artrópodo, tipo miriápodo.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. Las pistas de Blackberry Hill (Wisconsin) y las escocesas de *D. cuithensis* son las más citadas; para el Devónico, las pistas del Grupo Kap Graah (Groenlandia oriental) son históricas porque durante años se discutió si eran de tetrápodos antes de devolvérselas a los artrópodos. La foto de esta ficha es un ejemplar de museo fotografiado por Ghedoghedo.

20. Causa de su desaparición. No desapareció: mientras haya artrópodos con patas caminando sobre sedimento blando, habrá *Diplichnites* formándose.

21. Debate científico abierto. Qué artrópodo hizo cada pista concreta: trilobites en el mar, euticarcinoides en las playas cámbricas, miriápodos gigantes en tierra. Y un debate de frontera: algunas «*Diplichnites*» podrían ser la parte profunda de una *Protichnites* cuya marca de cola no llegó a la capa que fosilizó, de modo que un mismo paseo puede tener dos nombres según la capa que se conserve.

22. Dato curioso. Las pistas devónicas de Kap Graah, de hasta unos 20 cm de anchura, pasaron años en la literatura como posibles huellas de tetrápodos primitivos: hoy se acepta que las dejó un artrópodo enorme, y el caso sirve de advertencia sobre lo fácil que es ver pies donde solo hubo patas.

PROTICHNITES

**Protichnites* Owen, 1852*



Ilustración: Protichnites en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL

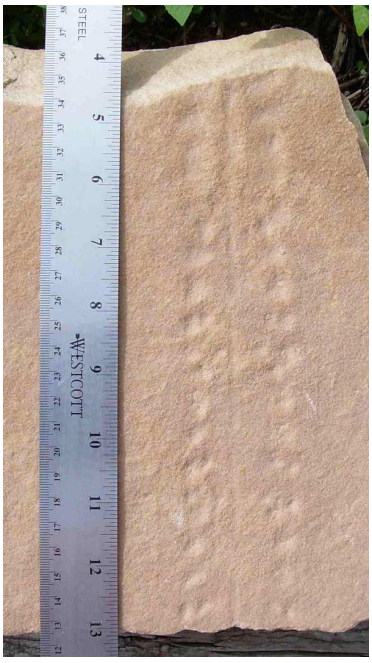


Foto real de la traza: Kennethcgass, dominio público.

1. Nombre y significado. Del griego *protos*, primero, y *ichnos*, huella: la «primera huella». Ningún nombre le sienta mejor: cuando Owen lo creó en 1852, aquellas pistas de la arenisca de Potsdam, en Quebec, eran las huellas de animal terrestre —o casi— más antiguas conocidas, y siguen entre las primeras de la historia de la vida.

2. Clasificación. Icnogénero de Owen, 1852. Es un repichnion, pista de locomoción, definido por dos filas de huellas de artrópodo y un surco medial entre ambas, continuo o a trazos, que se interpreta como la marca de arrastre de la cola o del telson. Reúne icnoespecies como *P.*

alternans, *P. eremita*, *P. latus*, *P. lineatus*, *P. multinotatus*, *P. octo-notatus* y *P. septem-notatus*. Se encabeza solo con el género, porque la icnoespecie tipo ha sido objeto de idas y venidas.

3. Cuándo vivió. Su registro clásico es cámbrico —las playas de Potsdam y de Blackberry Hill—, y su nombre se ha aplicado con mucha más cautela en estratos posteriores. Para el Devónico, el catálogo de este libro lo incluye porque las caminatas de artrópodos grandes por las orillas, incluidos posibles euriptéridos saliendo a tierra, pertenecen a la misma historia que *Protichnites* inauguró: la conquista de las costas.

4. Dónde vivió. Llanuras de marea y ambientes intermareales y supramareales: arena mojada entre el agua y la tierra firme. En clave devónica, las desembocaduras y orillas de ríos y lagunas donde los artrópodos ya hacían excursiones regulares fuera del agua.

5. Tamaño y peso. Pistas de unos pocos centímetros a unos 25 cm de anchura según el tamaño del caminante; las huellas individuales son pequeñas marcas romas y el surco central, de anchura y profundidad variables. Sin peso estimable: se conserva el paseo, no al paseante.

6. Anatomía. La morfología de la traza combina dos elementos: las filas laterales de pisadas, que registran las patas, y la línea central, que registra el arrastre de la parte posterior del cuerpo. El surco puede ser continuo, interrumpido o ir en ángulo, y esas variaciones son las que separan unas icnoespecies de otras.

7. Armas y defensas naturales. No aplica: es una pista. Su interés defensivo es otro: demuestra que el autor podía abandonar el agua, el refugio clásico, y aventurarse por una orilla donde los depredadores acuáticos no podían seguirle.

8. Sentidos. La traza no los conserva. Del comportamiento sí se infiere orientación: muchas pistas mantienen rumbo y vuelven sobre sus pasos, señal de animales que exploraban y regresaban al agua.

9. Cómo se movía. Caminaba con el cuerpo tan bajo que la cola rozaba la arena: ese roce constante es el autógrafo del icnogénero. Si el animal se alzaba o el sedimento cambiaba, el surco se interrumpía, y por eso hay *Protichnites* «a trazos».

10. Dieta y cómo conseguía comida. La pista no lo dice. La hipótesis clásica es que aquellos artrópodos subían a las llanuras de marea a pastar las películas bacterianas y algales que cubrían la arena, un comedero sin competencia ni depredadores.

11. Comportamiento. Excursiones cortas fuera del agua, probablemente ligadas a la marea y a la humedad de la arena: salir, recorrer unos metros de orilla y volver antes de secarse. Algunas pistas sugieren incluso encuentros entre individuos, interpretados con cautela como posible comportamiento reproductor.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe: las pistas se cruzan y a veces se siguen, pero leer ahí un «mensaje» sería inventar lo que la roca no dice.

13. Reproducción y crías. Lo que la ciencia aún no sabe con seguridad; la interpretación reproductora de ciertas pistas cámbricas es una hipótesis elegante, no un hecho.

14. Esperanza de vida. La del productor, no la de la traza: una *Protichnites* registra minutos de una sola excursión.

15. Depredadores, rivales y presas. En las orillas devónicas, un artrópodo fuera del agua

quedaba expuesto a otros artrópodos y, ya en el Devónico tardío, a los primeros tetrápodos; dentro del agua le esperaban los depredadores de siempre.

16. Adaptaciones. La traza documenta una de las adaptaciones decisivas de la historia de la vida: la capacidad de respirar y moverse un rato en tierra firme medio milenio antes de los dinosaurios. En el Devónico, ese truco ya era rutina para varios grupos de artrópodos.

17. Evolución y parientes vivos. Los cangrejos herradura actuales suben a las playas a desovar dejando pistas de dos filas con marca central muy parecidas: ver una *Limulus* en la arena es ver una *Protichnites* en directo.

18. Descubridor del primer fósil. Richard Owen —el anatomista que acuñó la palabra «dinosaurio»— basó el género en 1852 en pistas enviadas desde la arenisca cámbrica de Potsdam, en Quebec. Primero pensó en tortugas; el material nuevo le convenció de que eran «articulados», parientes del cangrejo herradura, y acertó de pleno: eran las huellas terrestres más antiguas conocidas.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. Las pistas de Blackberry Hill (Wisconsin), donde por fin aparecieron los cuerpos de dos posibles autores; las clásicas de Quebec y Ontario estudiadas desde tiempos de Owen y Logan; y el ejemplar de la foto de esta ficha, liberado en dominio público. El Museo Redpath de Montreal y colecciones canadienses y estadounidenses guardan material histórico.

20. Causa de su desaparición. Como nombre, se fue haciendo raro porque los especialistas prefirieron asignar las pistas postcámbricas a otros icnogéneros más precisos; como comportamiento, no desapareció nunca: los artrópodos no han dejado de pasear por las orillas.

21. Debate científico abierto. El autor: durante 150 años nadie encontró al animal. Los fósiles de Blackberry Hill señalaron por fin a los euticarcinoides (*Mosineia macnaughtoni* y *Mictomerus melochevillensis*), con aglaspídidos y hasta euriptéridos como candidatos para otras pistas; los trilobites, en cambio, no aparecen en los estratos que contienen el icnogénero clásico. Y sigue abierta la frontera con *Diplichnites*: la misma caminata puede conservarse con marca de cola en una capa y sin ella en la de debajo.

22. Dato curioso. Las huellas que Owen estudió en 1852 sirvieron en su época como prueba de que la vida había salido a tierra mucho antes de lo que se creía: unas pisadas en una arenisca canadiense obligaron a reescribir la cronología de la conquista del medio terrestre.

PALMICHNIUM

**Palmichnium palmatum* Richter, 1954*



Ilustración: Palmichnium en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL



Foto real de la traza: Ghedoghedo, CC BY-SA 4.0.

1. Nombre y significado. Del griego *palme*, palma o remo, y *ichnos*, huella: la «huella de remo», por las marcas anchas y palmeadas que dejaban las patas natatorias de su autor. Es la pista con nombre y apellido del Devónico: la firma de un euriptérido caminando.

2. Clasificación. Icnogénero de Richter, 1954; la icnoespecie tipo es *P. palmatum*, descrita por el propio Richter. Se clasifica como la pista de locomoción (repichnion) de los euriptéridos, los «escorpiones marinos». El género reúne ocho icnoespecies, entre ellas *P. antarcticum*, *P. capensis*, *P. kosinskiorum*, *P. macdonaldi*, *P. pottsae* y *P. stoermeri*.

3. Cuándo vivió. Su registro es sobre todo paleozoico, con el Devónico como una de sus épocas doradas: es el momento en que los euriptéridos alcanzan sus mayores tamaños y frecuentan las aguas dulces y las orillas. Hay citas también del Silúrico, del Carbonífero y del Pérmico.

4. Dónde vivió. Fondos de lagunas costeras, estuarios, deltas y llanuras de marea, y también márgenes de ríos y lagos: el territorio anfibio de los euriptéridos devónicos, a medio camino entre el agua y la orilla. Se ha citado en Australia, Canadá, Estados Unidos, Gales e India, entre otros lugares.

5. Tamaño y peso. Pistas de unos pocos centímetros a auténticas autopistas: el holotipo de *P. kosinskiorum* conserva las huellas de euriptérido más grandes conocidas, con cada pisada de unos 7,6 cm de diámetro, y la pista gigante de Pensilvania atribuida a este icnogénero mide 79 cm de anchura. Sin peso estimable: se conserva la caminata, no el caminante.

6. Anatomía. La morfología de la traza es una serie de tres o cuatro huellas subcirculares a cada lado, simétricas respecto a una línea media y dispuestas en escalón (*en echelon*), con un ángulo alto respecto al eje de avance; a menudo una marca de arrastre central del telson acompaña al conjunto. Las huellas mayores corresponden a la pata-remo trasera, la que empujaba al animal.

7. Armas y defensas naturales. No aplica como estructura: es una pista. Las defensas eran las del euriptérido —coraza, pinzas en muchas especies y un telson en forma de aguijón o de pala—, no las de su huella.

8. Sentidos. La traza no los conserva; del productor sabemos por sus fósiles corporales que tenía ojos compuestos y, en las formas devónicas, una vista notable para un artrópodo de su tiempo.

9. Cómo se movía. Caminaba sobre el fondo o sobre la arena húmeda apoyando sus patas en series alternas, con la gran pata-remo trasera marcando las huellas mayores; el telson rozaba el sedimento y firmaba la línea central. Del ritmo de las series se deduce un paso pausado y pesado, de animal grande que no tenía prisa.

10. Dieta y cómo conseguía comida. La pista no lo dice, pero su autor era un depredador: los euriptéridos devónicos cazaban peces, trilobites y otros artrópodos en aguas someras, y sus caminatas por el fondo eran, en gran parte, rondas de caza.

11. Comportamiento. Algunas pistas cruzan superficies emergidas entre charca y charca: excursiones fuera del agua que los euriptéridos podían permitirse por tener branquias protegidas y húmedas bajo el caparazón. *Palmichnium* es, en parte, el diario de esas salidas a la orilla.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe: ninguna pista conserva señales dirigidas a otros individuos, aunque las agregaciones de euriptéridos que sugieren algunos yacimientos hacen pensar en encuentros frecuentes.

13. Reproducción y crías. Lo que la ciencia aún no sabe a partir de la pista; los euriptéridos se reproducían en aguas someras, y algunas concentraciones de mudas y pistas podrían estar relacionadas con ello, sin que se pueda afirmar.

14. Esperanza de vida. La del euriptérido, no la de la huella: los grandes euriptéridos devónicos vivían años mudando de coraza en coraza, pero la pista solo guarda una caminata.

15. Depredadores, rivales y presas. El autor de *Palmichnium* estaba cerca de la cima: en el

Devónico solo los grandes peces acorazados y otros euriptéridos mayores podían hacerle frente. Sus presas eran la fauna de las aguas someras que cruzaba al caminar.

16. Adaptaciones. La pista documenta la adaptación estrella de los euriptéridos: unas patas capaces de remar en el agua y de sostener el cuerpo sobre la arena mojada, a caballo entre dos mundos, justo en el periodo en que la vida estaba colonizando la tierra firme.

17. Evolución y parientes vivos. Los euriptéridos se extinguieron al final del Pérmico, y con ellos dejó de producirse *Palmichnium*. Sus parientes vivos más cercanos, los cangrejos herradura, dejan pistas parecidas pero más modestas, que se clasifican en otros icnogéneros.

18. Descubridor del primer fósil. Rudolf Richter, figura mayor de la geología alemana, erigió el género en 1954 sobre pistas devónicas europeas; la pista tipo de *P. palmatum* se expone en el Museo Senckenberg de Fráncfort. La foto de esta ficha muestra precisamente un ejemplar de *P. palmatum*.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. La pista tipo de Senckenberg; el gigante de Pensilvania asignado a *P. kosinskiorum*; y las pistas sudafricanas y australianas que demostraron que, en Gondwana, las huellas de euriptérido son a veces más abundantes que sus cuerpos fósiles. Museos de historia natural de Alemania, Sudáfrica y Estados Unidos guardan los mejores ejemplares.

20. Causa de su desaparición. Desapareció con sus autores en la gran crisis de finales del Pérmico; ya en el Carbonífero y el Pérmico las pistas se hacen más raras, siguiendo el declive de los euriptéridos tras su apogeo devónico.

21. Debate científico abierto. Qué euriptérido hizo cada pista —propuestos hay estilonúridos, hibbertopteridos y otros gigantes— y hasta qué punto esas caminatas eran terrestres de verdad o simples paseos por aguas de centímetros. También se revisa caso por caso la frontera con *Merostomichnites*, hoy sospechoso de incluir pistas de crustáceos.

22. Dato curioso. Hay lugares de Gondwana donde la historia de los euriptéridos se conoce primero por sus huellas y solo después por sus cuerpos: durante años, *Palmichnium* fue la única prueba de que los escorpiones marinos gigantes habían llegado a aquellas costas.

SKOLITHOS

**Skolithos linearis* Haldeman, 1840*



Ilustración: Skolithos en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL



Foto real de la traza: Kent G. Budge, CC BY-SA 4.0.

1. Nombre y significado. Del griego *skolex*, gusano, y *lithos*, piedra: «gusano de piedra». Haldeman lo creó en 1840 para unos tubos verticales que al principio se tomaron por tallos de plantas o por los propios gusanos petrificados. Es la traza que da nombre a toda una icnofacies: la de las costas batidas por las olas.

2. Clasificación. Icnogénero de Haldeman, 1840; la icnoespecie tipo y más común es *S. linearis*. Es un domichnion de lo más simple: un tubo vertical, recto, cilíndrico y sin ramificar, excavado por un animal que vivía cabeza arriba en la arena. Su sencillez es engañosa: en conjunto,

millones de tubos definen un ambiente entero.

3. Cuándo vivió. Del Cámbrico a la actualidad. En el Devónico puebla las areniscas de costa y de desembocadura de medio mundo: cada playa devónica con arena limpia y oleaje es sospechosa de esconder su «roca de tubos».

4. Dónde vivió. La zona intermareal y submareal somera de costas arenosas de alta energía: playas, barras de marea, frentes de delta. Es el indicador clásico de aguas agitadas y arena en movimiento; tierra adentro aparece también en areniscas fluviales.

5. Tamaño y peso. Tubos de milímetros a unos pocos centímetros de diámetro y de hasta unos 30 cm de longitud en los ejemplares clásicos (los hay mayores), empaquetados a veces por miles en un solo estrato. Sin peso estimable: fosiliza el tubo, no el gusano.

6. Anatomía. La morfología de la traza no puede ser más austera: un cilindro vertical recto, de paredes lisas o finamente estriadas, sin cámara final ni ramificaciones, que a veces se curva ligeramente o se inclina (*S. declinatus*) siguiendo la corriente. En superficie, un campo de circulitos; en sección, un bosque de tubos paralelos.

7. Armas y defensas naturales. No aplica como arma: es vivienda pura. La defensa era la profundidad: vivir enterrado en vertical, con solo la boca asomando, en plena zona de oleaje donde pocos depredadores podían trabajar en paz.

8. Sentidos. Lo que la ciencia aún no sabe: el tubo no guarda órganos. El ocupante debía detectar vibraciones y corrientes para asomar a comer y esconderse a tiempo, pero eso es inferencia.

9. Cómo se movía. Lo mínimo: subir y bajar dentro de su propio tubo como en un ascensor. La traza es de un animal sedentario que le dejó el movimiento al agua que le traía la comida.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Filtrador en suspensión: desde la boca del tubo, el ocupante captaba el plancton y el detrito que el oleaje removía sin cesar. Los candidatos habituales son gusanos tipo foronídeo o poliquetos sedentarios; ninguno confirmado para el material devónico.

11. Comportamiento. Vivir en masa: los campos de *Skolithos* son colonias de miles de vecinos idénticos apretados tubo contra tubo, colonizando la arena en cuanto una tormenta la dejaba limpia. Es el comportamiento oportunista por excelencia de las costas.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe.

13. Reproducción y crías. Lo que la ciencia aún no sabe.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe, aunque un estrato entero de tubos habla de generaciones de ocupantes en la misma playa.

15. Depredadores, rivales y presas. Sus rivales eran los propios vecinos, en competencia por el espacio en la arena buena; sus depredadores, los animales capaces de excavar en la zona de rompientes, escasos en el Devónico precisamente por la energía del lugar.

16. Adaptaciones. La adaptación es el tubo mismo: un refugio recto y profundo en un fondo que las olas removían cada día. Quien domina ese truco tiene la playa entera para él.

17. Evolución y parientes vivos. Animales actuales de playas batidas —foronídeos y gusanos

tubícolas— siguen perforando la arena con tubos equivalentes. La icnofacies de *Skolithos* es la primera que se define en cualquier manual, y lleva el nombre de esta traza.

18. Descubridor del primer fósil. Samuel Stehman Haldeman, naturalista de Pensilvania, erigió el género en 1840 sobre tubos de las areniscas norteamericanas, cuando aún se discutía si eran plantas, gusanos petrificados o simples moldes inorgánicos.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. La «Pipe Rock» de Escocia noroccidental, un acantilado cámbrico hecho de tubos, es el monumento mundial del icnogénero. La foto de esta ficha muestra *Skolithos* en la Formación Dakota. Los tubos devónicos salpican las areniscas costeras de las Ardenas, Renania y Norteamérica.

20. Causa de su desaparición. No desapareció: en cualquier playa arenosa actual, la arena está perforada por tubos que un icnólogo clasificaría sin dudar.

21. Debate científico abierto. La identidad del productor en cada época —¿foronídeos, poliquetos, o varios inquilinos distintos para el mismo tubo?— y la validez de separar especies por detalles mínimos de un tubo que, al fin y al cabo, es solo un cilindro.

22. Dato curioso. *Skolithos* es tan buen indicador de costa que los geólogos del petróleo lo buscan en los testigos de sondeo: encontrar sus tubos en una arenisca devónica equivale a leer «aquí hubo una playa» con el oleaje incluido.

DIPLOCRATERION

**Diplocraterion* Torell, 1870*

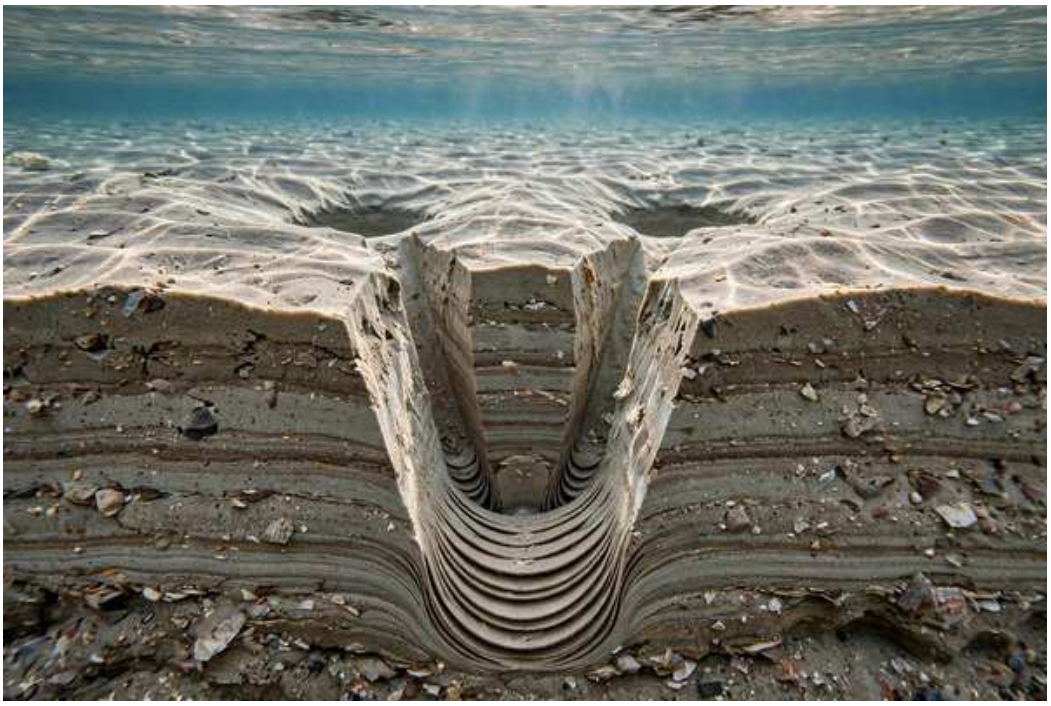


Ilustración: Diplocraterion en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL



Foto real de la traza: Jstuby, dominio público.

1. Nombre y significado. Del griego *diploos*, doble, y *krater*, copa o cráter: «doble copa», por las dos bocas que su madriguera abre en la superficie, unidas bajo tierra por un puente de sedimento removido. Es el primo sofisticado de *Arenicolites*: la misma U, pero con memoria.

2. Clasificación. Icnogénero de Torell, 1870; la icnoespecie clásica es *D. parallelum*. Es un domichnion con spreite: entre los dos brazos de la U queda un abanico de láminas de sedimento que registra los desplazamientos verticales de la madriguera. Por eso se le considera la traza de «equilibrio» por excelencia, un equilibrichnion.

3. Cuándo vivió. Del Cámbrico a la actualidad. En el Devónico es frecuente en areniscas de costas y deltas, donde los fondos subían y bajaban con las mareas, las tormentas y el aporte de sedimento: justo el escenario para el que está diseñado.

4. Dónde vivió. Fondos arenosos someros de energía moderada a alta: barras de marea, frentes de delta, playas sumergidas. También aparece en ambientes fluviales de agua dulce en el registro más amplio del icnogénero.

5. Tamaño y peso. La U suele medir de unos 2 a 10 cm de anchura entre brazos y de unos pocos centímetros a más de 30 cm de profundidad según cuánto haya tenido que reajustarse. Sin peso estimable: lo fosilizado es la geometría del reajuste.

6. Anatomía. La morfología de la traza es una U cuyos brazos están unidos por una lámina curva de sedimento reempaquetado, el spreite. Si el animal tuvo que excavar más hondo porque el fondo se erosionaba, el spreite se extiende hacia arriba (retrusivo); si el sedimento se acumulaba encima, hacia abajo (protrusivo). La U, en suma, lleva incorporado un gráfico de su propia historia.

7. Armas y defensas naturales. No aplica como arma: es vivienda. Enterrarse a profundidad ajustable, sin abandonar nunca el tubo, era la manera del productor de mantenerse a salvo y alimentado a la vez.

8. Sentidos. Lo que la ciencia aún no sabe: la traza registra respuestas al entorno —el fondo sube, el fondo baja—, pero no los órganos con que el animal lo percibía.

9. Cómo se movía. Apenas: el productor se movía dentro de su U, y era la U la que «viajaba» verticalmente a medida que él reexcavaba. El spreite es el diario de ese vaivén.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Se interpreta como la casa de un filtrador en suspensión o de un detritívoro que barría la superficie desde las bocas: la corriente entraba por un brazo y salía por el otro, como en *Arenicolites*, pero aquí con ajustes constantes de nivel.

11. Comportamiento. Quedarse y adaptarse. Donde otros animales abandonan la madriguera cuando el fondo cambia, el autor de *Diplocraterion* reexcavaba la suya una y otra vez: es el fósil del «no me mudo, remodelo».

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe.

13. Reproducción y crías. Lo que la ciencia aún no sabe.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe, aunque un spreite largo y muy laminado habla de un ocupante longevo o de una madriguera reutilizada durante mucho tiempo.

15. Depredadores, rivales y presas. No inferibles de la traza. Vivir bajo un fondo inestable, en plena zona de tormentas, ya era en sí un refugio contra la mayoría de los depredadores devónicos.

16. Adaptaciones. Su gran adaptación es la flexibilidad vertical: convertir la erosión y la sedimentación —los dos grandes problemas de vivir en arena— en un simple reajuste de profundidad, sin perder nunca la casa.

17. Evolución y parientes vivos. Gusanos y pequeños crustáceos modernos siguen produciendo madrigueras en U con spreite en las costas actuales; el diseño lleva en servicio desde el Cámbrico.

18. Descubridor del primer fósil. Otto Torell, geólogo sueco, erigió el género en 1870 dentro de su trabajo pionero sobre las trazas fósiles de Escandinavia, cuando la icnología apenas empezaba a separarse de la vieja idea de que todas estas marcas eran algas.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. La foto de esta ficha muestra un ejemplar de la Formación Tuscarora (Silúrico de Norteamérica), liberada por su autor en dominio público. Los conjuntos devónicos de areniscas costeras europeas y norteamericanas son abundantes en afloramiento, aunque rara vez llegan a museo como pieza estrella.

20. Causa de su desaparición. No desapareció: el comportamiento se sigue produciendo en los fondos arenosos actuales.

21. Debate científico abierto. Quién lo hacía en cada época —se proponen gusanos, crustáceos y otros excavadores de cuerpo blando, sin un candidato confirmado para el Devónico— y si cada spreite registra la vida de un solo individuo o la reutilización de la madriguera por varios inquilinos sucesivos.

22. Dato curioso. Los geólogos leen el spreite como un pluviómetro de sedimento: su forma dice si el fondo devónico se estaba erosionando o enterrando mientras el animal vivía allí, dato que ninguna concha podría dar.

ARENICOLITES

**Arenicolites* Salter, 1857*



Ilustración: Arenicolites en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL



Foto real de la traza: Tatsuo Oji, Stephen Q. Dornbos, Keigo Yada, Hitoshi Hasegawa, Sersmaa Gonchigdorj, Takafumi Mochizuki, Hideko Takayanagi y Yasufumi Iryu, CC BY 4.0.

1. Nombre y significado. Toma el nombre del gusano arenícola actual, *Arenicola*, más el sufijo *-ites*, «parecido a»: la madriguera parecida a la que ese gusano excava hoy en las playas. En el Devónico, con costas y desembocaduras en plena ebullición de vida, alguien ya vivía exactamente así, enterrado en la arena.

2. Clasificación. Icnogénero de Salter, 1857. Es un domichnion, una madriguera de vivienda en forma de U y sin spreite (sin el abanico de sedimento removido que sí deja su pariente *Diplocraterion*). Esa ausencia de spreite es su firma diagnóstica. La icnoespecie que ha

funcionado como tipo en la práctica, *A. carbonaria* (Binney, 1852), arrastra una historia nomenclatural enredada, por eso esta ficha encabeza solo con el género.

3. Cuándo vivió. Su registro arranca en el Ediacárico tardío y llega hasta hoy. En el Devónico ya era un habitante rutinario de los fondos arenosos someros, tanto marinos como de los márgenes de ríos y lagos, donde las arenas limpias y el agua en movimiento le daban su escenario.

4. Dónde vivió. Fondos de arena limpia y energía alta o moderada, el escenario típico de la icnofacies de *Skolithos*; también aparece en medios más profundos, salobres y no marinos. Es un icnogénero que cruza ambientes: donde había arena blanda y corriente, la U podía aparecer.

5. Tamaño y peso. Tubos de unos pocos milímetros de diámetro, con los dos brazos separados por hasta unos 5 cm y una profundidad de pocos centímetros. Sin peso estimable: lo que se conserva es el hueco, no el cuerpo.

6. Anatomía. La morfología de la traza es de una simplicidad total: dos tubos verticales unidos por el fondo en una U limpia, sin ramificaciones y sin revestimiento llamativo. En planta, sobre la superficie del estrato, solo se ven dos circulitos emparejados; en corte vertical aparece la U, a veces deformada si un brazo se conserva peor.

7. Armas y defensas naturales. No aplica como arma: la U era la casa. Vivir enterrado con dos aberturas era, en sí mismo, la defensa y el puesto de alimentación del productor.

8. Sentidos. Lo que la ciencia aún no sabe: de un tubo vacío no se puede deducir cómo percibía el mundo su ocupante.

9. Cómo se movía. No es una pista de desplazamiento, sino de residencia: el productor apenas salía de su tubo, y la traza registra permanencia, no viaje.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Se interpreta como vivienda de un filtrador en suspensión o de un animal al acecho desde la madriguera: el agua entraba por una boca y salía por la otra, trayendo partículas. Los candidatos que repite la literatura son gusanos poliquetos, otros anélidos y crustáceos pequeños; ninguno está confirmado para el material devónico.

11. Comportamiento. Excavar, mantener abierta la U y quedarse. En ambientes inestables, con arena que se mueve, esa fidelidad a un tubo sencillo es una estrategia oportunista: colonizar rápido un fondo recién removido por una tormenta o una crecida.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe.

13. Reproducción y crías. Lo que la ciencia aún no sabe.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe: la U no guarda la edad de quien la habitó.

15. Depredadores, rivales y presas. Nada concreto se puede inferir del tubo; solo el tipo de madriguera sugiere un ocupante filtrador o acechante, sin nombres propios.

16. Adaptaciones. Dos bocas y un fondo curvo: con eso basta para respirar, alimentarse y quedar protegido dentro del sedimento. Es el diseño mínimo viable de una vivienda submarina, y lleva funcionando desde antes del Cámbrico.

17. Evolución y parientes vivos. El comportamiento sigue vivo: el arenícola moderno y otros excavadores actuales producen madrigueras en U casi indistinguibles. La traza sobrevivió a

todas las grandes crisis del Fanerozoico porque el comportamiento que la produce nunca dejó de ser útil.

18. Descubridor del primer fósil. John William Salter propuso el género en 1857, a partir de marcas del Longmynd, en Inglaterra, que él mismo había descrito en 1856 como *Arenicola didyma*. Edward Binney había usado antes, en 1852, el nombre *carbonaria* para material del Carbonífero de Lancashire, y esa precedencia explica buena parte del lío del tipo.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. La foto de esta ficha muestra *Arenicolites* sobre un plano de estratificación en un ejemplar de Mongolia estudiado por Oji y colaboradores. Los pares de círculos del Longmynd inglés son el material histórico del género; las fuentes consultadas no precisan un museo único para el material devónico.

20. Causa de su desaparición. No desapareció: esta misma madriguera se sigue excavando hoy en playas y fondos arenosos de todo el planeta.

21. Debate científico abierto. El material original de Salter en el Longmynd resultó ser, en buena parte, simples depresiones superficiales emparejadas sin tubo en U que las uniera, así que el nombre descansa sobre una base histórica tambaleante aunque el concepto moderno —U sin spreite— está bien definido y en uso pleno. También se debate cuántos productores distintos caben bajo la misma U.

22. Dato curioso. En algunos conjuntos devónicos las U de *Arenicolites* aparecen por miles sobre un mismo plano de arena: no es una ciudad planificada, es el retrato de un fondo colonizado a toda prisa entre dos tormentas.

PLANOLITES

**Planolites* Nicholson, 1873*



Ilustración: Planolites en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL



Foto real de la traza: FunkMonk, CC BY-SA 3.0.

1. Nombre y significado. Del griego *planos*, errante o vagabundo, y *lithos*, piedra: la «piedra errante», un tubito que se pasea por la roca sin orden ni concierto. Es, probablemente, la traza más común del planeta y la más humilde: un gusano comiendo fango, sin más.

2. Clasificación. Icnogénero de Nicholson, 1873. Madriguera horizontal, cilíndrica, raramente ramificada y SIN revestimiento en la pared, rellena activamente con un sedimento que difiere del de la roca anfitriona (porque es, literalmente, lo que el animal procesó). Pemberton y Frey (1982) dejaron tres icnoespecies válidas: *P. annularis*, *P. beverleyensis* y *P. montanus*. Se encabeza

solo con el género.

3. Cuándo vivió. Del Ediacárico a la actualidad: es uno de los primeros comportamientos complejos que aparecen en el registro y nunca ha dejado de producirse. En el Devónico está en todas partes, del mar profundo a los suelos de las primeras llanuras boscosas.

4. Dónde vivió. Todos los ambientes sedimentarios imaginables: fondos marinos de cualquier profundidad, deltas, ríos, lagos y suelos terrestres húmedos. Es el icnogénero «cruzafacies» por definición; donde hubiera un animal vermiforme y sedimento blando, hay *Planolites*.

5. Tamaño y peso. Tubitos de 1 a 5 mm de diámetro típicamente (a veces hasta 1–2 cm), que se pueden seguir durante centímetros o decenas de centímetros, con giros suaves o bruscos. Sin peso estimable: es un rastro de intestino, no un cuerpo.

6. Anatomía. La morfología de la traza es un cilindro simple, de sección circular a elíptica, sin forro y sin ornamentación, que serpentea por el estrato y ocasionalmente se bifurca. Su diagnóstico está en el relleno: un sedimento distinto del entorno, a veces con estructura meniscada apenas insinuada, la firma de un tubo digestivo en marcha.

7. Armas y defensas naturales. No aplica: es el túnel de alimentación de un animal inerme. Su «defensa» era vivir dentro del sedimento, lejos de las bocas de la superficie.

8. Sentidos. Lo que la ciencia aún no sabe: el tubito no conserva órganos. El productor debía orientarse por el tacto y la química del sedimento que iba comiendo.

9. Cómo se movía. Avanzaba comiendo: el animal se desplazaba por contracciones peristálticas mientras ingerí el sedimento por delante y lo dejaba procesado por detrás. Moverse y comer eran el mismo acto.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Detrito y materia orgánica del propio sedimento. *Planolites* es la firma del comedor de fango, el comportamiento más extendido y antiguo del reino animal: tragar el suelo y quedarse con lo que tenga de comestible.

11. Comportamiento. Vagabundeo oportunista: sin madriguera fija ni territorio, el productor recorría el fondo blando aprovechando la comida donde apareciera. En los sedimentos devónicos de ríos y lagos, sus tubitos marcan la llegada de esta vida sencilla a los ecosistemas de agua dulce.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe.

13. Reproducción y crías. Lo que la ciencia aún no sabe.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe.

15. Depredadores, rivales y presas. Indeterminables desde la traza: su mundo era el interior del sedimento, donde los depredadores de superficie apenas llegaban. No tenía presas: su «caza» era el detrito.

16. Adaptaciones. La simplicidad como adaptación total: sin estructuras que construir ni mantener, el comedor de fango pudo vivir en cualquier fondo, en cualquier época, con cualquier nivel de oxígeno razonable. Por eso *Planolites* nunca ha faltado.

17. Evolución y parientes vivos. El comportamiento está vivito hoy: gusanos marinos, larvas de insectos en los ríos y un ejército de vermes de suelo producen tubitos idénticos. Es de los

icnogéneros que demuestran que algunas ideas evolutivas no caducan jamás.

18. Descubridor del primer fósil. Henry Alleyne Nicholson, paleontólogo británico-canadiense, erigió el género en 1873, en los años en que las pequeñas madrigueras empezaban a ordenarse en una clasificación propia, separada de las algas con las que se habían confundido.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. *Planolites* no tiene «ejemplar estrella» porque está en todas partes: cualquier colección de trazas del Devónico —de las pizarras renanas a las areniscas de Catskill— lo contiene por decenas. La foto de esta ficha muestra un ejemplar típico en su roca.

20. Causa de su desaparición. No desapareció: se está formando ahora mismo en fondos marinos, riberas y suelos de todo el planeta.

21. Debate científico abierto. El de siempre con su gemelo *Palaeophycus*: Pemberton y Frey quisieron separarlos por el relleno, Keighley y Pickerill (1995) sentenciaron que el criterio decisivo es la pared —con revestimiento, *Palaeophycus*; sin él, *Planolites*—. También se debate cuántas icnoespecies son reales y si los *Planolites* de suelos terrestres devónicos los hicieron vermes o larvas de artrópodos.

22. Dato curioso. Por su ubicuidad extrema, los icnólogos lo llaman a veces «la cucaracha de las trazas»: aparece el primero tras cualquier perturbación del fondo y es el último en irse; si una roca devónica tiene una sola traza, lo más probable es que sea esta.

PALAEOPHYCUS

**Palaeophycus tubularis* Hall, 1847*



Ilustración: Palaeophycus en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL



Foto real de la traza: Wilson44691, dominio público.

1. Nombre y significado. Del griego *palaios*, antiguo, y *phycus*, alga: «alga antigua». Otro nombre-trampa de la era de los fucoides: Hall lo describió en 1847 creyendo clasificar una planta marina, y resultó ser el tubo de un animal excavador.

2. Clasificación. Icnogénero de Hall, 1847; la icnoespecie tipo es *P. tubularis*. Es una madriguera horizontal, cilíndrica y apenas ramificada, definida por dos rasgos: tiene la pared REVESTIDA (una película fina y lisa que el animal dejó al excavar) y el relleno es igual al sedimento de alrededor, porque el tubo quedó abierto y se llenó pasivamente. Esa combinación lo separa de su

gemelo *Planolites*.

3. Cuándo vivió. Del Cámbrico (con raíces en el tránsito Ediacárico–Cámbrico) a la actualidad. En el Devónico es omnipresente: aparece en mares someros, deltas, ríos y lagos, a menudo como la traza dominante de los fondos blandos.

4. Dónde vivió. Casi cualquier fondo con sedimento blando: plataformas marinas, frentes de delta, canales fluviales, llanuras de inundación y lechos lacustres. Es un icnogénero eurioico, de los que cruzan ambientes sin inmutarse.

5. Tamaño y peso. Tubos de unos 2 mm a algo más de 2 cm de diámetro, que pueden seguirse durante decenas de centímetros y, en ejemplares grandes, más de un metro. Sin peso estimable: se conserva el tubo vacío relleno de sedimento.

6. Anatomía. La morfología de la traza es un cilindro horizontal liso, de sección circular u ovalada por la compactación, recto o suavemente curvado, que rara vez se ramifica. Su firma está en el corte: una pared fina y definida separa el relleno del sedimento anfitrión, como el forro de un túnel.

7. Armas y defensas naturales. No aplica como arma: es vivienda y refugio. El revestimiento mantenía el túnel abierto y firme, una pequeña obra de ingeniería contra el derrumbe del fango.

8. Sentidos. Lo que la ciencia aún no sabe a partir del tubo. Que un animal mantuviera galerías largas y rectas sugiere buena orientación bajo el sedimento, pero eso no se fosiliza.

9. Cómo se movía. El productor avanzaba excavando en línea casi recta, peristálticamente, dejando el tubo forrado tras de sí; muchas galerías eran probablemente recorridos de ida sin retorno, abandonados al avanzar el animal.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Se interpreta a menudo como la madriguera de un depredador vermiforme que emboscaba desde el tubo, o de un detritívoro que lo usaba de base. La verdad honesta: el relleno pasivo dice cómo era la casa, no qué se comía dentro.

11. Comportamiento. Construir una galería permanente y bien forrada en vez de un túnel improvisado: inversión en vivienda. En los fondos devónicos, campos enteros de *Palaeophycus* hablan de comunidades estables de excavadores.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe.

13. Reproducción y crías. Lo que la ciencia aún no sabe.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe.

15. Depredadores, rivales y presas. No determinables desde la traza; solo la forma del tubo sugiere, con cautela, un ocupante vermiforme posiblemente depredador de pequeños invertebrados del fango.

16. Adaptaciones. El revestimiento: con una película de moco y sedimento apelmazado, el animal convertía un fango inestable en un túnel duradero. Es la diferencia entre cavar un agujero y construir una galería.

17. Evolución y parientes vivos. Poliquetos y otros gusanos marinos actuales forran sus tubos de manera parecida; el comportamiento atraviesa todo el Fanerozoico y sigue produciéndose en

los fondos actuales.

18. Descubridor del primer fósil. James Hall, el gran paleontólogo del estado de Nueva York, erigió el género en 1847 en su monumental paleontología neoyorquina, dentro de la cosecha de «fucoides» que el siglo XIX fue reinterpretando como trazas.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. La foto de esta ficha, liberada en dominio público por Wilson44691, muestra un ejemplar típico en sección. *Palaeophycus* es tan común que aparece en casi cualquier colección de trazas paleozoicas, incluidas las devónicas de las Ardenas, Renania y el este de Norteamérica.

20. Causa de su desaparición. No desapareció: sus productores —varios, probablemente— siguen forrando tubos en los sedimentos de hoy.

21. Debate científico abierto. La frontera con *Planolites* ha ocupado décadas de literatura: Pemberton y Frey propusieron separar ambos por el tipo de relleno, pero Keighley y Pickerill (1995) devolvieron el protagonismo a un único criterio, la presencia o ausencia de revestimiento. También se debate quién lo hacía en cada ambiente, porque un mismo tubo en el mar y en un río devónico difícilmente tuvo el mismo autor.

22. Dato curioso. *Palaeophycus* y *Planolites* forman el dúo más confundido de la icnología: dos tubos casi iguales que solo se distinguen mirando la pared con lupa, y sobre los que se han escrito bibliotecas enteras.

CHONDRITES

**Chondrites targionii* (Brongniart, 1828)*



Ilustración: Chondrites en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL



Foto real de la traza: Notafly, CC BY-SA 3.0.

1. Nombre y significado. Del griego *chondros*, grano o cartílago, por el aspecto granulado y ramificado de los primeros ejemplares. Durante décadas se le tomó por un alga fósil —un «fucoide» más— hasta que se entendió que era la obra de un animal excavador. En el Devónico sus redes ya minaban los fangos de medio mundo.

2. Clasificación. Icnogénero de Sternberg, 1833; la icnoespecie tipo es *C. targionii*, descrita por Brongniart en 1828 como resto de planta. Es un fodinichnion: un sistema de túneles de alimentación dentro del sedimento. Se reconocen cuatro icnoespecies principales, y su diagnosis

moderna (emendada por Osgood, Fürsich, Fu y otros) exige ramificación regular en ángulos de unos 30° a 40°, con el diámetro constante dentro de cada sistema.

3. Cuándo vivió. Aparece en el Cámbrico y se sigue produciendo hoy: es uno de los icnotaxones más longevos y ubicuos del registro fósil. En el Devónico ya ocupaba desde plataformas someras hasta fondos profundos, siempre en el nivel más hondo de la bioturbación, por debajo de casi todas las demás trazas.

4. Dónde vivió. Sedimentos marinos de todo tipo —areniscas, lutitas, calizas y margas—, desde la plataforma submareal hasta la zona abisal. Su seña de identidad ecológica es otra: prospera donde el oxígeno escasea, en fondos que ahuyentan a casi cualquier otro excavador.

5. Tamaño y peso. Túneles finísimos, de 0,1 a 10 mm de diámetro según el sistema (lo habitual es 1 a 5 mm), que se ramifican hasta en seis órdenes y pueden extenderse decenas de centímetros desde el eje principal. Sin peso estimable: se conserva la red de galerías, no el cuerpo.

6. Anatomía. La morfología de la traza imita una raíz o un arbolito enterrado: unos pocos ejes maestros subverticales bajan desde la superficie y a cierta profundidad se abren en una red dendrítica de túneles que no se tocan ni se cruzan entre sí. Cada rama guarda el mismo calibre en todo su recorrido, como si la hubiera excavado un solo animal de tamaño fijo.

7. Armas y defensas naturales. No aplica: es una red de alimentación y refugio. Excavar más hondo que nadie era, en la práctica, su manera de quedar fuera del alcance de los depredadores de superficie.

8. Sentidos. Lo que la ciencia aún no sabe: la red no conserva órganos sensoriales. Que el productor localizara el alimento dentro del fango implica alguna forma de quimiorrecepción, pero eso es inferencia, no fósil.

9. Cómo se movía. El productor recorría su propio sistema: avanzaba excavando ramas nuevas desde los ejes maestros y, según una hipótesis muy debatida, volvía sobre lo excavado para aprovecharlo. La traza registra un ir y venir metódico bajo el fondo, no un desplazamiento por la superficie.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Comía el propio sedimento: ingerir fango y extraer su materia orgánica es la interpretación clásica. Una hipótesis moderna añade que el sistema podía funcionar como una huerta de bacterias o como despensa donde almacenar sedimento rico para «cosecharlo» después, cuando las bacterias lo hubieran enriquecido.

11. Comportamiento. Paciencia y método: construir una red que nunca se cruza consigo misma exige evitar las ramas ya hechas, lo que sugiere que el animal detectaba sus propios túneles. Es de los comportamientos más «ordenados» que se conocen en un excavador sin cerebro digno de ese nombre.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe.

13. Reproducción y crías. Lo que la ciencia aún no sabe.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe. Una red grande y muy ramificada implica un ocupante estable y tiempo, pero no hay forma de convertir eso en años.

15. Depredadores, rivales y presas. Su mundo era el fango profundo y pobre en oxígeno, un refugio donde casi no llegaban depredadores. Rivales, pocos: a esa profundidad y con tan poco

oxígeno, la competencia era mínima.

16. Adaptaciones. Su gran adaptación es tolerar lo intolerable: vivir y alimentarse en sedimentos casi sin oxígeno disuelto, un nicho vacío que *Chondrites* explotó durante más de 500 millones de años.

17. Evolución y parientes vivos. El comportamiento sigue vivo hoy en los fondos oceánicos, donde redes idénticas se forman sin que nadie haya podido señalar con certeza al autor. Es uno de los icnogéneros que dan nombre a una icnofacies entera, la de *Zoophycos–Chondrites* de los fondos tranquilos y profundos.

18. Descubridor del primer fósil. Adolphe Brongniart describió la forma tipo en 1828 creyéndola un alga; Kaspar Maria von Sternberg erigió el género en 1833, todavía en la era de los «fucoides». Que era una traza animal no se aceptó hasta los trabajos de Nathorst, James y Fuchs a finales del siglo XIX.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. La foto de esta ficha muestra un ejemplar del Silúrico medio. Los conjuntos clásicos aparecen en las margas italianas de Gubbio y en la lutita de Posidonia alemana, donde *Chondrites* reina casi en solitario; el material devónico se cita en plataformas de medio mundo, sin un museo único de referencia.

20. Causa de su desaparición. No desapareció: su productor —sea quien sea— sigue excavando estas redes en los mares actuales.

21. Debate científico abierto. El productor sigue sin identificarse tras casi dos siglos: se han propuesto nematodos, gusanos poliquetos y otros vermes, y la revisión de Baucon y colaboradores (2020) concluye que bajo el mismo nombre caben probablemente varios animales con comportamientos distintos, desde comer fango hasta cultivar bacterias en simbiosis química. Para el material devónico, la incógnita es la misma.

22. Dato curioso. Los geólogos lo usan como termómetro de oxígeno al revés: si en una roca marina solo aparece *Chondrites*, el fondo original estaba tan falto de oxígeno que casi nadie más pudo vivir allí.

ZOOPHYCOS

**Zoophycos* Massalongo, 1855*



Ilustración: Zoophycos en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL



Foto real de la traza: Wilson44691, dominio público.

1. Nombre y significado. Del griego *zoon*, animal, y *phycus*, alga: «alga-animal», un nombre que es en sí mismo el resumen de su historia, porque Massalongo lo creó en 1855 para lo que creía un alga fósil y resultó ser la obra en espiral de un animal excavador. Nadie pondría hoy un nombre más honesto.

2. Clasificación. Icnogénero de Massalongo, 1855. Es un fodinichnion complejo —recientemente propuesto también como «sequestrichnion», traza de almacenamiento—: un sistema de alimentación con spreite en forma de láminas arqueadas que giran alrededor de un eje, con un

tubo marginal que recorre el borde y un conducto vertical que lo conecta con la superficie. Se encabeza solo con el género: la icnoespecie tipo, *Z. caputmedusae*, nació descrita como alga y su estatus ha sido un quebradero de cabeza nomenclatural (ver sección 21).

3. Cuándo vivió. Del Paleozoico inferior (hay citas cámbricas y su registro sólido arranca en el Ordovícico) hasta la actualidad: se ha recuperado en testigos de sedimento marino reciente. Su biografía ambiental es famosa: en el Silúrico vivía solo en aguas profundas, pero del Devónico al Pérmico se expandió también a ambientes costeros someros, para retirarse de nuevo a las profundidades en épocas posteriores. En este Libro 5, por tanto, *Zoophycos* está en plena mudanza hacia la costa.

4. Dónde vivió. Fondos marinos finos y tranquilos, por debajo del oleaje de tormentas o en ambientes protegidos: taludes, plataformas externas y, en su fase devónica, también bahías y fondos costeros de baja energía. Da nombre a una icnofacies entera, la de *Zoophycos*, símbolo de los fondos quietos y pobres en oxígeno.

5. Tamaño y peso. Es la traza «grande» de este apéndice: los sistemas helicoidales pueden superar un metro de extensión vertical y horizontal, aunque los tubos que los forman miden solo unos milímetros de diámetro (hasta unos 7 mm). La forma plana, desplegada sobre el estrato, alcanza decenas de centímetros. Sin peso estimable: es arquitectura, no cuerpo.

6. Anatomía. La morfología de la traza tiene dos presentaciones: una plana, de láminas arqueadas en abanico, y otra helicoidal, como un sacacorchos o una cola de gallo enroscada, en la que cada vuelta es más ancha o más estrecha que la anterior. El tubo marginal bordea todo el sistema y el spreite —láminas con finas laminillas internas— rellena el espacio entre ese tubo y el eje central: cada laminilla es una posición antigua del tubo, el registro de una jornada de trabajo.

7. Armas y defensas naturales. No aplica: es una madriguera de alimentación y, según la hipótesis del almacenamiento, una despensa. Vivir dentro de una espiral profunda, en fondos pobres en oxígeno donde pocos depredadores se aventuran, era en sí mismo la defensa.

8. Sentidos. Lo que la ciencia aún no sabe: la espiral no conserva órganos, aunque su geometría casi perfecta implica un animal capaz de orientarse en la oscuridad total del sedimento con una precisión asombrosa.

9. Cómo se movía. El productor se desplazaba por el tubo marginal y, en cada posición, empujaba el tubo un poco más allá, dejando tras de sí una lámina de spreite: la espiral crece como crece una escalera de caracol, peldaño a peldaño, con el animal siempre en el frente de obra.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Aquí está el gran debate (ver sección 21): la lectura clásica lo hace un comedor de sedimento que iba minando la espiral; las hipótesis modernas añaden dos giros —que almacenara sedimento rico en la espiral como despensa, o que «cultivara» bacterias en las láminas y volviera a cosecharlas cuando hubieran enriquecido el fango—. El enriquecimiento en carbono orgánico medido dentro de los spreites recientes apoya que algo más que simple ingestión ocurría ahí dentro.

11. Comportamiento. Una vida entera en una sola obra: los especialistas consideran *Zoophycos* una madriguera «de por vida», ocupada y ampliada durante meses o años por el mismo individuo. Es el comportamiento más arquitectónico de todo este apéndice: construir despacio

una espiral que es casa, comedero y granero a la vez.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe.

13. Reproducción y crías. Lo que la ciencia aún no sabe.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe en años; pero una espiral de un metro, construida lámina a lámina, es de las pocas trazas que permiten decir «aquí vivió alguien mucho tiempo».

15. Depredadores, rivales y presas. Su fondo profundo y pobre en oxígeno era un barrio sin depredadores; las «presas» del productor eran la materia orgánica del sedimento y, si la hipótesis del cultivo es correcta, las bacterias que él mismo sembraba.

16. Adaptaciones. La espiral es una máquina de explotar un fondo pobre: con un solo tubo y desplazamientos mínimos, el animal procesaba un volumen enorme de sedimento y, de paso, se fabricaba reservas. En el Devónico, esa eficiencia le permitió algo insólito: subir desde las profundidades a los fondos costeros sin cambiar de diseño.

17. Evolución y parientes vivos. El comportamiento sigue vivo: en los testigos de lodo oceánico moderno aparecen espirales de *Zoophycos* recientes, idénticas a las fósiles, aunque el animal autor sigue sin dejarse ver en el acto. Su nombre bautizó la icnofacies de *Zoophycos*, la de los fondos tranquilos entre la plataforma y el abismo.

18. Descubridor del primer fósil. Abramo Bartolomeo Massalongo, naturalista de Verona, formalizó el género en 1855 (Antonio Villa había descrito material afín en 1844) creyendo describir un alga, como casi todos los «fucoides» de su siglo; que era una traza animal se impuso con la icnología del siglo XX.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. La foto de esta ficha muestra un ejemplar del Misisípico de Norteamérica (Formación Borden), liberado en dominio público. Los conjuntos devónicos de plataformas europeas y los espectaculares ejemplares en espiral de las turbiditas y margas posteriores salpican museos de medio mundo; las espirales recientes dragadas del Atlántico portugués son su referencia viva.

20. Causa de su desaparición. No desapareció: cambió de barrio. Tras su aventura costera del Devónico al Pérmico, el icnogénero fue replegándose a las profundidades, donde sus autores siguen trabajando hoy lejos de las miradas.

21. Debate científico abierto. Es doble. El etológico: ¿alimentación simple, despensa de sedimento o granja de bacterias? —la propuesta de 2024 de Uchman y Wetzel de crear para ello la categoría de los «sequestrichnia» es la última vuelta de tuerca—. Y el nomenclatural: la icnoespecie tipo se describió como alga, lo que según los códigos pondría en jaque el propio nombre; el uso universal de *Zoophycos* como traza se sostiene porque Massalongo incluyó en el mismo trabajo otros ejemplares que sí eran trazas y así lo ha aceptado la práctica científica.

22. Dato curioso. De todas las trazas de este libro, *Zoophycos* es la única que un naturalista del Renacimiento ya miró con asombro: Leonardo da Vinci especuló sobre marcas fósiles como estas siglos antes de que existiera la palabra «icnología», y la espiral devónica de un gusano desconocido sigue hoy sin revelar a su autor.

TEICHICHNUS

**Teichichnus rectus* Seilacher, 1955*



Ilustración: Teichichnus en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL

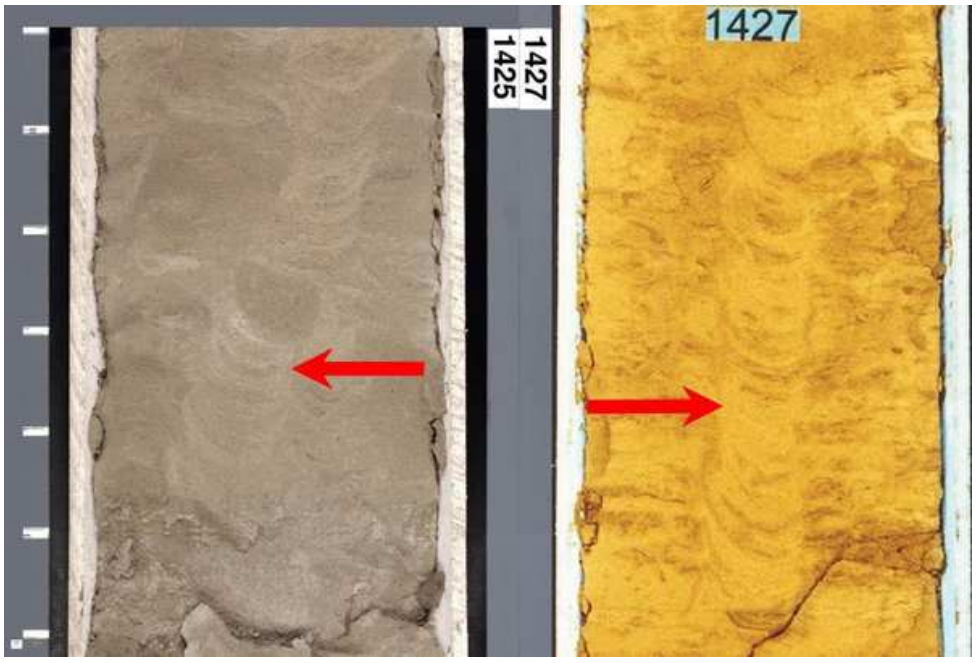


Foto real de la traza: Mikesclark, CC BY-SA 3.0.

1. Nombre y significado. Del griego *teichos*, muro o pared, y *ichnos*, huella: la «huella-muro». Vista en sección, la traza levanta dentro del sedimento una pared de láminas apiladas, como un muro de ladrillos curvos construido por un animal que no paraba de reexcavar su propia galería.

2. Clasificación. Icnogénero de Seilacher, 1955; la icnoespecie tipo es *T. rectus*. Es una madriguera con spreite retrusivo: una galería basal de la que parte una lámina vertical de sedimento reempaquetado, formada al desplazar el animal su tubo hacia arriba (o hacia abajo) una y otra vez. Se clasifica entre los fodinichnia y domichnia, a caballo entre comer y vivir.

3. Cuándo vivió. Del Cámbrico a la actualidad, típico de ambientes tranquilos de plataforma y de estuario. En el Devónico aparece en los fangos de deltas y lagunas donde el sedimento se acumulaba poco a poco: el escenario perfecto para que la pared creciera lámina a lámina.

4. Dónde vivió. Fondos blandos de baja energía: plataformas internas, bahías, estuarios, llanuras de marea fangosas y ambientes salobres. Huye de la arena batida de *Skolithos*: su mundo es el fango quieto que se deposita despacio.

5. Tamaño y peso. La «pared» puede extenderse de unos pocos centímetros a más de un metro de longitud y decenas de centímetros de altura, con la galería basal de milímetros a un par de centímetros de diámetro. Sin peso estimable: se conserva la lámina de sedimento, no el albañil.

6. Anatomía. La morfología de la traza combina un tubo basal —por donde vivía y se alimentaba el animal— con un spreite en forma de lámina vertical ligeramente curva, hecho de capas sucesivas que son las antiguas posiciones del tubo. En sección transversal, el conjunto parece una pared o una aleta enterrada; en tres dimensiones, una galería que emigró dejando su historia apilada.

7. Armas y defensas naturales. No aplica: es vivienda y comedero. Vivir dentro del fango, bajo una lámina de sedimento removido, mantenía al productor fuera de la vista de los depredadores de superficie.

8. Sentidos. Lo que la ciencia aún no sabe: la pared no conserva sentidos, aunque su construcción regular implica un animal capaz de repetir el mismo gesto con precisión milimétrica.

9. Cómo se movía. El productor se desplazaba verticalmente dentro del sedimento a medida que este se acumulaba: cada nueva capa de fango le obligaba a reexcavar su galería un poco más arriba, y el desplazamiento quedaba registrado como una lámina más de la pared.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Detritívoro de sedimento: al rehacer su galería, el animal procesaba el fango y aprovechaba su materia orgánica. Comer y mudarse eran la misma operación.

11. Comportamiento. Constancia paciente: mantener la galería siempre a la profundidad justa mientras el fondo subía despacio. Es el pariente tranquilo de *Diplocraterion*: donde aquel responde a cambios bruscos, *Teichichnus* registra la sedimentación lenta y continua.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe.

13. Reproducción y crías. Lo que la ciencia aún no sabe.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe, aunque una pared alta y con muchas láminas sugiere un ocupante estable durante un tiempo considerable.

15. Depredadores, rivales y presas. No inferibles de la traza: el productor vivía escondido en el fango de ambientes tranquilos, compitiendo solo con otros comedores de sedimento.

16. Adaptaciones. Su adaptación es el seguimiento del fondo: convertir la acumulación de sedimento —que a otros animales los entierra— en el motor de su propia construcción, sin abandonar nunca la galería.

17. Evolución y parientes vivos. Gusanos y otros excavadores de fangos actuales producen

estructuras con spreite retrusivo muy parecidas en estuarios y plataformas; el diseño se mantiene en servicio desde el Paleozoico inferior.

18. Descubridor del primer fósil. Adolf Seilacher, el padre de la icnología moderna, erigió el género en 1955 dentro de su gran proyecto de clasificar las trazas por el comportamiento que registran, no por su forma sin más.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. La foto de esta ficha muestra un conjunto de madrigueras de *Teichichnus* fotografiado por Mikesclark. Los ejemplares devónicos de las cuencas europeas y norteamericanas aparecen en secciones de estuario y delta, visibles en afloramiento mejor que en vitrina.

20. Causa de su desaparición. No desapareció: sus productores siguen levantando «paredes» de sedimento en los fangos actuales.

21. Debate científico abierto. Cuántas icnoespecies son válidas —una revisión reciente (Knaust, 2018) redujo el género a unas pocas formas bien definidas— y si el productor era siempre un verme o también artrópodos en los ambientes continentales; para el Devónico, el autor concreto sigue sin nombre.

22. Dato curioso. *Teichichnus* funciona como un registro de la velocidad a la que se acumulaba el fango devónico: cada lámina de la pared es una «mudanza» del animal, y contándolas se puede intuir el ritmo al que subía el fondo.

LOCKEIA

**Lockeia* James, 1879*



Ilustración: Lockeia en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL



Foto real de la traza: James St. John, CC BY 2.0.

1. Nombre y significado. James lo erigió en 1879 en honor del geólogo y médico John Locke. Su forma le ha valido el apodo de «traza almendra» o «traza cacahuete»: cada ejemplar es el molde exacto del cuerpo de un pequeño bivalvo que se sentó en el fondo a descansar.

2. Clasificación. Icnogénero de James, 1879 (también citado en la literatura con el sinónimo *Pelecypodichnus*). Es un cubichnion, una traza de reposo: la impresión que deja un bivalvo enterrado a medias, con el borde de la concha marcando el contorno almendrado. Se encabeza solo con el género porque la atribución de la icnoespecie tipo ha variado entre autores.

3. Cuándo vivió. Del Ordovícico a la actualidad, siguiendo la historia de los propios bivalvos. En el Devónico adquiere un significado especial: es justo cuando los bivalvos empiezan a conquistar en serio las aguas dulces y salobres, y *Lockeia* aparece también en sedimentos de ríos y lagos.

4. Dónde vivió. Fondos blandos de arena fina y fango: mares someros, estuarios, llanuras de inundación y lechos de lago. Donde un bivalvo pequeño pudiera enterrarse a medias y quedarse quieto un rato.

5. Tamaño y peso. Almendritas de unos pocos milímetros a unos 4 cm de longitud, proporcionadas a la concha del autor. Sin peso estimable: lo conservado es la depresión, no el molusco.

6. Anatomía. La morfología de la traza es una depresión ovalada, afilada en ambos extremos como una almendra, a veces con una fina línea central que marca el borde donde se cerraban las dos valvas. En relieve invertido, sobre la cara inferior del estrato, se ve como un pequeño bulto almendrado.

7. Armas y defensas naturales. No aplica como arma: es un retrato de reposo. La defensa era la de siempre en un bivalvo: enterrarse y cerrar la concha.

8. Sentidos. La traza no los conserva; el productor era un molusco con los sentidos modestos de su grupo, orientado sobre todo por el tacto y la química del agua.

9. Cómo se movía. El bivalvo llegaba reptando con su pie muscular, se enterraba a medias, descansaba dejando la almendra, y al marcharse podía encadenar varias *Lockeia* con pequeños surcos entre ellas, como pasos de una misma excursión.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Filtrador: enterrado en su postura de reposo, el bivalvo bombeaba agua y retenía partículas. La traza de reposo es, en realidad, la postura de comer de un animal que come quieto.

11. Comportamiento. Parar, enterrarse, filtrar, seguir. Cuando muchas *Lockeia* aparecen juntas y alineadas, dibujan el campamento temporal de un grupo de bivalvos sobre un fondo rico.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe.

13. Reproducción y crías. Lo que la ciencia aún no sabe a partir de la traza.

14. Esperanza de vida. La del bivalvo autor, no la de la marca: la almendra registra una pausa, no una biografía.

15. Depredadores, rivales y presas. En los fondos devónicos, un bivalvo enterrado a medias era presa potencial de peces y cefalópodos que hozaban el fondo; sus «presas» eran solo el plancton y el detrito en suspensión.

16. Adaptaciones. La postura misma: enterrarse a la profundidad justa para quedar anclado y protegido sin dejar de filtrar. En el Devónico, ese truco sencillo ayudó a los bivalvos a entrar en ríos y lagos donde los depredadores marinos no llegaban.

17. Evolución y parientes vivos. Los bivalvos actuales dejan impresiones idénticas al reposar sobre la arena: acérquese el lector a cualquier playa tras la marea baja y encontrará «*Lockeia*» frescas junto a las conchas pequeñas.

18. Descubridor del primer fósil. U. P. James describió el género en 1879 desde el Paleozoico de Ohio, en plena época en que las trazas de reposo empezaban a interpretarse como lo que eran: el molde de un animal descansando, no una concha deformada.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. La foto de esta ficha reúne varias *Lockeia* en arenisca de la Formación Clinch (Silúrico de Tennessee), fotografiadas por James St. John. Los conjuntos devónicos aparecen asociados a las primeras faunas de bivalvos de agua dulce de Europa y Norteamérica.

20. Causa de su desaparición. No desapareció: se sigue formando hoy en playas, estuarios y fondos de lago de todo el mundo.

21. Debate científico abierto. La frontera con otras trazas de bivalvos: cuándo una almendra es *Lockeia* y cuándo forma parte de la pista de arrastre *Protovirgularia*, y si todos los productores fueron bivalvos o también otros moluscos de cuerpo parecido dejaron la misma firma.

22. Dato curioso. Una *Lockeia* es, literalmente, la sombra del animal: el único «retrato» que muchos bivalvos devónicos dejaron de sí mismos, dibujado con su propio cuerpo sobre la arena.

UNDICHNA

**Undichna* Anderson, 1976*



Ilustración: Undichna en vida (reconstrucción).

1. Nombre y significado. De *unda*, ola en latín, y el griego *ichnos*, huella: la «huella de ola». Lo que dibuja en el fango es exactamente eso, una onda: el surco sinuoso que deja la aleta de un pez al rozar el fondo mientras nada. Es la única traza de este apéndice firmada por un vertebrado.

2. Clasificación. Icnogénero de Anderson, 1976, erigido sobre material del Pérmico inferior de Sudáfrica. Es un repichnion de pez: un conjunto de surcos horizontales ondulados que representan el roce de las distintas aletas —la caudal deja la sinusoide principal; las pectorales y la anal, surcos secundarios—. Anderson creó las icnoespecies *U. bina*, *U. insolentia* y *U. simplicitas*; Higgs añadió las británicas *U. britannica* y *U. consulca* (1988), Turek *U. radnicensis* (1989), y el género suma unas nueve icnoespecies. Se encabeza solo con el género.

3. Cuándo vivió. El registro seguro va del Silúrico al Pleistoceno según la síntesis de Minter y Braddy (2006), con su gran época en el Paleozoico tardío. Para este Libro 5, lo esencial es su capítulo devónico: las *Undichna* más antiguas conocidas se atribuyen a cefaláspidos —peces sin mandíbulas— de la frontera entre Inglaterra y Gales, de hace unos 400 millones de años, y ya hay un primer registro publicado del Devónico medio lacustre de Caithness, en Escocia (Caliza de Achanarras). Con cautela: la *Undichna* más vieja de todas, *U. unisulca* del Silúrico superior de Gotlandia (Suecia), se ha presentado como quizá la traza de locomoción de vertebrado más antigua conocida.

4. Dónde vivió. Ambientes subacuáticos continentales y marinos someros: ríos, lagos, estuarios y fondos costeros tranquilos. La preservación se favorece en aguas dulces quietas —lagos, pantanos aluviales y partes internas de estuarios—, por eso su mapa devónico es un mapa de lagos y ríos con peces.

5. Tamaño y peso. Surcos de milímetros a unos centímetros de anchura cada uno, con longitudes de onda de centímetros a decenas de centímetros según la talla y la natación del pez; los conjuntos pueden seguirse durante metros. Sin peso estimable: es el roce de unas aletas, no un

cuerpo.

6. Anatomía. La morfología de la traza es una coreografía escrita en surcos: una sinusoide principal, regular y continua, marcada por la aleta caudal o anal al barrer el fondo en cada coletazo, flanqueada a veces por pares de surcos más suaves de las aletas pectorales. En *U. consulca* se suma un surco ancho y somero central: el vientre del pez rozando el sedimento, prueba de que nadaba pegado al fondo.

7. Armas y defensas naturales. No aplica: es el rastro de nadar. Si algo defiende la traza, es lo que revela: un pez que se alimentaba rozando el fondo de un lago devónico, lejos de los grandes depredadores de aguas abiertas.

8. Sentidos. La traza no los conserva, pero el comportamiento sí habla: nadar a centímetros del fondo, sin tocarlo más que con las aletas, exige control fino del cuerpo y buena percepción del relieve, probablemente con la línea lateral trabajando a pleno rendimiento.

9. Cómo se movía. Nadando por ondulación lateral, despacio y en crucero, justo por encima del sedimento: cada ondulación del cuerpo empujaba una aleta contra el fango y dejaba un arco de la sinusoide. De la regularidad de la onda se lee un nado tranquilo, de búsqueda, no una huida.

10. Dieta y cómo conseguía comida. La interpretación etológica dominante es un pez que patrullaba el fondo despacio en busca de alimento —pequeños invertebrados y detrito— rozándolo con las aletas. En el caso británico, se ha sugerido que el pez de las aletas pectorales altas rozaba el fondo precisamente para comer a ras de suelo.

11. Comportamiento. Cruceros lentos y metódicos sobre el mismo fondo, una y otra vez: los conjuntos de *Undichna* que se cruzan en un mismo estrato dibujan un territorio de alimentación visitado por varios peces, o por el mismo muchas veces.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe.

13. Reproducción y crías. Lo que la ciencia aún no sabe a partir de la traza.

14. Esperanza de vida. La del pez, no la del surco: la onda registra unos segundos de nado.

15. Depredadores, rivales y presas. El productor devónico tipo era un pez pequeño o mediano —cefáspidos y otros peces de los lagos—, presa a su vez de peces mayores, euriptéridos y, al final del periodo, de los primeros tetrápodos cazadores de orilla.

16. Adaptaciones. La traza documenta una adaptación natatoria: aletas colocadas y usadas para patrullar el fondo sin removerlo, rozándolo apenas. En las formas con aletas pectorales altas, la postura permitía «abrazar» el fondo buscando comida donde otros no llegaban.

17. Evolución y parientes vivos. Los peces actuales dejan surcos idénticos cuando nadan rozando fondos blandos de ríos y lagos: la onda de *Undichna* se sigue escribiendo hoy, 400 millones de años después de sus primeras páginas devónicas.

18. Descubridor del primer fósil. Anne M. Anderson describió el género en 1976 desde el Pérmico inferior sudafricano; Roger Higgs lo llevó después a las islas británicas con las icnoespecies de Gales y Cornualles y conectó las trazas con sus peces. Las atribuidas a cefaláspidos de la frontera galesa se cuentan entre las pruebas más antiguas del nado de un vertebrado.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. Las trazas de cefaláspido de la frontera entre Inglaterra y Gales (~400 Ma), el conjunto escocés de la Caliza de Achanarras (Devónico medio, lago Orcadie) y el material tipo sudafricano de Anderson son las referencias del icnogénero; las fuentes consultadas no precisan un único museo para el conjunto devónico.

20. Causa de su desaparición. No desapareció como comportamiento: mientras haya peces nadando a ras de fondos blandos, habrá *Undichna* en formación; su registro simplemente se hace más raro de encontrar y de reconocer en rocas jóvenes.

21. Debate científico abierto. Qué pez hizo cada conjunto —de las cuatro especies de peces conocidas en la formación británica clásica, ninguna encajaba con *U. britannica*, así que su autor sería una quinta especie aún por descubrir— y cuánto de cada sinusoide corresponde a cada aleta; también si las trazas silúricas de Gotlandia son de verdad las más antiguas de un vertebrado en movimiento.

22. Dato curioso. *Undichna* permite algo casi imposible en paleontología: ver nadar a un animal extinguido. La longitud de la onda y su amplitud guardan la cadencia de sus coletazos, así que de un surco en la roca se puede reconstruir el ritmo de nado de un pez de hace 400 millones de años.

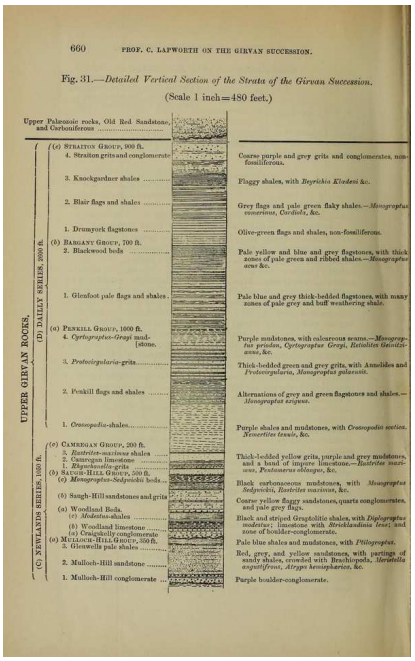
BEYRICHIA

**Beyrichia kloedeni* M'Coy, 1846 — el microfósil*



Ilustración: Beyrichia en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL



660 PROF. C. LAPWORTH ON THE GIRVAN SUCCESSION.

Fig. 31.—*Detailed Vertical Section of the Strata of the Girvan Succession.*

(Scale 1 inch = 480 feet.)

Upper Palæozoic rocks, Old Red Sandstone, and Carboniferous

UPPER GIRVAN ROCKS.

(D) DAILLY SERIES, 3800 ft.

(e) Straiton Group, 900 ft.
4. Straiton grits and conglomerate — Coarse purple and grey grits and conglomerates, non-fossiliferous.
3. Knockgardner shales — Flaggy shales, with *Beyrichia Kloedeni* &c.
2. Blair flags and shales — Grey flags and pale green flaky shales.—*Monograptus convolutus, Cardiola*, &c.
1. Drumyork flagstones — Olive-green flags and shales, non-fossiliferous.

(d) Bargany Group, 700 ft.
2. Blackwood beds — Pale yellow and blue and grey flagstones, with thick zones of pale green and ribbed shales.—*Monograptus acus* &c.
1. Glenfoot pale flags and shales — Pale blue and grey thick-bedded flagstones with many zones of pale grey and buff weathering shale.

(c) Penkill Group, 1600 ft.
4. *Cyrtograptus-Grayi* mudstone. — Purple mudstones, with calcareous seams.—*Monograptus priodon, Cyrtograptus Grayi, Retiolites Geinitzianus*, &c.
3. *Proteicrgularia*-grits — Thick-bedded green and grey grits, with Annelides and *Proteicrgularia, Monograptus galaxioides.*
2. Penkill flags and shales — Alternations of grey and green flagstones and shales.—*Monograptus Lapworthi.*
1. *Crossopodia*-shales — Purple shales and mudstones, with *Crossopodia scotica, Newortites tenuis*, &c.

(C) NEWLANDS SERIES, 1500 ft.

(c) Cambrian Group, 200 ft.
5. *Rastrites-maximus* shales
2. Cambrian limestone — Thick-bedded yellow grits, purple and grey mudstones, and a band of impure limestone.—*Rastrites maximus, Protoconcha obliqua*, &c.
1. *Rhynchonella*-grits

(b) Saugh-Hill Group, 500 ft.
(c) *Monograptus-Sedgwickii* beds — Black carbonaceous mudstones, with *Monograptus Sedgwickii, Rastrites maximus*, &c.
(b) Saugh-Hill sandstones and grits — Coarse yellow flaggy sandstones, quartz conglomerates, and pale grey flags.

(a) Woodland Beds.
(c) *Modiolaria*-shales — Black and striped Graptolitic shales, with *Diplograptus modestus*; limestone with *Strichlandinia lens*; and zone of boulder-conglomerate.
(b) Woodland limestone
(a) Craigskelly conglomerate

(a) Mulloch-Hill Group, 550 ft.
3. Glenwells pale shales — Pale blue shales and mudstones, with *Phyllograptus.*
2. Mulloch-Hill sandstone — Red, grey, and yellow sandstones, with partings of sandy shales, crowded with Brachiopoda, *Meristella angustifrons, Atrypa hemisphærica*, &c.
1. Mulloch-Hill conglomerate — Purple boulder-conglomerate.

Foto real del fósil: [Geological Society of London, Public domain, vía Wikimedia Commons].

1. Nombre y significado. El género lo describió Frederick M'Coy en 1846, y su especie tipo es *Beyrichia kloedeni* M'Coy, 1846. Esta ficha es honesta desde el título: *Beyrichia* es un microfósil, un animal tan pequeño que su historia se lee con microscopio, no a simple vista.

2. Clasificación. Reino Animalia; filo Arthropoda; crustáceo de la clase Ostracoda (los ostrácodos); orden †Palaeocopida; familia †Beyrichiidae, de la que es el género tipo. Los beyriquíidos fueron uno de los grupos de ostrácodos dominantes del Paleozoico.

3. Cuándo vivió. Su registro verificado en la Paleobiology Database va del Silúrico al Devónico,

hace entre unos 433 y 383 millones de años; en este libro aparece en el volumen devónico porque el género también está presente en rocas de ese periodo, aunque su época de mayor fama es silúrica.

4. Dónde vivió. En mares someros de lo que hoy es Europa (con yacimientos clásicos en la isla de Gotland, Suecia, y en Gran Bretaña) y Norteamérica, entre otras regiones: sus valvas aparecen en calizas marinas de varios continentes.

5. Tamaño y peso. Era diminuto: como los ostrácodos en general, sus valvas medían apenas unos pocos milímetros de largo. No se localizó en esta pasada una medida máxima publicada específica y segura para todo el género, así que la cifra honesta es esa: escala milimétrica, visible en detalle solo con lupa o microscopio. Su peso era insignificante a escala humana.

6. Anatomía. Todo su cuerpo cabía dentro de un caparazón de dos valvas de calcita unidas por una bisagra dorsal, parecido a una almeja en miniatura o a una semilla. La superficie de las valvas tiene lóbulos y un surco característicos, que son justamente lo que permite identificar el género al microscopio. El cuerpo blando, con antenas y patitas, casi nunca se conserva: lo que fosiliza es la valva.

7. Armas y defensas naturales. No tenía armas: su defensa era el propio caparazón. Ante un peligro, un ostrácodo puede cerrar las valvas y quedarse convertido en una semillita dura sobre el fondo.

8. Sentidos. Lo que la ciencia aún no sabe para este género: sus partes blandas no se conservan, y lo que se supone de sus sentidos viene de los ostrácodos actuales, que perciben el entorno con antenas sensibles al tacto y a las sustancias del agua.

9. Cómo se movía. Por comparación con los ostrácodos actuales, se desplazaba sobre el fondo y podía nadar cortos tramos agitando antenas y apéndices que asomaban entre las valvas. Es una inferencia razonable, no una observación directa del fósil.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Lo que la ciencia aún no sabe para este género en concreto: los ostrácodos paleocopos se interpretan en general como animales del fondo que aprovechaban partículas orgánicas y pequeños organismos del sedimento.

11. Comportamiento. Vivía sobre el fondo marino somero, entre granos de sedimento y restos de otros organismos. La ilustración de esta ficha lo muestra así, en contexto y a escala aumentada: no era un animal grande ni solitario en un paisaje vacío, sino parte de una multitud microscópica.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe.

13. Reproducción y crías. En los beyriquíidos, las hembras de muchos géneros emparentados muestran una parte posterior de la valva ensanchada que se interpreta como cámara para guardar los huevos o las crías; los detalles concretos en *Beyrichia* siguen en estudio y esta ficha no los da por cerrados.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe.

15. Depredadores, rivales y presas. No hay registro directo: en su mundo en miniatura, sus posibles depredadores serían pequeños animales del fondo y peces jóvenes que rebuscaban en el sedimento, y sus «presas» serían partículas y microorganismos, no animales cazados.

16. Adaptaciones. Su fórmula de éxito fue el caparazón bivalvo de calcita: protección completa en pocos milímetros, un diseño tan eficaz que los ostrácodos siguen prosperando hoy en casi cualquier agua del planeta.

17. Evolución y parientes vivos. Los ostrácodos actuales son sus parientes lejanos: miles de especies vivas mantienen el mismo plan corporal de dos valvas. *Beyrichia* y su familia, en cambio, son un linaje paleozoico que no llegó a nuestros días.

18. Descubridor del primer fósil. Frederick M'Coy describió el género y su especie tipo en 1846, en los primeros tiempos del estudio sistemático de los microfósiles paleozoicos británicos.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. Las calizas silúricas de Gotland (Suecia) son tan ricas en estos ostrácodos que la literatura clásica habla de faunas de tipo *Beyrichia*; los ejemplares se conservan en colecciones de micropaleontología de museos europeos y norteamericanos, guardados en portaobjetos y cajitas, no en vitrinas gigantes.

20. Causa de su desaparición. El género desapareció del registro en el Devónico, hace unos 383 millones de años según el rango verificado; no hay una causa específica demostrada para su final, que forma parte de los relevos de faunas de ostrácodos del Paleozoico.

21. Debate científico abierto. La clasificación interna de los beyriquíidos sigue discutiéndose: muchas especies antiguas se asignaron a *Beyrichia* en sentido amplio y los especialistas revisan cuáles pertenecen de verdad al género y cuáles deben pasar a géneros emparentados.

22. Dato curioso. Sin *Beyrichia* y sus parientes, los geólogos perderían una brújula: estos microfósiles, invisibles en el campo, sirven para datar capas de roca y reconstruir mares enteros. El animal más pequeño de este frente ayuda a ordenar el tiempo de los más grandes.

COLTRANEA

**Coltraneia celtica* (Morzadec, 1969)*



Ilustración: Coltranea en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL



Foto real del fósil: [Dwergenpaartje, CC BY-SA 3.0].

1. Nombre y significado. *Coltraneia* es un trilobite con nombre de estrella del jazz: fue bautizado en honor del saxofonista John Coltrane. Pocas bestias del Devónico pueden presumir de llevar el nombre de uno de los músicos más grandes del siglo XX.

2. Clasificación. Es un trilobite facópido, del grupo Phacopina, emparentado de cerca con *Treveropyge*, del que se distingue por sus ojos más grandes. El género fue erigido por Lieberman y Kloc en 1997, y su especie tipo es *Coltraneia celtica*, descrita originalmente por Morzadec en 1969 dentro de otro género.

3. Cuándo vivió. Vivió entre el Emsiano superior y el Eifeliano inferior, hace aproximadamente entre 400 y 390 millones de años, a caballo entre el Devónico temprano y el medio.

4. Dónde vivió. Sus fósiles se han encontrado en Argelia, Francia, Alemania, Marruecos y España. Era un habitante de los fondos marinos tropicales, y el material marroquí —como el de la caliza de Hamar L'Aghdad— es hoy el más famoso en museos y colecciones.

5. Tamaño y peso. Era un trilobite de tamaño medio: el ejemplar de referencia de *Coltraneia oufatenensis* ilustrado en la literatura mide 69 milímetros de longitud. Su peso en vida no se conoce y no se estima aquí sin base publicada.

6. Anatomía. Su cabeza (cefalón) tenía la glabela con el lóbulo frontal redondeado y los lóbulos posteriores más elevados que el anterior. La cola (pigidio) llevaba un eje de 13 a 15 anillos, estrechado entre el sexto y el séptimo, y cinco pares de espinas laterales (lappets) cortas, estrechas y puntiagudas, con una espina media terminal tan corta que casi se confunde con el borde. Pero sus estrellas son los ojos: enormes ojos esquizocroales con 13 a 14 lentes en cada fila vertical, que casi tocaban los surcos anterior y posterior de la cabeza.

7. Armas y defensas naturales. No era un cazador armado: su defensa era su propio exoesqueleto segmentado y las pequeñas espinas del pigidio, que dificultaban la vida a cualquier depredador que intentara manipularlo en el fondo.

8. Sentidos. Su sentido estrella era la vista. Los ojos esquizocroales de los facópidos funcionaban como conjuntos de lentes individuales de gran tamaño, y los de *Coltraneia* están entre los más desarrollados de su grupo, con más lentes por fila que su pariente *Treveropyge*. Detectaría movimientos y cambios de luz sobre el fondo marino con notable precisión para un trilobite.

9. Cómo se movía. Caminaba sobre el fondo con sus numerosas patas articuladas bajo el caparazón, como hacen hoy los cangrejos herradura en miniatura. No hay evidencia de que fuera un nadador: su mundo era el suelo del mar devónico.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Como la mayoría de los trilobites de fondo, se alimentaría de partículas orgánicas, restos y pequeños organismos del sedimento, que procesaba caminando sobre el lecho marino. No se conocen contenidos digestivos de este género que permitan afinar más.

11. Comportamiento. Lo que la ciencia aún no sabe en detalle. Sus grandes ojos sugieren un animal activo y alerta, atento a lo que se movía a su alrededor, pero no hay evidencia publicada de agregaciones ni de conductas sociales en *Coltraneia*.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe. No existe evidencia fósil de comunicación entre trilobites de este género.

13. Reproducción y crías. Lo que la ciencia aún no sabe para este género en concreto. Los trilobites en general ponían huevos de los que salían larvas diminutas que mudaban muchas veces hasta el tamaño adulto, pero no se han descrito estadios larvarios de *Coltraneia* en las fuentes consultadas.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe. Ningún estudio publicado estima cuántos años vivía un *Coltraneia* contando sus mudas.

15. Depredadores, rivales y presas. Compartía el fondo con cefalópodos, peces primitivos y

otros artrópodos marinos que podían depredar sobre él, especialmente justo después de cada muda, cuando el caparazón nuevo aún era blando. Sus «presas» eran el detrito y la microfauna del sedimento.

16. Adaptaciones. Su adaptación más llamativa es visual: unos ojos desproporcionados para escrutar el fondo devónico. Las espinas pigidiales y el caparazón robusto completaban el equipamiento de supervivencia de un caminante del fondo.

17. Evolución y parientes vivos. Los trilobites desaparecieron por completo mucho después, al final del Pérmico, sin dejar descendientes. Sus parientes vivos más cercanos en sentido amplio son los demás artrópodos: cangrejos, arañas y, en el mar, los cangrejos herradura ofrecen la mejor imagen de su modo de vida.

18. Descubridor del primer fósil. La especie tipo fue descrita por Morzadec en 1969 como parte de otro género, y en 1997 Bruce S. Lieberman y Gerald J. Kloc erigieron *Coltraneia* en su gran revisión de los Asteropyginae publicada en el boletín del Museo Americano de Historia Natural.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. Los ejemplares marroquíes de *Coltraneia oufatenensis* son los más exhibidos: uno de la caliza de Hamar L'Aghdad (Marruecos) se muestra en el Museo de Ciencias Naturales de Houston, y la serie fotográfica de ejemplares completos —cabeza, dorso y pigidio— de las colecciones europeas es la referencia visual del género, incluida la foto de esta ficha.

20. Causa de su desaparición. El género dejó de existir tras el Eifeliano inferior y no se ha publicado una causa específica: los facópidos fueron perdiendo terreno a lo largo del Devónico hasta desaparecer del registro.

21. Debate científico abierto. Su frontera con *Treveropyge* es el debate práctico: separarlos exige contar lentes oculares (13–14 por fila frente a 8–12) y anillos del pigidio, un recordatorio de que en trilobites la taxonomía se hace a menudo lente a lente.

22. Dato curioso. Un animal marino de hace 400 millones de años lleva el nombre de John Coltrane, el genio del saxofón de «A Love Supreme». La paleontología también tiene banda sonora.

COOKSONIA †

**Cooksonia pertoni* Lang, 1937*



Ilustración: Cooksonia † en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL



Foto real del fósil: [Jonathan Chen, CC BY-SA 4.0].

1. Nombre y significado. *Cooksonia* honra a Isabel Cookson, paleobotánica australiana que trabajó con William Henry Lang. Es el nombre más famoso de la conquista de la tierra firme: cuando se habla de la primera planta con tallo vascular, se habla de ella.

2. Clasificación. Reino Plantae, traqueófita del grupo troncal de las riniófitas (Cooksonioidea). Lleva la marca † porque su estado es incierto: se trata como un género, pero probablemente no es monofilético, es decir, puede agrupar plantas parecidas que no forman un único linaje; varias especies asignadas son dudosas y otras ya fueron retiradas del género.

3. Cuándo vivió. Desde el Silúrico medio (época Wenlock, hace unos 433 millones de años) hasta el final del Devónico Temprano (hace unos 393 millones de años): unos 40 millones de años formando parte importante de las primeras floras terrestres.

4. Dónde vivió. Sus fósiles aparecen en todo el mundo, aunque la mayoría de los ejemplares tipo proceden de Gran Bretaña, donde se descubrió en 1937. Vivía en ambientes terrestres húmedos y cercanos al agua, entre los primeros paisajes verdes del planeta.

5. Tamaño y peso. Era diminuta: unos pocos centímetros de altura. Su peso era mínimo, el de una plantita delicada. Lo que la ciencia aún no sabe es su altura máxima exacta, porque la parte basal casi nunca se conserva.

6. Anatomía. Solo se conoce su fase esporófita, la que produce esporas. No tenía hojas, ni flores, ni raíces verdaderas; se cree que crecía desde un rizoma que no se ha preservado. Su tallo sencillo se ramificaba en forma de «Y» unas pocas veces, y cada rama terminaba en un esporangio, la cápsula productora de esporas, más ancho que alto y con una especie de tapa que se desintegraba para liberarlas. Por dentro corría un cilindro vascular central con traqueidas, las células conductoras de agua.

7. Armas y defensas naturales. Una planta no tiene armas. Su defensa era su sencillez y su número: producir esporas en cantidad y ocupar rápido los suelos húmedos disponibles. Cualquier protección química concreta es algo que la ciencia aún no sabe.

8. Sentidos. No tenía sentidos como los de un animal: ni ojos, ni oído, ni olfato. Respondía a la luz y a la humedad con su crecimiento, como hacen las plantas actuales, aunque el detalle de esas respuestas es algo que la ciencia aún no sabe.

9. Cómo se movía. No se movía: vivía fija al sustrato. Su «viaje» lo hacían las esporas, que el viento y el agua podían llevar a suelos nuevos donde fundar otra pequeña colonia verde.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Fabricaba su propio alimento con la fotosíntesis, usando la luz del sol, el agua que absorbía del suelo húmedo y el aire. Esa combinación, tallo verde más tejido vascular, fue una de las grandes novedades de la vida en tierra firme.

11. Comportamiento. Formaba pequeñas agrupaciones en las orillas húmedas, entre musgos primitivos y suelos aún casi sin vida animal terrestre. No competía con árboles, porque todavía no existían: su mundo era bajo, verde y silencioso.

12. Comunicación. No se comunicaba como un animal. Lo más parecido era la liberación coordinada de esporas cuando el esporangio maduraba y su tapa se deshacía. Señales químicas entre individuos de esta planta son algo que la ciencia aún no sabe.

13. Reproducción y crías. Se reproducía por esporas producidas en los esporangios terminales. Solo se conoce la fase que produce esporas; la fase que produce gametos no se ha encontrado, así que su ciclo de vida completo es algo que la ciencia aún no sabe del todo.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe. Por su tamaño y sencillez se supone una vida corta, de una o pocas estaciones, pero ningún fósil puede confirmarlo.

15. Depredadores, rivales y presas. No tenía presas. En su época apenas había animales terrestres capaces de comer plantas, así que sus rivales eran otras plantas primitivas que competían por la luz y por los suelos húmedos cercanos al agua.

16. Adaptaciones. Su gran innovación fue el tejido vascular: conductos internos que llevaban el agua hacia arriba y le daban cierta rigidez para crecer erguida fuera del agua. Sumó esporas resistentes con cubierta protectora y estomas, los poros que regulan el intercambio de gases; de hecho, una de las evidencias inequívocas más antiguas de estomas procede de su ejemplar tipo.

17. Evolución y parientes vivos. Es una forma de transición entre las plantas no vasculares, como los musgos actuales, y las plantas vasculares verdaderas. No tiene descendientes directos identificables: sus parientes vivos más cercanos en espíritu son las plantas vasculares más sencillas de hoy, pero el linaje exacto sigue en debate.

18. Descubridor del primer fósil. El género lo erigió William Henry Lang en 1937, a partir de restos de los estratos Downtonian de Gales, en Gran Bretaña. Lang demostró la presencia de traqueidas en los tallos y de esporas triletes, la prueba de que era una planta vascular.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. El ejemplar de *Cooksonia pertoni* USNM 298794 se conserva en el Museo Nacional de Historia Natural (Smithsonian), en Estados Unidos, y hay material expuesto en museos británicos y europeos, como el ejemplar fotografiado en esta ficha. Su presencia global hace que aparezca en colecciones de medio mundo.

20. Causa de su desaparición. Desapareció hacia el final del Devónico Temprano, cuando plantas más altas y complejas, con hojas y raíces verdaderas en desarrollo, empezaron a ocupar su espacio y a darle sombra. No hizo falta una catástrofe: la superó la propia evolución que ella ayudó a poner en marcha.

21. Debate científico abierto. La duda declarada: *Cooksonia* probablemente no es un género monofilético, su definición se estrechó en la revisión de Gonez y Gerrienne de 2010, varias especies son cuestionables por su mala conservación y otras fueron excluidas. También se debate cuánto dependía su esporófito de la otra fase de su ciclo vital, que nunca se ha encontrado.

22. Dato curioso. Es la planta más antigua conocida con un tallo con tejido vascular. Dicho simple: antes de los bosques, antes de las hojas y antes de las raíces, hubo una plantita de pocos centímetros que se atrevió a ponerse de pie en tierra firme.

ERRIWACANTHUS

**Erriwacanthus falcatus* Ørvig, 1967*

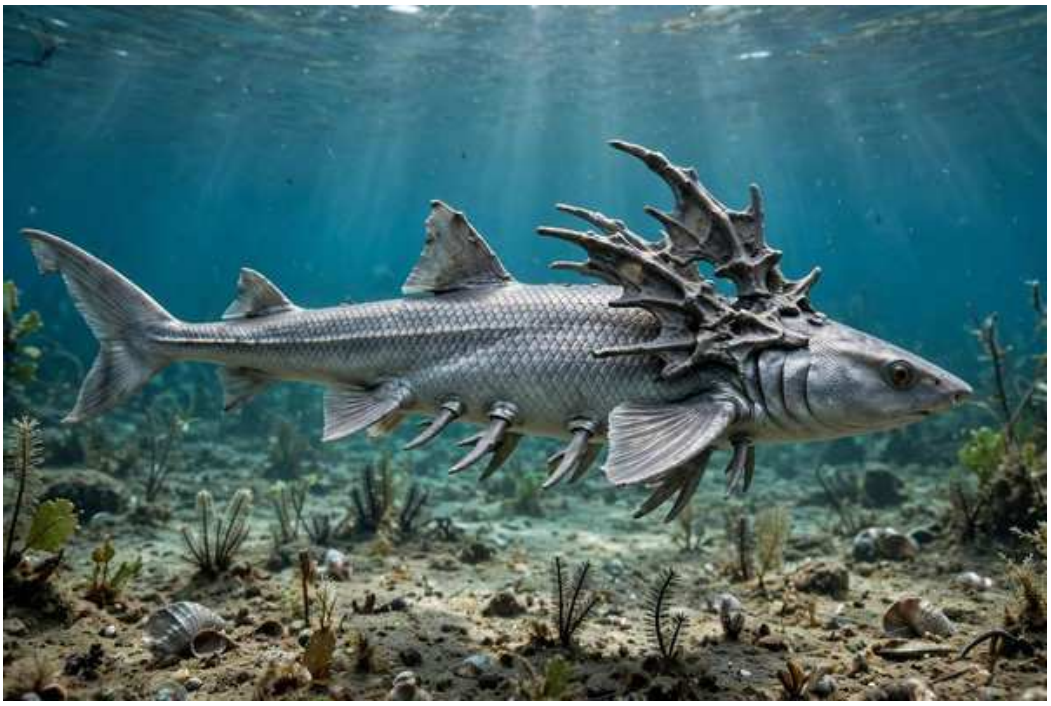


Ilustración: Erriwacanthus en vida (reconstrucción).

Nota del editor (2026-10-17): esta ficha venía en el Libro 4 (Silúrico) y se trasladó a este Libro 5 por corrección de período autorizada por Pablo: su registro verificado es del Devónico temprano (Pragiense), como declara su sección 3.

1. Nombre y significado. Lo que la ciencia aún no sabe: el significado exacto del nombre *Erriwacanthus* no quedó explicado en las fuentes consultadas. La especie *falcatus* alude a algo en forma de hoz, probablemente una de sus espinas curvas.

2. Clasificación. Animal (Animalia), cordado (Chordata), pez con mandíbulas del grado de los acantodios («tiburones espinosos»), familia Climatiidae. El género lo describió Tor Ørvig en 1967; la especie tipo es *E. falcatus*. Hoy los acantodios se interpretan como un grado parafilético de peces en el tronco evolutivo que lleva a los tiburones y quimeras actuales.

3. Cuándo vivió. En el Devónico temprano, piso Pragiense, hace unos 410 millones de años. OJO PARA EL EDITOR: la nota del catálogo lo situaba en el «Silúrico de Australia», pero todas las fuentes verificadas (lista de géneros de acantodios de Wikipedia, Voichyshyn & Szaniawski 2012) lo colocan en el Pragiense de Ucrania y el Reino Unido. Este género pertenecería al Libro 5 (Devónico), no al Libro 4.

4. Dónde vivió. En Podolia, Ucrania: el ejemplar tipo es una cintura escapular del Miembro Strypa de la Serie del Dniéster, en Zvenígorod, en depósitos marinos del Devónico inferior. La literatura también cita material del Reino Unido, sin localidad precisa en las fuentes consultadas. No hay ningún registro verificado de Australia.

5. Tamaño y peso. Lo que la ciencia aún no sabe con precisión: el género se conoce sobre todo por su cintura escapular, no por cuerpos completos. Los autores lo describen como un climatíido «bastante grande» en comparación con sus parientes, pero sin cifra de longitud corporal publicada. El peso es inestimable.

6. Anatomía. Lo conocido con certeza es su hombro: una robusta cintura escapular armada con espinas grandes y complejas, con espinas pectorales, prepectorales y admedianas asociadas. El resto del cuerpo (forma fusiforme de «tiburón espinoso», escamas diminutas rómbicas, aletas con espinas de dentina al frente) se reconstruye por comparación con sus parientes climatíidos mejor conocidos, como *Climatius*; la ilustración de esta ficha debe leerse como una reconstrucción razonable, no como un retrato exacto.

7. Armas y defensas naturales. Sus espinas: un erizo de puntas óseas en el hombro y a lo largo del cuerpo que lo volvía muy difícil de tragar, la defensa clásica de los acantodios. No se le conocen dientes especializados ni veneno.

8. Sentidos. Lo que la ciencia aún no sabe: no se conserva cráneo ni ojos del género.

9. Cómo se movía. Como otros climatíidos, sería un nadador activo de cuerpo fusiforme y cola potente, moviéndose en la columna de agua marina. Del detalle de su natación no hay registro: lo que la ciencia aún no sabe.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Lo que la ciencia aún no sabe: no hay mandíbulas ni contenidos asociados al género. Sus parientes climatíidos eran depredadores de presas pequeñas.

11. Comportamiento. Lo que la ciencia aún no sabe.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe.

13. Reproducción y crías. Lo que la ciencia aún no sabe.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe.

15. Depredadores, rivales y presas. En los mares del Devónico inferior de Podolia convivió con otros acantodios climatíidos y con los primeros peces blindados; quién cazaba a quién en ese ecosistema no está documentado para este género: lo que la ciencia aún no sabe.

16. Adaptaciones. Su gran apuesta evolutiva fue la coraza de espinas del hombro: puntas grandes, complejas y ramificadas que protegían la zona más vulnerable del cuerpo, justo detrás de la cabeza.

17. Evolución y parientes vivos. Pariente de *Climatius*, *Parexus* y *Ptomacanthus*. Como todos los acantodios, no dejó descendientes directos: el grupo se extinguió en el Pérmico. Sus parientes vivos más lejanos serían los tiburones, rayas y quimeras, en cuyo tronco evolutivo se sitúan los acantodios.

18. Descubridor del primer fósil. El género lo describió el paleontólogo sueco Tor Ørvig en 1967 a partir de la cintura escapular de Zvenígorod. Quién la colectó en el campo no quedó registrado en las fuentes consultadas.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. Lo que la ciencia aún no sabe: no se localizó en las fuentes consultadas el museo donde se custodia el ejemplar tipo.

20. Causa de su desaparición. Lo que la ciencia aún no sabe. El género solo se conoce del Pragiense; su rastro fósil se apaga sin una causa documentada.

21. Debate científico abierto. El principal no es anatómico sino editorial: el catálogo del Libro 4 lo listaba como «acantodio del Silúrico de Australia» y la verificación demuestra que es un

climatíido del Devónico temprano (Pragiense) de Ucrania y el Reino Unido, sin registro australiano conocido. Recomendación: mover la ficha al Libro 5 (Devónico). Además, al conocerse casi solo por la cintura escapular, cualquier reconstrucción del cuerpo completo es provisional.

22. Dato curioso. Aunque apenas se conoce por un hombro con espinas, *Erriwacanthus* acabó en un estudio famoso: Maisey y colaboradores (2017, American Museum Novitates) usaron la disposición de sus espinas pectorales para compararlas con las del pez *Doliodus* y entender cómo evolucionaron las aletas de los tiburones. Un fragmento de 410 millones de años ayudando a explicar de dónde salieron las aletas de los tiburones.

HYNERIA

**Hyneria lindae* Thomson, 1968*



Ilustración: Hyneria en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL

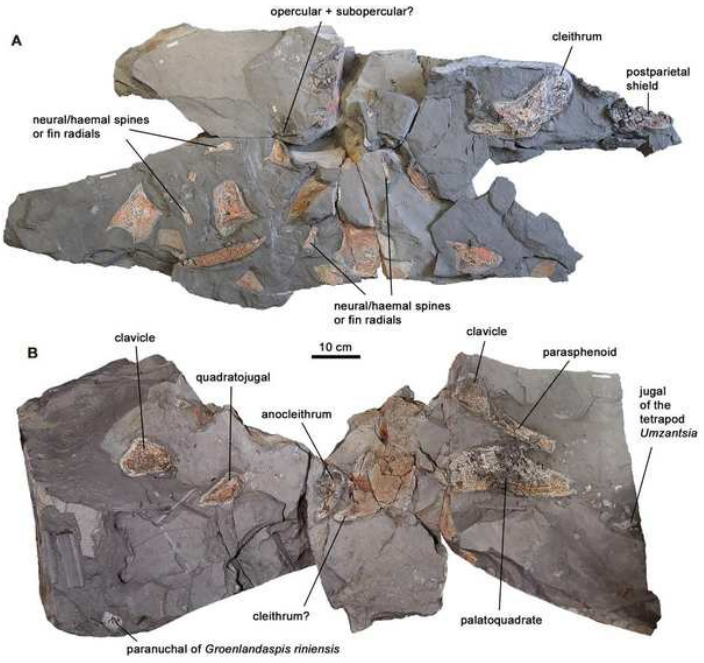


Foto real del fósil.

1. Nombre y significado. Su nombre significa «la de Hyner»: hace referencia al pueblecito de Hyner, en Pensilvania, junto al que apareció el primer ejemplar. El epíteto *lindae* honra a Linda, la esposa de su descubridor, Keith Stewart Thomson. La segunda especie, *Hyneria udlezinye* (descrita en 2023), lleva un nombre en isiXhosa, la lengua indígena del sureste de Sudáfrica, que significa «la que consume a otros»: toda una declaración de intenciones para el gran depredador de su estuario.

2. Clasificación. Pez óseo de aletas lobuladas (un sarcopterigio) de la familia Tristichopteridae,

dentro del grupo de los tetrapodomorfos: es decir, un pariente cercano de los vertebrados de cuatro extremidades. Los tristichoptéridos están entre los peces más próximos a los ancestros de todos los animales terrestres con patas, nosotros incluidos. *Hyneria* pertenece además a un clado derivado de tristichoptéridos gigantes que incluye a *Eusthenodon*, *Edenopteron* y *Mandageria*.

3. Cuándo vivió. Vivió en el Devónico tardío, en el piso Fameniense final, hace unos 365 millones de años en el caso de la especie de Pensilvania y unos 360 millones de años en el de la sudafricana: fue uno de los últimos grandes peces de aletas lobuladas antes de la crisis que cerró el periodo.

4. Dónde vivió. Se conocen dos especies en dos extremos del mundo devónico. *Hyneria lindae* procede de la lutita de Red Hill (Formación Catskill), en Pensilvania, Estados Unidos: ríos y llanuras de inundación subtropicales de Euramérica. *Hyneria udlezinye* viene del lagerstätte de Waterloo Farm (Formación Witpoort), junto a Makhanda, en Sudáfrica: un estuario tranquilo situado entonces dentro del Círculo Polar Antártico, en la costa sur de Gondwana. Es el único tristichoptérido conocido de un ecosistema polar, y su hallazgo demostró que *Hyneria* no era un género exclusivo de Euramérica, sino cosmopolita.

5. Tamaño y peso. Aquí conviene separar el dato sólido de la fantasía televisiva. La estimación seria para *H. lindae* es de 2,5 a 3 metros de longitud total (la mayor mandíbula completa conocida mide 38 cm), y el ejemplar más grande de *H. udlezinye* ronda los 3 metros según su descripción formal de 2023; un cleitro aislado sudafricano (AM 6545) apunta por sí solo a un individuo de al menos 2,7 metros. ¿Y las cifras de 3,5 a 4 metros que circulan por documentales y páginas divulgativas? Son el techo especulativo: salen de extrapolar un fragmento de mandíbula que podría duplicar en tamaño a la mayor completa… si de verdad pertenece a *Hyneria*, porque también podría ser de un rizodonte. Series como *Walking with Monsters* lo inflaron incluso hasta los 5 metros. Su peso, honestamente, no tiene ninguna estimación publicada con rigor: lo que la ciencia aún no sabe.

6. Anatomía. Un depredador construido como un torpedo con la cabeza blindada: hocico ancho y romo, ojos pequeños situados hacia el frente de la cabeza y un cráneo de huesos dérmicos pesados, cubiertos por una ornamentación muy regular de crestas con tubérculos. La mandíbula inferior era relativamente larga y baja, armada con dientes cónicos y robustos de base profundamente estriada; los del premaxilar formaban colmillos de más de 5 cm. El cuerpo estaba cubierto de escamas cicloides (lisas y redondeadas), y las aletas pares eran lobuladas y musculosas, sostenidas por un esqueleto interno óseo. Un detalle llamativo: los adultos conservaban rasgos juveniles, con esqueletos parcialmente sin osificar, lo que sugiere que el género era neoténico, es decir, que se hacía adulto sin terminar de «endurecer» su esqueleto interno.

7. Armas y defensas naturales. Su arma principal era la boca: filas de dientes puntiagudos y pares de colmillos frontales de más de 5 cm, más grandes que los dientes de la mayoría de los tiburones blancos actuales, ideales para atrapar presas resbaladizas de una sola dentellada. Como defensa, un adulto de casi 3 metros con el cráneo acorazado de hueso ornamentado apenas tenía enemigos; su tamaño era su escudo.

8. Sentidos. Cazaba casi a ciegas y aun así era el terror de su río: sus ojos eran pequeños, pero su cráneo estaba recorrido por grandes canales sensoriales conectados en red —un sistema parecido a la línea lateral de los peces actuales— capaces de registrar las ondas de presión de cualquier cosa que nadara cerca. Incluso las partes expuestas de sus escamas presentan redes de

poros conectados con ese sistema. En aguas turbias y con poca visibilidad, *Hyneria* «sentía» a sus presas antes de verlas.

9. Cómo se movía. Nadaba con el empuje de su gran aleta caudal simétrica y se gobernaba con las potentes aletas lobuladas, muy útiles para maniobrar en aguas someras y entre troncos y obstáculos sumergidos. La imagen popular de *Hyneria* arrastrándose fuera del agua como un cocodrilo, difundida por los documentales, es especulación sin apoyo en los fósiles: nada en su anatomía conocida demuestra salidas a tierra firme.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Depredador ápice de ríos y estuarios: se alimentaba de otros peces, incluidos peces acorazados (placodermos), acantodios emparentados con los tiburones y otros peces de aletas lobuladas; es posible que también cayeran en sus fauces los primeros vertebrados de cuatro extremidades que compartían sus yacimientos. Su técnica sería la emboscada: quieto en el agua turbia, detectando el movimiento con sus canales sensoriales y lanzándose en un ataque corto y fulminante.

11. Comportamiento. Lo que se puede inferir de su anatomía y de sus yacimientos: un cazador solitario de emboscada en aguas profundas y turbias de ríos y estuarios, paciente y de reacciones explosivas, como los grandes lucios o los peces gato gigantes de los ríos actuales. En Waterloo Farm era el pez óseo más grande de todo el conjunto fósil, el amo de aquel estuario polar.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe. Ningún fósil conserva evidencia de cómo se relacionaba con sus congéneres; como la mayoría de los peces depredadores solitarios, probablemente no necesitaba mucho más que su red de sensores para detectar a rivales y posibles parejas.

13. Reproducción y crías. Lo que la ciencia aún no sabe para este género: no se ha encontrado ningún huevo, cría o juvenil pequeño atribuible con seguridad a *Hyneria*, ni existe evidencia directa de su modo de reproducción. Lo único razonable —y se dice como inferencia, no como dato— es que se reproduciría en el agua como los demás peces de su grupo.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe con cifras concretas. Sí existe un estudio de histología ósea de sus huesos largos (Kamska y colaboradores, 2019) que analizó su crecimiento y sus rasgos de historia vital y detectó esa retención de caracteres juveniles en los adultos; pero de ahí no se puede extraer una longevidad fiable para la ficha.

15. Depredadores, rivales y presas. Un adulto de *Hyneria* no tenía depredadores conocidos: era el depredador superior de sus ecosistemas. Sus presas documentadas por el contexto de los yacimientos incluyen placodermos como *Groenlandaspis* (cuyos huesos aparecen en la misma losa que el holotipo sudafricano), acantodios y otros peces; en Red Hill compartía aguas con el tetrápodo temprano *Hynerpeton*, que bien pudo figurar en su menú. Sus rivales serían otros grandes tristichoptéridos y rizodontes de su época.

16. Adaptaciones. Su gran adaptación fue sensorial: convertir el cráneo y hasta las escamas en una red de detección de presión para cazar en aguas donde la vista no servía. A eso se suma la neotenia —un esqueleto interno parcialmente sin osificar incluso en adultos— y, en la especie sudafricana, la capacidad de prosperar en un estuario de alta latitud, con los extremos estacionales de luz propios de la región polar.

17. Evolución y parientes vivos. *Hyneria* no dejó descendientes, pero su familia está entre los peces más cercanos al linaje que dio origen a los tetrápodos: las aletas lobuladas de los

tristichoptéridos contienen los mismos huesos que luego formarían los brazos y piernas de los vertebrados terrestres. Los parientes actuales de su gran grupo, los sarcopterigios, se reducen hoy a los celacantos y los peces pulmonados. Según Gess y Ahlberg (2023), el clado de tristichoptéridos gigantes al que pertenece probablemente se originó en Gondwana y desde allí migró a Euramérica.

18. Descubridor del primer fósil. Los primeros restos se recogieron en la década de 1950 en dos localidades de Pensilvania, una entre los pueblos de North Bend y Hyner y otra cerca de Emporium. Con apenas un cráneo parcial aplastado y fragmentos de la cintura escapular, el paleontólogo Keith Stewart Thomson describió el género y la especie en 1968, en la revista *Postilla*. La historia no acabó ahí: desde 1993, las campañas en Red Hill impulsadas por Edward Daeschler, Neil Shubin y su equipo sacaron material abundante y bien conservado, que permitió redescribir la especie con todo detalle en 2018 (Daeschler y Downs, *Journal of Vertebrate Paleontology*). La segunda especie la describieron Robert Gess y Per Ahlberg en 2023, a partir de material que Gess llevaba recogiendo en Waterloo Farm desde 1985.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. No existe ningún esqueleto completo de *Hyneria*: el género se ha reconstruido pieza a pieza. Las colecciones de Red Hill se conservan en la Academia de Ciencias Naturales de la Universidad Drexel, en Filadelfia. El holotipo de *H. udlezinye* (ejemplares AM 6528, AM 6540 y AM 5532: la mayor parte del cráneo dérmico, la mandíbula, la cubierta branquial y la cintura escapular) está en el Museo Albany de Makhanda, Sudáfrica. Su losa tipo es además una pequeña comunidad fosilizada: comparte roca con huesos del tetrápodo *Umzantsia amazana* y del placodermo *Groenlandaspis riniensis*.

20. Causa de su desaparición. Lo que la ciencia aún no sabe para este género en concreto. *Hyneria* se conoce solo del Fameniense final y desaparece del registro al cierre del Devónico, en la época de la crisis de Hangenberg, que golpeó con especial dureza a los ecosistemas de agua dulce y a los grandes peces de aletas lobuladas: los tristichoptéridos no sobrevivieron al final del periodo.

21. Debate científico abierto. El debate estrella es su tamaño real: frente a los 2,5–3 metros bien apoyados en material medible, el fragmento gigante de mandíbula podría sugerir hasta unos 3,5 metros… o podría pertenecer a un rizodonte y no tener nada que ver con *Hyneria*. También se discute hasta qué punto era capaz de moverse en aguas extremadamente someras o apoyar el cuerpo con las aletas (la famosa escena televisiva de su salida a tierra carece de pruebas), si respiraba aire como otros sarcopterigios —plausible por parentesco, pero no demostrado en sus fósiles— y si el origen del grupo de tristichoptéridos gigantes estuvo en Gondwana, como propone el equipo que describió la especie sudafricana.

22. Dato curioso. El pueblecito de Hyner, en Pensilvania, ha dado nombre a dos géneros del mismo río devónico: al depredador *Hyneria*… y a una de sus posibles presas, el tetrápodo *Hynerpeton*. Depredador y presa, bautizados con el mismo nombre de lugar, separados por 365 millones de años de silencio hasta que los paleontólogos volvieron a juntarlos.

ICRIODUS

**Icriodus expansus* Branson & Mehl, 1938*



Ilustración: Icriodus en vida (reconstrucción).

1. Nombre y significado. El nombre *Icriodus* es un nombre técnico de conodonto, formado sobre la tradición de nombrar estos microfósiles por la forma de sus elementos dentales. Esta ficha trata de un animal diminuto y honesto: no un monstruo, sino un cordado parecido a una pequeña angula, conocido casi solo por las piezas microscópicas de su boca.

2. Clasificación. Es un cordado conodonto del orden Prioniodontida y la familia Icriodontidae. El género lo establecieron Branson y Mehl en 1938 —el nombre había aparecido antes, en 1934, sin descripción válida— y su especie tipo es *Icriodus expansus* Branson & Mehl, 1938, designada originalmente, procedente de la caliza Mineola de Misuri (EE. UU.), del Givetiense al Frasniense.

3. Cuándo vivió. Según la literatura sistemática consultada, su rango va del Devónico temprano (Emsiense) al Devónico tardío (Fameniense). *Icriodus* predominó en la mayoría de los ambientes durante el Frasniense temprano y desapareció a principios del Fameniense en su núcleo clásico, con formas posteriores entrecomilladas («*Icriodus*») en debate.

4. Dónde vivió. Fue casi mundial en los mares devónicos: Europa, Asia, África, Australia y América del Norte. Era un género de la zona iluminada por el sol (eufótica): vivía no solo cerca de la costa, sino que llegaba también a ambientes de mar abierto.

5. Tamaño y peso. El animal completo era diminuto: los conodontos en general medían de unos pocos milímetros a unos pocos centímetros, y sus elementos bucales miden entre 200 micrómetros y 5 milímetros. No existe una longitud total medida y publicada para el animal de *Icriodus* en concreto: Lo que la ciencia aún no sabe con precisión, más allá de esa escala de centímetros como máximo.

6. Anatomía. Lo que se fosiliza de él es su aparato bucal: un conjunto de elementos de fosfato de calcio con forma de dientes. El aparato consta de un par de elementos I (icriodontanos) —una especie de peine o plataforma con tres filas longitudinales de dentículos unidas por crestas

transversales, rematadas por una cúspide prominente— y un número incierto de elementos S cónicos. El cuerpo blando, parecido al de una angula con ojos grandes, casi nunca se conserva.

7. Armas y defensas naturales. No tenía armas en el sentido habitual: su «armamento» era su aparato bucal de elementos dentados, una herramienta para procesar alimento, no para combatir. Su defensa sería su tamaño diminuto y su vida en el agua abierta.

8. Sentidos. En los conodontos con cuerpo conservado se aprecian ojos grandes y bien desarrollados, lo que sugiere una vista importante para un animal tan pequeño. El detalle específico en *Icriodus*: Lo que la ciencia aún no sabe.

9. Cómo se movía. Por comparación con los pocos conodontos con cuerpo blando fosilizado, nadaría ondulando su cuerpo alargado, con músculos en forma de V como los de los peces sin mandíbulas actuales. No hay un fósil de cuerpo de *Icriodus* que lo confirme directamente.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Su aparato en forma de peine procesaría organismos diminutos del plancton y partículas del agua. El mecanismo exacto de alimentación de los icriodóntidos sigue estudiándose a partir de la forma y el desgaste de sus elementos.

11. Comportamiento. Lo que la ciencia aún no sabe en detalle. Sus elementos aparecen en enormes cantidades en las rocas devónicas, lo que indica que era un animal muy abundante en los mares de su época.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe. No existe ninguna evidencia al respecto en un animal conocido por microfósiles.

13. Reproducción y crías. Lo que la ciencia aún no sabe. No se conoce ninguna fase reproductora ni juvenil del animal completo de este género.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe. Ningún estudio ha estimado la longevidad del animal *Icriodus*.

15. Depredadores, rivales y presas. Sus «presas» serían microorganismos y plancton diminuto. A su escala, casi cualquier pez devónico sería un posible depredador, aunque no se conserva ninguna escena concreta de depredación sobre este género.

16. Adaptaciones. Su gran adaptación fue ese aparato bucal mineralizado de fosfato, extraordinariamente resistente: es la razón por la que sus piezas sobreviven en las rocas cuando todo el resto del animal desapareció, y por la que *Icriodus* sirve hoy como fósil guía para datar capas del Devónico en todo el mundo.

17. Evolución y parientes vivos. Los conodontos son vertebrados sin mandíbulas, parientes lejanos de las lampreas y los mixinos actuales. Dentro de su grupo, se ha propuesto que *Icriodus* desciende del género *Pedavis* por un proceso de pedomorfosis: conservar rasgos juveniles en el adulto.

18. Descubridor del primer fósil. El género lo establecieron E. B. Branson y M. G. Mehl en 1938, con *Icriodus expansus* como especie tipo, a partir de material de la caliza Mineola de Misuri.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. No hay un «fósil estrella» de museo para este género: su fama es de laboratorio. Miles de elementos de *Icriodus* se guardan en colecciones de micropaleontología de servicios geológicos y universidades de todo el mundo, y con ellos se han construido zonaciones enteras del Devónico. En esta pasada no se localizó en Wikimedia

Commons una fotografía libre de sus elementos, por eso esta ficha no lleva foto real.

20. Causa de su desaparición. El *Icriodus* clásico predominó en el Frasniense y dejó de existir a principios del Fameniense, en plena crisis del Devónico tardío (evento Kellwasser). La causa concreta para el género: Lo que la ciencia aún no sabe.

21. Debate científico abierto. Hay dos debates vivos: el origen del género —desde *Pedavis*, por pedomorfosis, o desde *Pelekysgnathus*, como se propuso antes— y la validez de las formas tardías entrecomilladas («*Icriodus*») de tres filas, que podrían ser homeomorfos de otro género y no *Icriodus* verdadero. Además, muchas especies descritas se conocen de una sola localidad o de muy pocos ejemplares, y su validez está en cuestión.

22. Dato curioso. De este animal casi nunca queda el animal: quedan solo las piezas de su boca, de menos de un milímetro. Y aun así, con esos «peines» microscópicos los geólogos fechan rocas, dividen el Devónico en zonas y hasta buscan petróleo en medio mundo.

KIRKBYA

**Kirkbya* Jones & Kirkby, 1859*



Ilustración: Kirkbya en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL

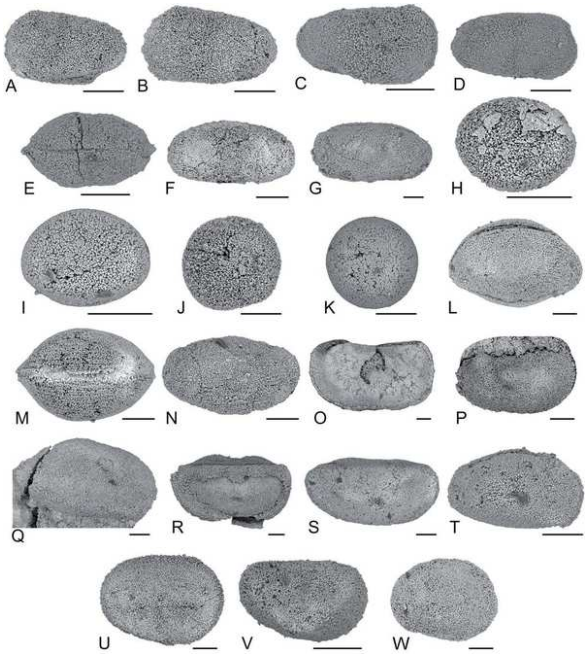


Foto real del fósil: [Forel M.B. 2012. Ostracods (Crustacea) associated with microbialites across the Permian-Triassic boundary in Dajiang (Guizhou Province, South China). European Journal of Taxonomy 18: 1-34. https://dx., CC BY 3.0, vía Wikimedia Commons].

1. Nombre y significado. *Kirkbya* honra a James W. Kirkby, geólogo británico del siglo XIX que estudió los ostrácodos fósiles junto a T. Rupert Jones. Es el género que da nombre a toda una familia, los Kirkbyidae, y a un linaje de ostrácodos paleozoicos de caparazón reticulado: un gigante de la taxonomía que en vida medía apenas un par de milímetros.

2. Clasificación. Es un artrópodo crustáceo de la clase Ostracoda, el orden Palaeocopida (grupo Kirkbyocopina) y la familia Kirkbyidae, de la que es el género tipo. La especie tipo es *Kirkbya*

permiana, descrita primero por Jones en 1850 dentro de otros géneros y combinada en *Kirkbya* por Jones y Kirkby en 1859.

3. Cuándo vivió. Advertencia honesta de esta ficha: el grueso del registro seguro de *Kirkbya* es carbonífero y pérmico —*K. permiana* es una especie clásica de la Caliza Carbonífera de Escocia e Inglaterra y «recurrente» en la Caliza Magnesiana del Pérmico—, con citas que se extienden por el Paleozoico superior. Su inclusión en este libro del Devónico debe leerse con esa salvedad declarada: es un género paleozoico en sentido amplio, no un fósil exclusivamente devónico.

4. Dónde vivió. Sus localidades clásicas están en Gran Bretaña: la serie de la Caliza Carbonífera de Escocia (Lanarkshire, Linlithgowshire, Fife) y el norte de Inglaterra, y como forma pérmica en la Caliza Magnesiana de Durham y Yorkshire y en Alemania. Vivía en mares someros, entre los sedimentos del fondo.

5. Tamaño y peso. Es un microfósil: el caparazón de estos ostrácodos mide del orden de 1-2 milímetros de longitud —la altura es aproximadamente la mitad de la longitud en *K. permiana*—. Su peso en vida sería prácticamente inapreciable. Medirlo todo en esta ficha exige microscopio.

6. Anatomía. Su cuerpo blando, un pequeño crustáceo de apéndices articulados, vivía encerrado en un caparazón de dos valvas como una almeja diminuta. La valva es suboblonga, «en forma de arca», con el borde dorsal recto, la superficie cubierta por una reticulación en forma de red muy vistosa en los ejemplares bien conservados, una fosa subcentral característica del grupo y bordes con expansiones marginales paralelas.

7. Armas y defensas naturales. Su defensa era el caparazón mismo: dos valvas calcáreas que se cerraban protegiendo el cuerpo blando, reforzadas por la red de la reticulación y por costillas y rebordes marginales en varias especies.

8. Sentidos. Lo que la ciencia aún no sabe para este género fósil en concreto. Por comparación con los ostrácodos actuales, percibiría su entorno con antenas sensoriales y sedas, y con las propias valvas entreabiertas para tantear el sedimento; no se conocen ojos conservados de *Kirkbya*.

9. Cómo se movía. Como los ostrácodos actuales, se desplazaría sobre el fondo y entre los granos de sedimento con sus apéndices, abriendo ligeramente las valvas; algunos ostrácodos emparentados pueden nadar distancias cortas, pero en *Kirkbya* se interpreta una vida bentónica.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Se le interpreta como un detritívoro y filtrador diminuto: recogería partículas orgánicas y microorganismos del sedimento y del agua cercana al fondo, el menú habitual de los ostrácodos bentónicos, actuales y fósiles.

11. Comportamiento. Lo que la ciencia aún no sabe en detalle: no hay observación directa posible en un microfósil. Su abundancia en las pizarras marinas de la Caliza Carbonífera sugiere poblaciones numerosas viviendo sobre fondos blandos ricos en materia orgánica.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe, y en un crustáceo de dos milímetros no se espera comunicación compleja entre individuos en el sentido habitual.

13. Reproducción y crías. Lo que la ciencia aún no sabe para este género fósil. Por comparación con los ostrácodos actuales, se reproduciría con huevos de los que saldrían larvas que mudan varias veces, añadiendo apéndices en cada muda hasta el caparazón adulto.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe. Ningún estudio ha establecido la longevidad de *Kirkbya*; en los ostrácodos actuales de tamaño parecido, el ciclo completo se mide en meses.

15. Depredadores, rivales y presas. A su escala, casi todo era un depredador potencial: peces pequeños, otros crustáceos y cualquier animal que removiera el sedimento. Su «comida» era la materia orgánica fina y los microorganismos del fondo.

16. Adaptaciones. Su adaptación estrella fue el caparazón reticulado con fosa central, la marca de los kirkbíidos: una armadura en miniatura, ligera y resistente, que convirtió a estos ostrácodos en habitantes exitosos de los fondos marinos paleozoicos durante decenas de millones de años.

17. Evolución y parientes vivos. Los kirkbíidos desaparecieron con el Paleozoico, pero los ostrácodos como clase siguen vivos y son abundantes hoy en mares, lagos y ríos de todo el mundo: son los parientes vivos, lejanos, de *Kirkbya*. Las semejanzas entre los kirkbiáceos extintos y los kunciáceos actuales se han discutido como un posible caso de parecido convergente.

18. Descubridor del primer fósil. La especie tipo la describió T. Rupert Jones en 1850, en la monografía de los fósiles pérmicos de King, todavía asignada a otros géneros. Jones y James W. Kirkby establecieron la combinación *Kirkbya permiana* en 1859, y el género acabó llevando el apellido de Kirkby.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. Los ejemplares británicos de *K. permiana* de la Caliza Carbonífera y de la Caliza Magnesiana de Tunstall Hill (Durham) son material clásico de los museos geológicos británicos, y las especies escocesas como *K. rigida* y *K. annectens* se describieron en las monografías victorianas de los «entomostráceos» fósiles. En esta pasada no se localizó en Wikimedia Commons una fotografía libre del fósil de este género (véase la lista de revisión).

20. Causa de su desaparición. El género no continúa más allá del Paleozoico en el registro consultado. La causa concreta de su desaparición: Lo que la ciencia aún no sabe.

21. Debate científico abierto. La taxonomía de los ostrácodos paleozoicos descansa casi entera en el caparazón, y *Kirkbya* no es una excepción: especies descritas en el siglo XIX desde Gran Bretaña se han comparado con formas de Australia, Norteamérica y Rusia, y la revisión del género y de su subgénero histórico *Amphissites* (Roth, 1929) muestra cuánto queda por ordenar.

22. Dato curioso. *Kirkbya permiana* es una superviviente entre capas: la misma especie aparece en la Caliza Carbonífera y reaparece —los autores victorianos la llamaban una forma «recurrente»— en la Caliza Magnesiana del Pérmico, como si el tiempo apenas hubiera pasado por su caparazón de dos milímetros.

OSTELEPIS

**Osteolepis macrolepidotus* Agassiz, 1835*



Ilustración: Ostelepis en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL



Foto real del fósil: [Ghedoghedo, CC BY-SA 3.0].

1. Nombre y significado. Su nombre une el griego *ostéon*, «hueso», y *lepís*, «escama»: la «escama de hueso», por sus grandes escamas cuadradas y óseas. El epíteto de la especie tipo, *macrolepidotus*, significa «de escamas grandes». El nombre se usó ya en 1829, en textos de Sedgwick y Murchison, pero la descripción válida del género es la de Louis Agassiz, de 1835.

2. Clasificación. Reino Animalia; filo Chordata; tetrapodomorfo; orden Osteolepiformes y familia Osteolepididae, de los que es el género que da nombre a todo el grupo. Solo se consideran válidas dos especies: la tipo, *O. macrolepidotus*, y *O. panderi*, nombrada por Erik Jarvik en 1948.

3. Cuándo vivió. Vivió en el Devónico medio, sobre todo en el Givetiense, hace unos 393 a 383 millones de años, con registros que en sentido amplio abarcan el Devónico medio y tardío de la cuenca orcadiana.

4. Dónde vivió. Es el pez emblemático del lago Orcadie, un gran lago de agua dulce del norte de la actual Escocia —Caithness, las islas Orcadas y la región del fiordo de Moray— cuyos sedimentos forman hoy la famosa Old Red Sandstone.

5. Tamaño y peso. Era un pez pequeño y elegante: medía alrededor de 20 cm de longitud. No existe una estimación de peso publicada; el del animal en vida habría sido de apenas unas decenas de gramos, pero esa cifra es una estimación orientativa y no un dato medido. †

6. Anatomía. Estaba cubierto de grandes escamas cuadradas y romboidales. Las escamas y las placas de la cabeza llevaban una fina capa de cosmina, un material óseo esponjoso atravesado por canales conectados con células sensoriales profundas, que se abrían a la superficie en poros. Tenía las aletas lobuladas propias de los sarcopterigios y las dos aletas dorsales retrasadas, típicas de su grupo.

7. Armas y defensas naturales. No tenía armas especiales. Su defensa era su coraza de escamas grandes y gruesas con cosmina, un blindaje respetable para un pez de 20 cm en un lago lleno de depredadores mayores.

8. Sentidos. Es su punto fuerte: el sistema de canales de la cosmina, terminado en poros, servía muy probablemente para percibir vibraciones y movimientos en el agua, un «tacto a distancia» ideal en las aguas a veces turbias del lago.

9. Cómo se movía. Nadaba ondulando el cuerpo, con sus aletas lobuladas como remos auxiliares y estabilizadores, en las aguas tranquilas de un lago que alternaba épocas profundas con épocas de desecación parcial.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Se alimentaba de pequeños invertebrados, como artrópodos y moluscos del lago, que localizaba con su fino sistema sensorial y capturaba con su boca dentada.

11. Comportamiento. Vivía en las aguas abiertas y los márgenes del lago Orcadie. Los grandes conjuntos de peces articulados que hoy forman sus fósiles se produjeron en episodios de falta de oxígeno durante las fases más profundas del lago, que dejaron a poblaciones enteras conservadas en el fondo.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe: no hay evidencia de comunicación en este género, más allá de las interacciones visuales y por vibraciones que su anatomía sensorial hacía posibles.

13. Reproducción y crías. Lo que la ciencia aún no sabe en detalle: no se conocen huevos ni una serie de crías del género; se asume una reproducción acuática con puesta en el propio lago, como la de otros sarcopterigios de agua dulce.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe: no se ha publicado un estudio de edad para *Osteolepis*; los anillos de sus escamas y huesos podrían, en principio, guardar esa información.

15. Depredadores, rivales y presas. Sus presas eran los pequeños invertebrados lacustres. Él, a

su vez, estaba en el menú de peces mayores del lago, como el actinopterigio depredador *Cheirolepis* y otros sarcopterigios de mayor tamaño.

16. Adaptaciones. Su red de canales sensoriales en la cabeza y el tronco y su armadura de escamas con cosmina son sus dos grandes soluciones: sentir sin ver y resistir sin huir, en un lago cambiante que se secaba por temporadas.

17. Evolución y parientes vivos. Es un tetrapodomorfo, pariente cercano del tronco del que salieron los primeros tetrápodos: comparte con ellos rasgos del cráneo y de las aletas que lo sitúan cerca de la base del árbol de los vertebrados terrestres. Sus parientes vivos lejanos son los peces pulmonados y los celacantos.

18. Descubridor del primer fósil. El nombre apareció en 1829 de la mano de Adam Sedgwick y Roderick Murchison, pero sus descripciones se consideran insuficientes; la descripción en regla del género y de la especie tipo es la de Louis Agassiz en 1835, que estuvo a punto de llamarlo *Pleiopterus* antes de respetar el nombre anterior.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. Los ejemplares escoceses de *O. macrolepidotus* se exponen en museos como el Museo de Historia Natural de Berlín y el Museo Senckenberg de Fráncfort, y el de *O. panderi* en el centro Naturalis de Leiden. Una curiosidad de archivo: varias «especies» históricas del género —*arenatus*, *major*, *microlepidotus*, *brevis*— resultaron ser el mismo pez visto con distinta conservación, y hoy son sinónimos de la especie tipo.

20. Causa de su desaparición. Desapareció con la transformación del sistema lacustre orcadiano a lo largo del Devónico: un pez atado a un lago concreto deja de existir cuando ese lago y su red de ríos cambian de forma definitiva.

21. Debate científico abierto. El debate actual es de detalle fino: la delimitación entre *O. macrolepidotus* y *O. panderi* y la elección de un lectotipo para esta última, tratada en un estudio de 2024 sobre los problemas históricos del género.

22. Dato curioso. Le debe el nombre a sus escamas, y fueron precisamente las escamas las que más engañaron a los científicos: las supuestas especies de «escama grande» y «escama pequeña» eran en realidad el mismo pez, y la diferencia la ponía la fosilización, no el animal.

PALMATOLEPIS

**Palmatolepis perlobata* Ulrich & Bassler, 1926*



Ilustración: Palmatolepis en vida (reconstrucción).

1. Nombre y significado. *Palmatolepis* alude a la forma palmeada de su elemento dental principal: una plataforma con un nodo central prominente, una carina curvada en forma de S y tendencia a desarrollar un lóbulo interno, como una pequeña palma dentada. Honestidad total: es un microfósil —se conoce por elementos de tamaño milimétrico— y el animal completo sigue siendo enigmático.

2. Clasificación. Cordado conodonto, orden Ozarkodinida, familia Palmatolepidae. Los conodontos son hoy vertebrados primitivos sin mandíbulas, emparentados lejanamente con las lampreas. El género fue erigido por Ulrich y Bassler en 1926, con *P. perlobata* como especie tipo por designación original.

3. Cuándo vivió. Devónico tardío, y quizá el Misisípico inicial según la redescripción clásica de Hass: es el género dominante de los ambientes pelágicos del Frasniense y el Fameniense (en torno a 383–359 millones de años). Más de 50 especies y subespecies suyas llegaron a existir en el Devónico.

4. Dónde vivió. En mares de todo el mundo, en aguas abiertas (ambiente pelágico): sus elementos aparecen en calizas y lutitas de Europa, Norteamérica, Asia y Australia. Es tan ubicuo que sus especies sirven para datar rocas en cualquier continente.

5. Tamaño y peso. Los elementos de *Palmatolepis* miden del orden de 1 mm o menos. El animal completo de los conodontos en general medía unos pocos centímetros (los cuerpos fósiles conocidos de otros conodontos rondan los 3–4 cm), pero el tamaño exacto del animal de *Palmatolepis* no se conoce: lo que la ciencia aún no sabe.

6. Anatomía. Lo que se fosiliza es su aparato alimentario: un conjunto de elementos de fosfato cálcico, entre ellos el elemento plataforma (P1) en forma de palma con nodo central, carina sigmoidea y superficie oral ornamentada con tubérculos diminutos. Del cuerpo blando

—alargado, con ojos grandes en los conodontos conocidos por impresiones— no hay ningún ejemplar asignado con seguridad a *Palmatolepis*.

7. Armas y defensas naturales. No tenía armas: era un animal diminuto y de cuerpo blando. Su «defensa» era el tamaño y la vida en aguas abiertas. Sus elementos dentales eran herramientas para comer, no para defenderse.

8. Sentidos. Lo que la ciencia aún no sabe en este género. Los cuerpos fósiles de otros conodontos muestran ojos sorprendentemente grandes, señal de animales visuales, pero extrapolar ese dato a *Palmatolepis* sería ir más allá de la evidencia.

9. Cómo se movía. Se infiere que nadaba en la columna de agua, como los demás conodontos pelágicos, ondulando su cuerpo alargado; no hay evidencia directa de su modo de nado.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Lo que la ciencia aún no sabe con certeza. El desgaste microscópico de los elementos de los conodontos en general sugiere que algunos procesaban alimento —microplancton o pequeñas presas blandas— con su aparato dental, pero no hay estudio específico para *Palmatolepis*.

11. Comportamiento. Lo que la ciencia aún no sabe. Su abundancia en facies pelágicas indica una vida en aguas abiertas, lejos del fondo, formando parte del plancton o del necton pequeño de los mares frasnienses.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe.

13. Reproducción y crías. Lo que la ciencia aún no sabe. Nada se conoce de la reproducción de ningún conodonto a partir de evidencia directa.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe.

15. Depredadores, rivales y presas. Sería presa de peces, cefalópodos y todo depredador que filtrara o persiguiera animales pequeños en aguas abiertas. Sus presas concretas son desconocidas.

16. Adaptaciones. Su verdadero superpoder fue evolutivo: cambiar la forma de su plataforma dental muy deprisa, especie tras especie. Esa velocidad de cambio lo convirtió en el reloj más fino del Devónico tardío para los geólogos.

17. Evolución y parientes vivos. Los conodontos sobrevivieron hasta el final del Triásico. Sus parientes vivos más cercanos se buscan entre los vertebrados sin mandíbulas actuales, como lampreas y mixinos, aunque su posición exacta sigue debatiéndose.

18. Descubridor del primer fósil. Edward O. Ulrich y Ray S. Bassler erigieron el género en 1926, en su clasificación de los conodontos del Devónico superior y el Misisípico de Norteamérica, con material de la arenisca Hardin de Tennessee, entre otros puntos.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. No hay un «fósil famoso» individual: su fama es estratigráfica. La primera aparición de *Palmatolepis subperlobata* define la base del Fameniense en el estratotipo mundial (GSSP) de la cantera de Coumiac, en la Montagne Noire (Francia), y *P. triangularis* abunda en ese mismo límite. Sus elementos se estudian al microscopio en laboratorios de todo el mundo.

20. Causa de su desaparición. La crisis de Kellwasser, al final del Frasniense, dejó fuera a la

mayoría de las especies de *Palmatolepis* (junto a casi todos los *Ancyrodella* y *Ozarkodina*); el género se recuperó en parte durante el Fameniense y desapareció del registro en torno al cambio Devónico–Carbonífero.

21. Debate científico abierto. La nomenclatura de los palmatolépidos «sigue siendo confusa», como admitió ya la redescripción de Hass: los primeros autores describieron especies con pocas muestras, sin mostrar la variación ni las fases de crecimiento, y hoy conviven especies válidas pero muy variables con numerosos sinónimos. Y encima queda la pregunta mayor: cómo era, entero, el animal que llevaba estas piezas.

22. Dato curioso. Un animal que nadie ha visto completo fecha medio mundo: cuando un geólogo encuentra un elemento de *Palmatolepis* de 1 mm en una roca, puede decir en qué piso del Devónico tardío está con una precisión de cientos de miles de años. Es el fósil guía por excelencia del Frasniense–Fameniense.

POLYGNATHUS

**Polygnathus* Hinde, 1879*



Ilustración: Polygnathus en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL



Foto real del fósil: [USGS, dominio público].

1. Nombre y significado. *Polygnathus* significa «muchas mandíbulas», del griego *polys*, mucho, y *gnathos*, mandíbula: un nombre puesto en 1879 por George Jennings Hinde, cuando estos fósiles diminutos se interpretaban como restos de mandíbulas de algún animal desconocido. Honestidad total desde la primera línea: *Polygnathus* es un conodonto, y lo que conocemos de él son casi exclusivamente unas piezas de su aparato bucal del tamaño de granos de arena.

2. Clasificación. Los conodontos son vertebrados primitivos sin mandíbulas, hoy situados cerca de la base del árbol de los vertebrados. *Polygnathus* pertenece al orden Ozarkodinida y a la

familia Polygnathidae, y se define por sus elementos de plataforma, los llamados elementos P1 o Pa.

3. Cuándo vivió. Es un género eminentemente devónico, con especies que van del Devónico inferior al superior y continúan hacia el Carbonífero inferior: en total, decenas de millones de años de registro continuo. Sus especies son fósiles guía de primera clase: la Zona de *Polygnathus varcus* marca parte del Givetiense, y el evento Kellwasser superior, en el límite Frasniense-Fameniense, supuso la desaparición de la mayoría de las especies de *Polygnathus* junto a *Palmatolepis* y *Ancyrognathus*.

4. Dónde vivió. Era un animal marino de distribución mundial: sus elementos se extraen con ácido de calizas marinas de Europa, América del Norte, Asia, Australia y el norte de África. Donde haya una caliza devónica bien muestreada, lo normal es encontrar *Polygnathus*.

5. Tamaño y peso. Aquí la escala cambia por completo: sus elementos de plataforma miden típicamente entre medio milímetro y dos milímetros. El animal completo que los llevaba no se conoce para este género; los cuerpos completos de otros conodontos miden unos pocos centímetros de largo y pesarían menos que un clip. Para *Polygnathus* en concreto, cualquier cifra de talla total es una extrapolación.

6. Anatomía. Lo fosilizado es el aparato alimentario: un conjunto de elementos de fosfato cálcico con formas de barra, hoja y plataforma, dispuestos en la garganta. La pieza diagnóstica de *Polygnathus* es el elemento de plataforma, alargado y en forma de lengua o de hoja ancha, con una carena central de dentículos y, a veces, bordes ornamentados. Del cuerpo — blando, alargado, parecido al de una pequeña anguila en los conodontos completos de otros géneros — no se ha conservado nada atribuible a *Polygnathus*. La ilustración de esta ficha muestra el ambiente y el organismo en contexto, sin inventar una anatomía que no conocemos.

7. Armas y defensas naturales. Sus «armas» eran microscópicas: los dentículos del aparato bucal sujetaban y procesaban presas diminutas. Como defensa, solo su tamaño: ser casi invisible en un océano de gigantes.

8. Sentidos. Los cuerpos completos de otros conodontos muestran ojos grandes y bien desarrollados, así que es razonable suponer buena vista también en *Polygnathus*, pero no es un dato observado en este género. Del resto de sentidos, nada se sabe.

9. Cómo se movía. Nadaría ondulando el cuerpo, como hacen las lampreas y los mixinos actuales en miniatura, en la columna de agua o cerca del fondo según la especie; los estudios de facies sugieren que distintas especies de *Polygnathus* preferían profundidades y ambientes distintos.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Los análisis de desgaste y de forma de los elementos indican que el aparato de los conodontos ozarkodínidos funcionaba como un mecanismo de captura y corte de presas pequeñas: zooplancton, larvas y microfauna. La forma exacta de alimentarse de *Polygnathus* se debate entre filtración activa y depredación de pequeñas presas.

11. Comportamiento. Lo poco que se infiere viene de la estadística: hay especies ligadas a aguas someras y otras a ambientes más profundos, y sus proporciones cambian con el ambiente, lo que sugiere nichos ecológicos separados. De su vida social no se sabe absolutamente nada.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe: no hay ni puede haber, con el registro actual, evidencia de comunicación en un animal conocido por piezas de un milímetro.

13. Reproducción y crías. Se desconoce por completo en los conodontos en general: no se han encontrado huevos ni fases larvarias identificables. Es uno de los grandes huecos de la paleontología de vertebrados primitivos.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe: el crecimiento de los elementos muestra adición de láminas a lo largo de la vida, pero nadie ha convertido eso en años para *Polygnathus*.

15. Depredadores, rivales y presas. Era presa de casi todo lo que nadaba: hay evidencia directa en el grupo de conodontos hallados en el tracto digestivo de peces devónicos, incluido un celacanto del Devónico tardío con conodontos en su interior. Sus rivales eran otros conodontos con los que compartía la columna de agua, como *Palmatolepis* e *Icriodus*.

16. Adaptaciones. Su composición de fosfato cálcico, parecida a la de nuestros huesos y dientes, es su gran ventaja fósil: los elementos resisten la disolución en ácido acético, así que se pueden extraer miles de ellos de una sola muestra de caliza. En vida, la plataforma robusta y de evolución rápida le permitía especializarse en distintos alimentos y ambientes.

17. Evolución y parientes vivos. Los conodontos son vertebrados: sus parientes vivos más cercanos, en sentido amplio, son las lampreas y los mixinos, los vertebrados sin mandíbulas actuales, aunque el parentesco exacto sigue discutiéndose. *Polygnathus* demuestra que un animal casi desconocido como organismo puede ser, pieza a pieza, uno de los fósiles más útiles del planeta.

18. Descubridor del primer fósil. George Jennings Hinde describió el género en 1879 a partir de conodontos de las formaciones devónicas de Canadá y Estados Unidos, en su trabajo sobre los conodontos de los grupos Chazy y Cincinnati y de las divisiones Hamilton y Genesee. La especie tipo clásica es *Polygnathus dubius* Hinde, 1879, aunque en 1967 Klapper propuso ante la Comisión de Nomenclatura Zoológica designar *P. robusticostatus* como especie tipo por poderes plenarios, una disputa que se detalla en la sección de debate.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. No hay un «ejemplar estrella»: la fama de *Polygnathus* es colectiva — colecciones enteras de elementos en museos geológicos y servicios geológicos de todo el mundo, visibles solo al microscopio. La foto real de esta ficha reproduce elementos de plataforma de *Polygnathus* sp. del Devónico tardío publicados por el USGS (dominio público), aumentados 140 veces en el material original.

20. Causa de su desaparición. El género sobrevivió a la crisis del Kellwasser perdiendo la mayoría de sus especies, se recuperó en el Fameniense y continuó en el Carbonífero inferior antes de dejar de existir en el registro; su final se diluye en la renovación de faunas de conodontos del Carbonífero, sin un único evento señalado como culpable.

21. Debate científico abierto. Dos debates vivos: el de la especie tipo — *P. dubius* frente a la propuesta de *P. robusticostatus* bajo poderes plenarios de la Comisión — y el de la función del aparato: estudios morfométricos recientes sobre elementos P1 del Fameniense muestran tanta variación dentro de cada especie que cuesta separar evolución, crecimiento y simple asimetría entre los lados derecho e izquierdo.

22. Dato curioso. Un animal del que no conocemos ni el cuerpo entero data montañas enteras: con sus piezas de un milímetro se han fechado calizas en todos los continentes y se han buscado petróleo y gas durante décadas. Pocos fósiles tan pequeños han movido tanta geología.

PROTOTAXITES †

**Prototaxites loganii* Dawson, 1859*



Ilustración: Prototaxites † en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL



Foto real del fósil: [Bloopityboop, CC BY-SA 4.0].

1. Nombre y significado. *Prototaxites* significa, más o menos, «primer tejo»: John William Dawson lo bautizó en 1859 pensando que era una conífera primitiva parecida al tejo. La especie tipo, *P. loganii*, honra a Sir William Edmond Logan, el geólogo canadiense que encontró el primer gran ejemplar en 1843. El nombre se quedó para siempre, aunque hoy casi nadie cree que fuera un árbol: las reglas de nomenclatura no perdonan ni los errores más ilustres.

2. Clasificación. † Estado incierto, declarado: *Prototaxites* es un eucariota macroscópico extinto de afinidad no resuelta, clasificado formalmente como *incertae sedis* dentro de su propia familia,

Prototaxitaceae. La interpretación más extendida durante años lo consideró un hongo gigante; también se ha propuesto que fuera un liquen (una asociación de hongo y organismo fotosintético) o un alga terrestre, y trabajos químicos recientes (2025) han señalado que sus fósiles carecen de la firma derivada de la quitina que sí conservan los hongos fósiles del mismo yacimiento, lo que ha llevado a proponer incluso un linaje eucariota totalmente desaparecido y sin equivalentes actuales. Esta ficha lo trata como organismo enigmático †, no como hongo demostrado.

3. Cuándo vivió. Del Silúrico tardío al Devónico tardío, hace aproximadamente entre 420 y 370 millones de años. Es decir: ya levantaba sus «troncos» sobre tierra firme antes de que existieran los primeros bosques verdaderos, y siguió allí mientras las plantas vasculares crecían a su alrededor.

4. Dónde vivió. Era un organismo terrestre de distribución muy amplia: sus restos aparecen en América del Norte (la península de Gaspé, en Quebec, es la localidad clásica), Europa (entre otros lugares, Escocia y Alemania) y otros continentes, en sedimentos de ambientes continentales y de llanuras fluviales. Vivía en tierra firme, no en el mar: eso sí está bien demostrado por el contexto de sus fósiles.

5. Tamaño y peso. Era, de largo, el organismo terrestre más grande de su tiempo: «troncos» de hasta 1 metro de diámetro y 8 metros de altura —algunas reconstrucciones llegan a 8,8 metros—. Frente a él, las plantas vasculares de su época medían al principio apenas unos palmos. Su peso total no se ha calculado de forma fiable, pero hablamos de una masa de tejido construida durante años de crecimiento.

6. Anatomía. Por fuera, un cilindro vertical que se ensancha ligeramente en la base, donde se han interpretado moldes de estructuras parecidas a raíces. Por dentro, nada de madera: su cuerpo está hecho de una malla de tubitos entrelazados de unos 50 micrómetros de diámetro. Hay dos tipos de tubos: unos «esqueléticos», gruesos (20–50 µm) y sin tabiques, y unos filamentos «generativos» más finos (5–10 µm), ramificados y con tabiques perforados por un poro. También muestra anillos de crecimiento concéntricos, a veces con restos de plantas atrapados entre capa y capa. No se le conocen hojas, ni copa, ni estructuras reproductoras unidas con seguridad al «tronco».

7. Armas y defensas naturales. No tenía armas: su estrategia era el tamaño y la renovación por capas. En un mundo sin grandes animales terrestres que pudieran aprovecharlo como alimento, crecer hasta los 8 metros era, en sí mismo, una defensa casi absoluta.

8. Sentidos. No aplica como en un animal y, en rigor: Lo que la ciencia aún no sabe. Un organismo sin sistema nervioso no «siente» en el sentido animal; si era un hongo o un liquen, respondería a la luz, la humedad y la química de su entorno como lo hacen esos organismos hoy, pero no hay evidencia directa conservada.

9. Cómo se movía. No se movía: era un organismo fijo al suelo. Su única «dinámica» era el crecimiento, por adición de capas externas a lo largo de varios años, hasta levantar la mayor estructura viva de la tierra firme de su época.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Este es el corazón del enigma. Si era un hongo, se alimentaría descomponiendo materia orgánica del suelo (saprótrofo), sostenido por una red subterránea de filamentos. Si era un liquen, fabricaría su alimento con la luz mediante un socio fotosintético. Los análisis isotópicos de carbono de 2007 mostraron valores muy variables entre

ejemplares, algo que encaja mejor con un organismo que se alimentaba de fuentes diversas —como un hongo— que con uno puramente fotosintético. La cuestión sigue abierta y así se declara.

11. Comportamiento. Su «comportamiento» era el de un organismo perenne: crecía durante varios años, capa a capa, dominando en silencio un paisaje de plantas bajas. Es posible que el «tronco» fuera en realidad su estructura reproductora —el equivalente gigante de la seta de un hongo, alimentada por una red oculta bajo tierra—, pero esa interpretación no está demostrada.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe: no existe ninguna evidencia de comunicación entre individuos, y en un organismo de este tipo cualquier afirmación al respecto sería especulación pura.

13. Reproducción y crías. Lo que la ciencia aún no sabe con seguridad: jamás se ha encontrado una estructura reproductora unida de forma demostrable a un «tronco» de *Prototaxites*, y esa ausencia es una de las grandes rarezas del género. Si era un hongo, se reproduciría por esporas; si era otra cosa, el mecanismo sigue siendo un misterio.

14. Esperanza de vida. Era casi con seguridad un organismo perenne que crecía durante varios años, como indican sus anillos de crecimiento. La cifra concreta de años por ejemplar no se ha fijado: Lo que la ciencia aún no sabe.

15. Depredadores, rivales y presas. No tenía depredadores conocidos: ningún animal terrestre de su época podía con un coloso así, y es posible que los pequeños artrópodos del suelo aprovecharan sus restos al caer. Sus «rivales» llegaron tarde: los primeros árboles verdaderos del Devónico tardío, como *Archaeopteris*, que acabaron ocupando el espacio que él había dominado en solitario.

16. Adaptaciones. Su gran invento fue escalar sin ser planta: construir un cuerpo vertical de metros de altura solo con tubitos entrelazados, sin madera, sin vasos conductores como los de los árboles y sin hojas. Esa arquitectura ligera y por capas le permitió ser el gigante de la tierra firme durante unos 50 millones de años.

17. Evolución y parientes vivos. No se le conoce ningún descendiente vivo seguro. Si fuera un hongo, sus parientes serían los hongos actuales en sentido amplio; si la propuesta reciente de un linaje eucariota independiente es correcta, no tendría parientes vivos en absoluto: sería una rama entera de la vida, hoy desaparecida por completo. Por eso lleva la marca † en esta enciclopedia.

18. Descubridor del primer fósil. El primer ejemplar lo encontró en 1843 Sir William Edmond Logan en Seal Cove, en la península de Gaspé (Quebec, Canadá): un «tronco» de más de 2 metros de largo y 91 centímetros de ancho. Años después lo estudió John William Dawson, que lo describió en 1859 como una conífera gigante parcialmente descompuesta por hongos. Su rival William Carruthers lo ridiculizó en 1872 y propuso que era un alga marina gigante; el debate no ha parado desde entonces.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. Los «troncos» de Gaspé son los clásicos del género, y hay ejemplares y secciones pulidas en grandes museos: la foto real de esta ficha es una sección pulida de *Prototaxites* sp. del Devónico de la isla Melville, expuesta en el Royal Tyrrell Museum of Palaeontology (Canadá). También son célebres el ápice ramificado de *P. loganii* conocido como el «árbol de Schunnemunk» y el material escocés del Rhynie chert, clave en los estudios químicos

más recientes.

20. Causa de su desaparición. *Prototaxites* desapareció al final del Devónico, hace unos 370 millones de años, justo cuando los bosques verdaderos —con árboles de madera, hojas y raíces profundas— transformaron la tierra firme. No consta un evento único en su contra: lo más probable es un relevo ecológico, en el que el mundo para el que estaba hecho dejó de existir.

21. Debate científico abierto. † Es, probablemente, el debate más largo de la paleontología: conífera (Dawson, 1859), alga gigante (Carruthers, 1872), hongo (propuesta de Church en 1919 y defendida con anatomía por Hueber en 2001 e isótopos por Boyce y colaboradores en 2007), liquen gigante, o —según análisis químicos recientes— un linaje de eucariotas sin representantes vivos, porque sus fósiles no conservan la firma de quitina esperable en un hongo. Cada hipótesis tiene datos a favor y un problema serio en contra, y esta ficha no cierra la cuestión: sigue abierta.

22. Dato curioso. Durante millones de años, lo más alto que había sobre la tierra firme no era una planta ni un animal: era *Prototaxites*, un cilindro silencioso de 8 metros en un mundo donde las plantas apenas levantaban un palmo del suelo. Dawson lo llamó «primer tejo» creyendo que era un árbol; siglo y medio después, su nombre sigue en pie y su identidad sigue siendo un misterio.

QUASILLITES

**Quasillites* Coryell & Malkin, 1936*



Ilustración: Quasillites en vida (reconstrucción).

1. Nombre y significado. *Quasillites* es un ostrácodo fósil cuyo nombre alude a su parecido con otros ostrácodos de su familia; lo que sí está documentado es que Coryell y Malkin lo formalizaron en 1936. Es un género (micro): en vida medía alrededor de un milímetro, así que toda su historia se lee al microscopio.

2. Clasificación. Reino Animalia, filo Arthropoda, clase Ostracoda, orden Platycopida, familia Quasillitidae. Los ostrácodos son crustáceos diminutos encerrados en un caparazón de dos valvas, y siguen vivos hoy en casi cualquier agua del planeta.

3. Cuándo vivió. Del Devónico medio al Carbonífero inferior. Las especies devónicas —*Q. lobatus*, *Q. obliquus*, *Q. subobliquus* y *Q. angulatus*— son las protagonistas de este libro; el género continuó un poco más allá del Devónico.

4. Dónde vivió. Las especies devónicas se conocen de lutitas y arcillas del norte de Nueva York, el este de Ohio y el centro de Pensilvania (Estados Unidos), y de calizas del norte de Francia, cerca de Calais. Los ejemplares del Carbonífero inferior proceden del borde de la cuenca de Illinois, en Indiana central. Vivía en mares someros.

5. Tamaño y peso. Lo que la ciencia aún no sabe: no hay una talla máxima publicada específicamente para *Quasillites*. Como referencia general, los ostrácodos de este tipo rondan 1 milímetro de largo; su peso era insignificante, de fracciones de miligramo.

6. Anatomía. Su sello inconfundible es una «mancha medial» en cada valva y una superficie cubierta de costillas longitudinales que se bifurcan y se curvan como el dibujo de una huella dactilar. Las costillas y espinas del caparazón se sitúan delante del margen posterior, y las cicatrices musculares de cada valva son circulares, a veces con cicatrices secundarias más pequeñas.

7. Armas y defensas naturales. No tenía armas conocidas. Su defensa era el propio caparazón bivalvo: al cerrarse, el animal quedaba encerrado en una cajita de calcita difícil de abrir para un depredador de su escala.

8. Sentidos. Lo que la ciencia aún no sabe: los tejidos blandos de *Quasillites* no se han conservado, así que sus órganos sensoriales exactos se desconocen. Por comparación con los ostrácodos actuales, dispondría de antenas sensitivas y probablemente un ojo sencillo.

9. Cómo se movía. Por analogía con sus parientes actuales, nadaba y se arrastraba sobre el sedimento con sus apéndices y antenas, que asomaban entre las valvas. No hay observación directa posible: es una inferencia a partir de ostrácodos vivos.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Lo que la ciencia aún no sabe con certeza: su dieta exacta no está documentada. Los ostrácodos platycópidos actuales se alimentan filtrando o recogiendo partículas y detritos del fondo, y esa es la hipótesis razonable también para *Quasillites*.

11. Comportamiento. Lo que la ciencia aún no sabe: no existe ningún registro de su conducta. Se infiere una vida bentónica tranquila entre los granos de sedimento, como la de los ostrácodos actuales de fondos blandos.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe: no hay evidencia alguna de comunicación en este género, y es poco probable que la hubiera más allá del contacto químico y táctil propio de los crustáceos pequeños.

13. Reproducción y crías. Lo que la ciencia aún no sabe en detalle: no se conocen huevos ni juveniles asignados con seguridad. Los ostrácodos actuales se reproducen sexualmente y las crías pasan por varias mudas dentro de un caparazón que crece por etapas.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe: ninguna estimación existe para este género fósil. Los ostrácodos actuales de tamaño parecido viven de semanas a pocos años.

15. Depredadores, rivales y presas. En los mares devónicos, cualquier pez pequeño, trilobite o cefalópodo que se alimentara en el fondo podía ingerir ostrácodos por decenas en cada bocado. Sus rivales eran otros microcrustáceos que competían por las mismas partículas de alimento.

16. Adaptaciones. Su gran adaptación es el caparazón ornamentado: las costillas en forma de huella dactilar refuerzan una valva finísima sin añadir peso, y la mancha medial es un rasgo tan constante que sirve para reconocer al género incluso en fragmentos.

17. Evolución y parientes vivos. Los ostrácodos aparecieron en el Ordovícico y hoy suman miles de especies vivas en mares, ríos, lagos e incluso musgos húmedos. *Quasillites* desapareció, pero su clase es uno de los grandes éxitos evolutivos de los artrópodos.

18. Descubridor del primer fósil. El género fue erigido por Coryell y Malkin en 1936 a partir de material norteamericano. Lo que la ciencia aún no sabe: quién recogió el primer ejemplar concreto no quedó registrado de forma destacada.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. No hay un ejemplar «estrella» famoso: sus fósiles son microfósiles de colecciones geológicas de Ohio, Nueva York y Pensilvania, visibles solo al microscopio o con lupa potente. No se localizó una foto libre de sus valvas en esta pasada.

20. Causa de su desaparición. El género dejó de existir en el Carbonífero inferior sin un evento único documentado que lo explique: simplemente su linaje se fue apagando, como ocurre con la

mayoría de los microfósiles marinos cuando cambian los fondos donde vivían.

21. Debate científico abierto. El debate principal es taxonómico: separar las especies de *Quasillites* de géneros cercanos como *Bufina*, *Parabufina* y *Healdia* exige comparar detalles mínimos de las valvas, y algunas asignaciones siguen revisándose.

22. Dato curioso. Es el animal más pequeño de este libro: cabría entero en la punta de un alfiler, y sin embargo su caparazón con dibujo de huella dactilar se conserva tan bien que los geólogos lo usan para fechar rocas de hace casi 400 millones de años.

RHIZODUS †

**Rhizodus hibberti* Owen, 1840*



Ilustración: Rhizodus † en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL



Foto real del fósil.

1. Nombre y significado. *Rhizodus* significa «diente de raíz», por la forma en que sus enormes dientes se anclaban a la mandíbula. Richard Owen describió el género y su especie tipo, *Rhizodus hibberti*, en 1840. Es el pez de agua dulce más grande que ha existido, según las estimaciones clásicas.

2. Clasificación. † Reino Animalia, filo Chordata, grupo Tetrapodomorpha dentro de los sarcopterigios, clase y orden Rhizodontida/Rhizodontiformes, familia Rhizodontidae. La duda † de este libro: *Rhizodus* como género es carbonífero, no devónico —sus dos especies válidas vivieron en el Carbonífero inferior—. Se incluye porque su linaje, los rizodontos, nace en el Devónico (los rizodóntidos abarcan del Givetiense, hace unos 377 millones de años, al Pensilvánico), y su historia no se entiende sin esa raíz devónica.

3. Cuándo vivió. *R. hibberti* es del Viséense (Carbonífero inferior) del Reino Unido; *R.*

serpukhovensis, descrita en 2022, es del Serpujoviense de Rusia. También se han referido fósiles del género a Norteamérica. Su época de esplendor fue el Carbonífero, entre hace unos 350 y 310 millones de años según las síntesis divulgativas.

4. Dónde vivió. En lagos de agua dulce, sistemas fluviales y grandes pantanos tropicales de la Europa y Norteamérica carboníferas, con Escocia como territorio clásico de sus restos.

5. Tamaño y peso. La estimación reciente y prudente para *R. hibberti* es de 5,14–5,63 metros de largo y 1–1,5 toneladas. Las síntesis divulgativas clásicas hablan de hasta 6–7 metros. El rango honesto es, por tanto, de algo más de 5 metros a quizá 7 en los individuos mayores, y la cifra exacta sigue en discusión porque no existe un esqueleto completo.

6. Anatomía. Su firma son dos colmillos gigantes de hasta 22 centímetros en la parte delantera de las mandíbulas, seguidos de dientes cada vez más pequeños hacia atrás. Las impresiones fósiles de su piel muestran escamas grandes, en forma de placa, parecidas a las del actual arapaima. Sus aletas pectorales tenían húmero, radio y cúbito —el plan de un brazo—, y la pélvica presenta una rareza única: un fémur que se articula con tres huesos radiales en vez de dos.

7. Armas y defensas naturales. Sus armas eran los colmillos de 22 cm y unas mandíbulas capaces de sujetar y desgarrar presas grandes en porciones. Como defensa, a un adulto de más de 5 metros y una tonelada pocos animales podían amenazarlo.

8. Sentidos. Lo que la ciencia aún no sabe en detalle: no hay estudios específicos de sus sentidos. Por su modo de vida inferido —depredador de emboscada en aguas turbias— la línea lateral y el olfato debieron pesar tanto como la vista.

9. Cómo se movía. Su cuerpo alargado estaba impulsado sobre todo por unas aletas pectorales enormes, como palas, mientras las demás aletas eran reducidas, con un aspecto algo anguiforme. No era un perseguidor de larga distancia: era un acelerador de emboscada.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Su dieta incluía peces medianos y tetrápodos pequeños y medianos de las orillas. Se ha propuesto que se lanzaba sobre presas terrestres o de la orilla, como hace hoy un cocodrilo, y que desgarraba la comida en trozos en lugar de tragarla entera, al contrario que otros sarcopterigios de dientes menores.

11. Comportamiento. Lo que la ciencia aún no sabe: no hay registro directo de su conducta. La comparación con los cocodrilos actuales sugiere esperas inmóviles en aguas someras y ataques explosivos y breves.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe: no existe evidencia alguna de comunicación en este género.

13. Reproducción y crías. Lo que la ciencia aún no sabe: no se conocen huevos, embriones ni juveniles asignados con seguridad a *Rhizodus*. Lo esperable en un sarcopterigio de su grupo es la puesta de huevos en el agua, pero no está documentado.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe: no hay estimación publicada. Un pez de 5 metros y crecimiento lento habría necesitado muchos años para alcanzar su talla, pero cualquier número sería una suposición.

15. Depredadores, rivales y presas. El adulto era el depredador ápice de sus lagos: nadie en su

ecosistema podía con él. Sus presas eran anfibios primitivos de hasta tamaño mediano, peces pulmonados, celacantos primitivos y tiburones de agua dulce; sus juveniles, en cambio, sí debieron temer a otros rizodontos y peces grandes.

16. Adaptaciones. Gigantismo, colmillos anclados como raíces para no perderlos al desgarro, escamas-placa como armadura ligera y aletas-pala para una aceleración brutal en aguas con vegetación: todo en *Rhizodus* está optimizado para emboscar en pantanos.

17. Evolución y parientes vivos. Los rizodontos son uno de los linajes que divergieron más temprano dentro de los tetrapodomorfos, los sarcopterigios que incluyen a los tetrápodos. No queda ningún rizodonto vivo; sus parientes actuales son, en sentido amplio, los peces pulmonados, los celacantos y todos los animales de cuatro patas. La posición exacta del grupo se reavivó con el hallazgo en 2017 de *Hongyu*, un fósil chino con mezcla de rasgos de rizodonto y de tetrápodo.

18. Descubridor del primer fósil. Richard Owen, el anatomista que también dio nombre a los dinosaurios, describió *Rhizodus* en 1840 a partir de restos británicos. La segunda especie tuvo que esperar hasta 2022, cuando Smirnova describió *R. serpukhovensis* de una mandíbula parcial hallada en 2000 en una cantera del distrito de Serpujov, Rusia.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. No existe un esqueleto completo: el material conocido son fragmentos, sobre todo dientes y mandíbulas. La foto real de esta ficha muestra un diente fósil de *R. hibberti* expuesto en museo. Sus restos se reparten por museos británicos y europeos, y los dientes aislados son su fósil más reconocible.

20. Causa de su desaparición. El género dejó de existir en el Carbonífero, cuando cambiaron los grandes pantanos tropicales que dominaba. No hay un evento único documentado como causa: su mundo de lagos cálidos y bosques inundados se fue reduciendo, y con él se apagaron los rizodontos gigantes.

21. Debate científico abierto. † La duda declarada de esta ficha es doble. Primera: su lugar en un libro del Devónico es fronterizo, porque el género es carbonífero y solo su linaje es devónico. Segunda: su tamaño real se debate —las estimaciones han oscilado entre algo más de 5 metros y los 7 metros clásicos—, y distinguir qué fragmentos pertenecen a *Rhizodus* y cuáles a parientes como *Strepsodus* o *Archichthys* sigue siendo difícil porque el material es muy fragmentario y la osificación de su esqueleto interno era débil.

22. Dato curioso. Del pez de agua dulce más grande de la historia de la Tierra no tenemos ni un solo esqueleto completo: lo conocemos por dientes sueltos, trozos de mandíbula y huellas de piel. Y aun así, uno solo de sus colmillos —22 cm— es más largo que la mayoría de los peces enteros de este libro.

STENSIOELLA †

**Stensioella heintzi* Broili, 1933*



Ilustración: Stensioella † en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL

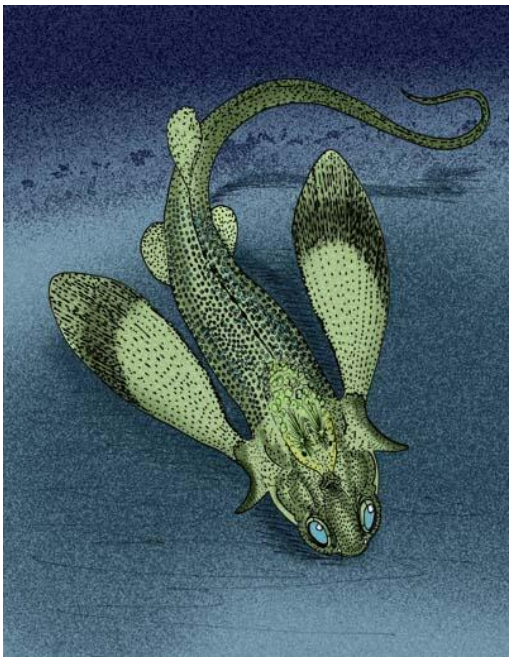


Foto real del fósil: [Apokryltaros at English Wikipedia, CC BY 2.5, vía Wikimedia Commons].

1. Nombre y significado. *Stensioella* es «la pequeña de Stensiö»: un diminutivo dedicado al paleontólogo sueco Erik Stensiö, el gran especialista en peces primitivos. La especie, *heintzi*, honra a Anatol Heintz, otro pionero del estudio de los vertebrados antiguos. Dos apellidos de la edad de oro de la paleontología, cosidos en un pez que nadie ha sabido clasificar del todo: la duda que marca esta ficha con † no es de edad, sino de identidad.

2. Clasificación. Aquí está la duda †, declarada: *Stensioella* se coloca provisionalmente entre los placodermos (peces acorazados), como uno de los más basales, en un orden propio creado solo

para él — Stensioellida Romer, 1945 — y una familia propia, Stensioellidae Berg, 1940. Pero la asignación es tentativa: Philippe Janvier propuso que en realidad podría ser un holocéfalo (pariente de las quimeras actuales) y no un placodermo, y otros autores lo han dejado como gnatóstomo troncal inclasificable. Todo análisis serio del género empieza admitiendo que puede estar en el cajón equivocado.

3. Cuándo vivió. Devónico inferior, hace aproximadamente entre 415 y 405 millones de años (Emsiense, en el contexto de las pizarras de Hunsrück). Es, por tanto, uno de los supuestos placodermos más antiguos conocidos con el cuerpo entero conservado.

4. Dónde vivió. Solo se conoce de un lugar: las pizarras de Hunsrück, cerca de Bundenbach y Gemünden, en Alemania. En el Devónico inferior era un mar profundo y tranquilo, de fondos blandos y aguas pobres en oxígeno cerca del fondo, cuyas condiciones excepcionales conservaron animales enteros con contorno de partes blandas: uno de los grandes lagerstätten del mundo.

5. Tamaño y peso. Lo que la ciencia aún no sabe con un dato único y cerrado: era un pez pequeño y esbelto, y los escasos ejemplares completos conocidos se mueven en el orden de las decenas de centímetros de longitud. No existe una medida estándar publicada para «el» ejemplar de referencia que pueda citarse sin matices, ni ninguna estimación de peso.

6. Anatomía. Cuerpo alargado, cola larga en forma de látigo y aletas pectorales muy largas, estrechas y con forma de ala o de cinta, que le daban un aire de quimera o de pez rata alargado. Su coraza no era de placas grandes, como la de los placodermos típicos, sino un mosaico complejo de tubérculos pequeños, parecidos a escamas, parecido al de su vecino de Hunsrück *Gemuendina*. Las articulaciones del hombro de esa coraza recuerdan a las de otros placodermos, y ese detalle es casi todo el argumento anatómico de su clasificación actual.

7. Armas y defensas naturales. No era un animal de grandes armas: era pequeño, ligero y de coraza fina de tubérculos. Su defensa más probable era la discreción — cuerpo esbelto, vida cerca del fondo — y la huida con sus grandes aletas pectorales. No se le conocen placas dentales de depredador ni estructuras defensivas llamativas.

8. Sentidos. Lo que la ciencia aún no sabe en detalle: los ejemplares conservan el contorno general, pero no los órganos sensoriales con la resolución necesaria. Por su plan corporal, la vista y la línea lateral serían sus guías principales en un fondo marino con poca luz, como ocurre en otros peces de Hunsrück.

9. Cómo se movía. Sus aletas pectorales largas y en forma de ala sugieren una natación ondulante, casi de «vuelo» bajo el agua, parecida a la de las quimeras actuales o a la de su pariente de aspecto, *Gemuendina*, complementada por la cola de látigo. Es una de las razones por las que su aspecto resulta tan poco «placodermo»: los placodermos típicos no nadan así.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Lo que la ciencia aún no sabe de forma directa: no se han descrito contenidos estomacales ni una dentición clara en *Stensioella*. Por su tamaño y su anatomía ligera, lo más plausible es que se alimentara de pequeños invertebrados del fondo blando de Hunsrück, pero esa dieta es una inferencia del ecosistema, no un dato del fósil.

11. Comportamiento. Lo que la ciencia aún no sabe: se conoce por muy pocos ejemplares, y ninguno conserva una escena de comportamiento. Sería, por su anatomía, un nadador tranquilo de fondos profundos y silenciosos; todo lo demás — si vivía solo, en bancos, o en parejas — es

desconocido.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe: no existe ninguna evidencia sobre comunicación en este género.

13. Reproducción y crías. Lo que la ciencia aún no sabe: no se han descrito juveniles ni estructuras reproductoras de *Stensioella*. El debate sobre su identidad afecta incluso a esto: otros placodermos muestran viviparismo, y los holocéfalos ponen huevos con cubierta córnea, así que hasta su modo de reproducirse depende de en qué grupo acabe clasificado.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe: no existe ningún estudio de edad o de crecimiento para este género.

15. Depredadores, rivales y presas. Compartía el mar de Hunsrück con una fauna extraordinaria: otros peces como *Gemuendina* y *Drepanaspis*, trilobites, crinoideos, estrellas de mar y grandes artrópodos. Sus presas probables eran los invertebrados pequeños del fondo; sus depredadores, los peces mayores de aquellas aguas profundas. Todo ello es contexto del yacimiento: ningún ejemplar de *Stensioella* conserva una escena de interacción.

16. Adaptaciones. Su combinación de rasgos es su propia adaptación a un fondo marino concreto: cuerpo ligero sin coraza pesada, aletas pectorales aladas para moverse despacio y con precisión sobre el sedimento blando, y una piel de tubérculos que protegía sin lastrar. Si al final resulta ser un holocéfalo primitivo, sería además la prueba de que ese linaje ya ensayaba su plan corporal en el Devónico inferior.

17. Evolución y parientes vivos. Depende del veredicto clasificatorio: si es un placodermo basal, no tiene descendientes vivos, porque los placodermos desaparecieron sin dejar línea; si Janvier tiene razón y es un holocéfalo troncal, sus parientes vivos serían las quimeras — los «peces rata» y «peces conejo» de las profundidades actuales — y su fósil implicaría que los holocéfalos se separaron de los tiburones antes de la gran radiación de los condrictios del Devónico. Pocas fichas de esta enciclopedia dependen tanto de un solo debate.

18. Descubridor del primer fósil. El género y la especie fueron descritos por Ferdinand Broili en 1933, a partir del material de las pizarras de Hunsrück, donde los canteros de pizarra de Bundenbach y Gemünden llevaban años sacando fósiles excepcionales que alimentaban las colecciones alemanas. El nombre que eligió Broili — homenaje a Stensiö y a Heintz — resume la red europea que entonces definía el estudio de los peces primitivos.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. Su fósil famoso es el escasísimo ejemplar completo (o casi) en el que descansa casi todo lo que se sabe del género; los moldes de ese material se exponen en museos como el Museo Americano de Historia Natural de Nueva York. En esta pasada, Wikimedia Commons solo ofrecía fotografías de esos moldes y reconstrucciones artísticas — no una foto del fósil original con licencia libre —, por lo que, siguiendo la norma de la enciclopedia, la ficha no incluye foto y lleva solo la ilustración.

20. Causa de su desaparición. *Stensioella* dejó de existir en el Devónico, y ni siquiera se sabe si desapareció en una crisis concreta: su registro es tan escaso — un solo yacimiento — que su final no se puede fechar con precisión. Si era un placodermo, su linaje se apagó con la larga decadencia de ese grupo hasta el final del periodo; si era otra cosa, su desaparición es todavía más silenciosa.

21. Debate científico abierto. Es el debate † de esta ficha, y es total: ¿placodermo basal,

holocéfalo primitivo o gnatóstomo troncal sin grupo? A favor del placodermo hablan las articulaciones del hombro y ciertas semejanzas superficiales de las placas del cráneo y de los tubérculos con los renánidos; en contra, que casi todo lo demás — cuerpo de quimera, aletas aladas, coraza de mosaico — encaja mal en Placodermi. La posible existencia de un conjunto de gnatóstomos troncales parecidos, sugerida por hallazgos como *Ramirosuarezia* de Bolivia, ha abierto una tercera vía. Sin material nuevo de Hunsrück, el caso seguirá abierto.

22. Dato curioso. *Stensioella* tiene orden propio, familia propia y un solo ejemplar completo en el que apoyarse: es un pez con toda la burocracia taxonómica de un grupo entero… para una sola especie conocida por un puñado de fósiles de una cantera alemana. La ciencia le construyó una casa entera porque no había ninguna habitación ya hecha donde cupiera.

TROCHOCERAS

**Trochoceras regale* Barrande, 1848*



Ilustración: Trochoceras en vida (reconstrucción).

EL FÓSIL REAL



Foto real del fósil: Hectonichus, CC BY-SA 3.0 (Wikimedia Commons). Ejemplar de Trochoceras regale de Lochkov, República Checa.

Nota del editor (2026-10-17): esta ficha venía en el Libro 4 (Silúrico) y se trasladó a este Libro 5 por corrección de período autorizada por Pablo: su registro verificado es del Devónico medio y tardío, como declara su sección 3.

1. Nombre y significado. *Trochoceras* viene del griego *trochós* («rueda, aro») y *kéras* («cuerno»): «cuerno en rueda», por su concha enrollada en una espiral suelta que no llega a cerrarse como la de un nautilo actual. *regale*, «real, regio», es el nombre de su especie tipo. Atención con un dato que esta ficha corrige de frente: aunque este libro es el del Silúrico, las fuentes consultadas

sitúan a *Trochoceras* en el Devónico, no en el Silúrico (ver secciones 3 y 21 y la lista de revisión).

2. Clasificación. Molusco cefalópodo nautiloideo: filo Mollusca, clase Cephalopoda, subclase Nautiloidea, orden Nautilida, familia Rutoceratidae. Joachim Barrande lo estableció en 1848, y *Trochoceras regale* Barrande, 1848, es la primera especie listada del género y la que ilustra su ficha en Wikipedia. Pariente cercano: *Ptenoceras*, otro rutocerátido de concha girocona, del que se distingue porque la espiral de *Ptenoceras* es plana y la suya, desplazada.

3. Cuándo vivió. En el Devónico Medio y Tardío, según Wikipedia a partir del *Treatise on Invertebrate Paleontology* (Kummel, 1964). Es decir, aproximadamente entre hace 393 y 359 millones de años, ya en el período siguiente al Silúrico de este libro. Esta es la contradicción principal de la ficha: el catálogo de este libro lo incluía como género «del Silúrico», pero ninguna fuente verificada en esta pasada lo confirma para ese período.

4. Dónde vivió. En los mares que cubrían lo que hoy es Europa central. El ejemplar clásico de la foto procede de Lochkov, en la actual República Checa, territorio que Barrande convirtió en una de las regiones paleontológicas más famosas del mundo con su monumental obra sobre el Paleozoico de Bohemia.

5. Tamaño y peso. Lo que la ciencia aún no sabe con una cifra fiable publicada para el género en las fuentes consultadas: era un nautiloideo pequeño, de concha de pocos centímetros a juzgar por los ejemplares de museo, pero esta ficha no convierte esa impresión en un dato medido. Su peso en vida tampoco está publicado.

6. Anatomía. Su rasgo inconfundible es la concha: un girocono estrecho y liso, enrollado trocoidalmente —como un tornillo de rosca izquierda— y formado por poco más de una sola vuelta, con las vueltas separadas entre sí. La parte tabicada (fragmocono) es de sección ovalada; la cámara de habitación, donde vivía el animal, es cuadrangular y lleva dos pares de prolongaciones en forma de ala, un par junto a la abertura y otro en su base. El sifúnculo, el cordón que atravesaba las cámaras, era ventral y de segmentos fusiformes.

7. Armas y defensas naturales. Como otros nautiloideos, su defensa era la propia concha calcárea, dentro de la cual podía retraer la cabeza y los tentáculos. No se le conocen espinas ni armas especiales; las prolongaciones alares de la cámara de habitación pudieron ayudar a estabilizarlo, aunque su función exacta se debate.

8. Sentidos. Tenía ojos bien desarrollados, como los nautiloideos en general y como su pariente vivo el nautilo, capaces de formar imágenes sencillas, además de tentáculos sensibles al tacto y al gusto químico del agua. El detalle fino de sus sentidos no se conserva en el fósil: más allá de eso, lo que la ciencia aún no sabe.

9. Cómo se movía. Nadaba por propulsión a chorro, expulsando agua por el embudo (hiponomo) situado bajo la cabeza, y regulaba su flotación llenando o vaciando de gas y líquido las cámaras de la concha a través del sifúnculo. Su espiral suelta y desplazada no era la de un nadador rápido: todo apunta a un animal de movimientos lentos cerca del fondo.

10. Dieta y cómo conseguía comida. Por analogía con los nautiloideos y con el nautilo actual, sería un depredador oportunista y carroñero ocasional de pequeños invertebrados del fondo —crustáceos pequeños, trilobites menudos y otros moluscos—, que atrapaba con los tentáculos y procesaba con un pico córneo oculto entre ellos. No hay contenido digestivo fosilizado que lo confirme directamente en este género.

11. Comportamiento. Lo que la ciencia aún no sabe en detalle: no hay rastros ni asociaciones que documenten su conducta. Se infiere una vida solitaria, bentónica o neectobentónica, desplazándose despacio sobre los fondos carbonatados de Bohemia en busca de alimento.

12. Comunicación. Lo que la ciencia aún no sabe; como en el nautilo actual, cualquier interacción sería visual y química, sin sonidos ni señales complejas conocidas.

13. Reproducción y crías. Lo que la ciencia aún no sabe para este género. Por analogía con el nautilo vivo, pondría huevos relativamente grandes en el fondo y las crías nacerían con una conchita ya formada con unas pocas cámaras, sin fase larvaria planctónica larga.

14. Esperanza de vida. Lo que la ciencia aún no sabe; si se parecía al nautilo actual, de vida larga y maduración lenta, podría haber vivido varios años, pero no hay ningún dato medido en sus fósiles.

15. Depredadores, rivales y presas. Sus presas probables eran pequeños invertebrados bentónicos. Sus depredadores en los mares devónicos pudieron ser cefalópodos mayores, euriptéridos tardíos y los primeros peces con mandíbulas, cada vez más diversos en el Devónico. Competía por el alimento con otros nautiloideos giroconos como *Ptenoceras*.

16. Adaptaciones. Su gran experimento evolutivo fue la espiral trocoidal desplazada: una concha compacta, más corta y manejable que los conos rectos de sus antepasados, que protegía el cuerpo sin arrastrar una larga concha recta por el fondo. Las cámaras con gas le daban flotación casi neutra con muy poco gasto de energía.

17. Evolución y parientes vivos. Pertenece a los Nautilida, el grupo del que desciende el nautilo actual, su pariente vivo más cercano en aspecto y modo de vida. Los rutocerátidos fueron una radiación devónica de nautílidos de conchas enrolladas de formas extrañas —espirales sueltas, vueltas desplazadas, prolongaciones alares— que no dejó descendientes directos: el género desapareció sin continuidad.

18. Descubridor del primer fósil. Joachim Barrande, geólogo y paleontólogo que dedicó su vida al Paleozoico de Bohemia, describió el género y *T. regale* en 1848. Sus colecciones, reunidas durante décadas de trabajo de campo en los alrededores de Praga, son todavía hoy la referencia para cientos de géneros paleozoicos.

19. Fósiles famosos y dónde verlos hoy. El ejemplar de *Trochoceras regale* de Lochkov fotografiado en esta ficha se expone en el Museo Nacional de Praga (Národní muzeum), la institución que custodia el grueso de la colección Barrande. Material del género figura también en las colecciones del Museum of Comparative Zoology de Harvard, citado entre las referencias del género.

20. Causa de su desaparición. El género no supera el Devónico. Su final coincide con el deterioro de los mares devónicos que culminó en las crisis del Devónico Tardío, cuando los ecosistemas de plataforma carbonatada de Europa central cambiaron profundamente; la causa concreta para este género, sin embargo, no está documentada: desapareció como parte del recambio general de las faunas de nautiloideos.

21. Debate científico abierto. El debate de esta ficha es de calendario y de catálogo: el género se incluye en un libro del Silúrico, pero la literatura verificada (Wikipedia, Kummel 1964) lo restringe al Devónico Medio–Tardío de Europa central. Hasta que aparezca una cita silúrica primaria y verificable, lo honesto es tratarlo como un género devónico incluido por error o por

extensión en el catálogo silúrico. También se discute su parecido y límite exacto con *Ptenoceras*.

22. Dato curioso. Su concha es una espiral «con truco»: no se enrolla en un plano como la de un caracol o un nautilo, sino desplazándose hacia un lado vuelta a vuelta, como la rosca de un tornillo zurdo. Con poco más de una vuelta, *Trochoceras* es casi el enrollamiento mínimo que un cefalópodo puede tener.