

TOMOGRAFÍA COMPUTARIZADA APLICADA AL ESTUDIO DEL ESQUELETO DE LOS PRIMEROS VERTEBRADOS

Carlos MARTÍNEZ-PÉREZ^{1,2*}

Jinyuan HUANG^{3,4,5}

María Victoria PAREDES¹

José Luis HERRAIZ^{1,6}

Cástor ARMAÑANZAS-ALPUENTE¹

¹ Instituto Cavanilles de Biodiversidad y Biología Evolutiva, Universitat de València, 46980, Valencia, España.

² School of Earth Sciences, University of Bristol, Life Sciences Building, BS8 1TQ, Bristol, United Kingdom.

³ Chengdu Center of China Geological Survey, 610081, Chengdu, China.

⁴ Institute of Geological Survey, China University of Geosciences, 430074, Wuhan, China.

⁵ State Key Laboratory of Palaeobiology and Stratigraphy, Nanjing Institute of Geology and Palaeontology and Center for Excellence in Life and Palaeoenvironment, Chinese Academy of Sciences, 210008, Nanjing, China.

⁶ Institut Valencià de Biodiversitat, Taxonomia i Conservació animal, L'Hort de Feliu, P.O. Box 8460, Alginet, Valencia 46018, España.

*Autor para correspondencia.

Correo electrónico: Carlos.Martinez-Perez@uv.es

RESUMEN: los conodontos son un grupo de vertebrados extintos que poseen unas piezas mineralizadas llamadas elementos conodontales. Aunque son importantes herramientas para datar y correlacionar, su importancia paleobiológica ha sido históricamente descuidada debido a su pequeño tamaño y las técnicas de estudio disponibles. El presente trabajo pretende hacer una revisión actualizada del conocimiento paleobiológico del grupo a la luz del uso de las nuevas técnicas tomográficas.

RESUM: els conodonts són un grup de vertebrats extints que posseeixen unes peces mineralitzades anomenades elements conodontals. Encara que són importants ferramentes per datar i correlacionar, la seua importància paleobiològica ha estat històricament descuidada a causa de la seua tamany i les tècniques d'estudi disponibles. Aquest treball pretén fer una revisió actualitzada del coneixement paleobiològic del grup a la llum de l'ús de les noves tècniques tomogràfiques.

ABSTRACT: conodonts are an extinct group of vertebrates with mineralized pieces called conodontal elements. Despite its usage as important correlation and dating tools, their palaeobiological importance has historically been neglected due to their small size and available study techniques. In this work we make an updated review of the palaeobiological knowledge of the group based on the use of new tomographic techniques.

Palabras clave: Conodontos, tomografía, paleobiología, afinidades biológicas, función.

Paraules clau: Conodonts, tomografia, paleobiologia, afinitats biològiques, funció.

Keywords: Conodonts, tomography, palaeobiology, biological affinities, function.

1. INTRODUCCIÓN

Los vertebrados se caracterizan principalmente por la existencia de un esqueleto interno fuertemente mineralizado que les da soporte y protección a sus órganos. Sin embargo, esta característica conocida por todos es tan solo una de las decenas de sinapomorfías -novedad evolutiva compartida por dos o más taxones- que nos permite tanto definir al grupo como establecer sus relaciones de parentesco con otros miembros. Los vertebrados a su vez se incluyen en el Filum Chordata, el cual queda definido por varias características, siendo algunas de las más primitivas la presencia de una notocorda (precursora de nuestra columna vertebral), hendiduras branquiales, musculatura segmentada, una cola postanal y aletas soportadas por radios (Donoghue y Keating, 2014). Aunque éstas son las características morfológicas más evidentes, en realidad las principales características que definen a los vertebrados están más relacionadas con la aparición de nuevos tejidos y órganos. Estos tejidos tienen su origen en profundos cambios genéticos relacionados con fenómenos de duplicación genética y la aparición de nuevas estirpes celulares derivadas de la cresta neural embrionaria que dieron lugar a numerosos tejidos y órganos exclusivos de los vertebrados como el hueso, la dentina o el esmalte (Donoghue y Purnell, 2005). Es importante destacar que, aunque los tejidos mineralizados son característicos de los vertebrados, los primeros representantes que hacen su aparición en el Cámbrico Inferior hace unos 540 millones de años, carecían de ellos y éstos no aparecen en la evolución del grupo hasta bien entrado el Ordovícico, es decir, casi 100 millones de años después de la aparición del grupo (Smith *et al.*, 1996). Es por ello que el registro fósil de los primeros vertebrados está representado por organismos de cuerpo blando que raramente fosilizan, aspecto que dificulta su estudio.

En este temprano episodio evolutivo de los vertebrados destaca el grupo de los conodontos, cuyas afinidades biológicas, y su inclusión o no en el club de los vertebrados, sigue

en discusión (Turner *et al.*, 2010; Blicek *et al.*, 2010). Los conodontos son un clado de animales extintos descritos por primera vez por el biólogo ruso Heinz Christian Pander en 1856. Se trata de un grupo exclusivamente marino, de rápida evolución y con una amplia distribución temporal, desde el Cámbrico superior hasta su extinción a finales del Triásico (hace aproximadamente 300 millones de años). Al carecer de esqueleto axial, la mayor parte de su registro fósil se caracteriza por una serie de piezas mineralizadas de entre 200 μm y 5 cm de longitud denominadas elementos conodontales (Figura 1). Estos elementos mineralizados están compuestos por francolita (Pietzner *et al.*, 1968), un tipo de apatito “esmalte” que les confiere una gran estabilidad química que favorece su fosilización, así como resistencia a los ataques con ácidos utilizados habitualmente para extraerlos de las rocas carbonáticas. Esta composición similar a la del esmalte del resto de vertebrados, unido a ciertos rasgos anatómicos identificados en los pocos ejemplares con impresiones de tejido blando preservados (Briggs *et al.*, 1983), han sido los criterios esenciales para su inclusión en el grupo de los vertebrados por numerosos autores. Este hecho es de gran importancia ya que, de ser cierto, los conodontos representarían el primer grupo de vertebrados que experimentan con la biomineralización de parte de su esqueleto, en este caso, de estas piezas mineralizadas que forman parte de un complejo aparato bucal para la captación y procesado del alimento (Purnell y von Bitter, 1992). Por lo tanto, su estudio es básico para conocer la evolución de este proceso de biomineralización y la función del primer “esqueleto” en nuestro propio linaje evolutivo.

Más allá de sus importantes aplicaciones para la geología, que resumimos brevemente más adelante, la historia de los conodontos ha estado marcada desde sus inicios por este controvertido debate alrededor de sus afinidades biológicas y la función de sus partes esqueléticas mineralizadas. Tanto es así que, aunque los primeros restos fueron descritos hace más de 150 años como dientes de peces (Pander, 1856), todavía hoy, sus afinidades y aspectos

paleobiológicos siguen siendo el centro de acaloradas discusiones científicas (Turner *et al.*, 2010; Blieck *et al.*, 2010). Esta polémica en parte persiste por varios motivos: (1) la ausencia de representantes actuales o modelos sobre los que comparar al grupo de los conodontos; (2) un registro de partes blandas del grupo insuficiente para describir e interpretar su anatomía; y (3) las limitaciones de las técnicas disponibles para su estudio dado el diminuto tamaño de sus restos (normalmente por debajo del mm). Sobre el primer aspecto no podemos hacer nada, mientras que el segundo dependerá de futuros descubrimientos. Sin embargo, el desarrollo de la tecnología en los últimos años ha hecho que nuevas y potentes herramientas como la tomografía y los análisis biomecánicos computarizados estén permitiendo aportar importante información sobre la arquitectura y composición de este complejo esqueleto conodontal, así como de su posible función e importancia en los ecosistemas marinos pretéritos. En este trabajo pretendemos mostrar un pequeño resumen sobre los últimos avances de los estudios paleobiológicos de conodontos basándonos en la aplicación de estas técnicas computacionales.

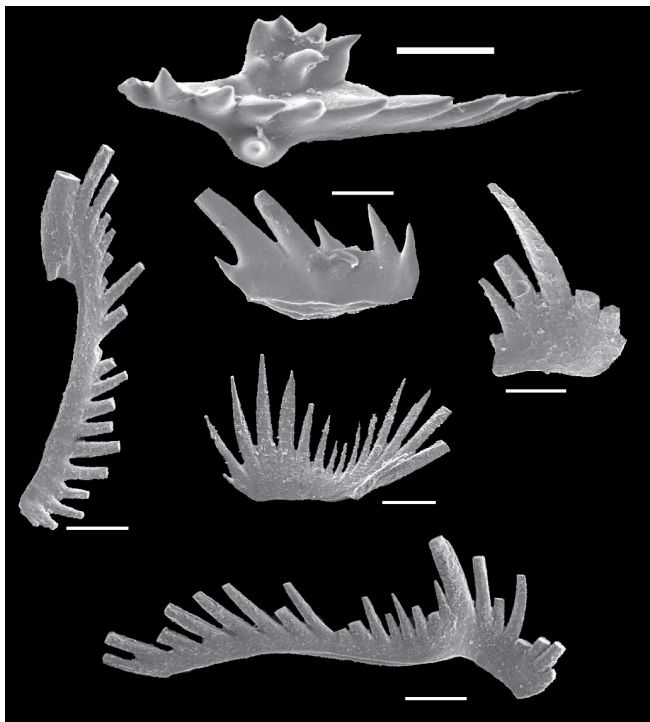


Fig. 1: elementos conodontales aislados que forman parte del aparato de *Pseudofurnishius murcianus* (modificado de Plasencia *et al.*, 2009). Material depositado en el Museo de la Universitat de València de Historia Natural (MGUV). Barra de escala = 50 μ m.

2. IMPORTANCIA Y APLICACIONES DE LOS CONODONTOS

Debido a la naturaleza de su esqueleto, los elementos conodontales poseen una gran facilidad para fosilizar gracias a su resistencia a la diagénesis e incluso al metamorfismo, lo que unido a su fácil extracción de las rocas que los contienen, los ha convertido en importantes herramientas bioestratigráficas, tanto para datación como para correlaciones estratigráficas. Este hecho ha convertido a los conodontos en la base para las biozonaciones y correlaciones regionales y suprarregionales de muchos pisos del Paleozoico y de parte del Mesozoico (Triásico). Además, han demostrado ser unas herramientas de gran utilidad en la industria petrolífera en lo que respecta a la búsqueda de hidrocarburos y recursos naturales, siendo utilizados como indicadores de paleotemperaturas (paleotermómetros) debido a los cambios de color que pueden presentar. Estos cambios de color conforman una escala de valores denominada Índice de Alteración del Color o CAI (por sus siglas en inglés, “*Color Alteration Index*”, Epstein *et al.*, 1977), que básicamente es una escala que correlaciona el color del conodonto con la temperatura máxima que alcanzó la roca en algún momento desde su formación hasta la actualidad, siendo esta coloración predecible e irreversible. Esta característica ha hecho de los conodontos una valiosa herramienta para la geología económica con grandes aplicaciones para la industria.

Esta gran utilidad industrial hizo que las investigaciones sobre conodontos sufrieran un gran impulso durante la primera mitad del S. XX, centrándose éstas en aspectos puramente geológicos y dejando sus aspectos paleobiológicos, como su anatomía, afinidades biológicas, posible función de los elementos conodontales y su importancia en los ecosistemas marinos, como aspectos secundarios de su estudio. Sin embargo, a partir de los descubrimientos de impresiones de tejido blando de algunos conodontos en el Carbonífero de Edimburgo (Figura 2), se produjeron avances importantes no sólo en sus aspectos anatóni-

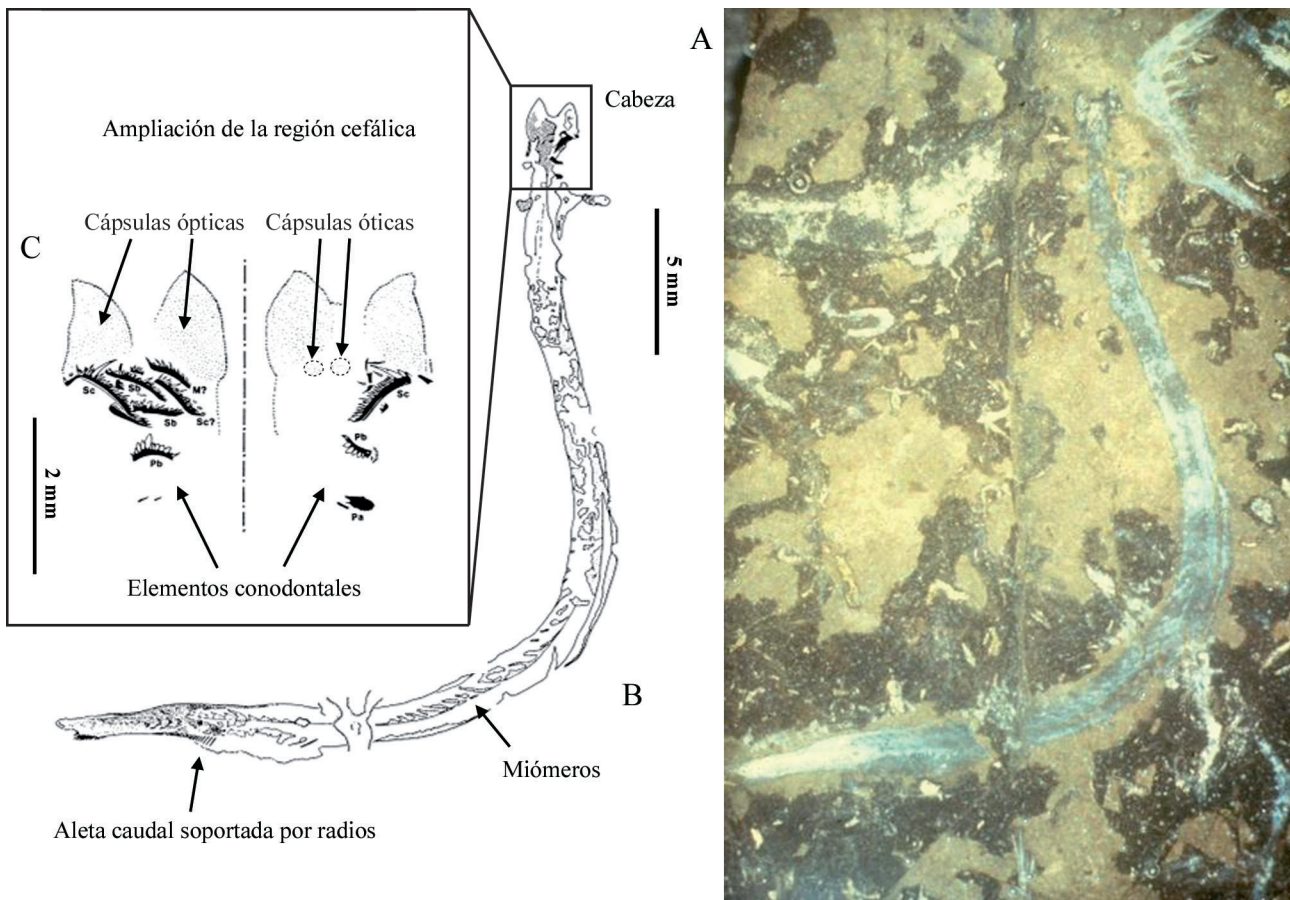


Fig. 2: ejemplar IGSE 13821 *Clydagnathus cavusformis* del Carbonífero Inferior de Edimburgo (Escocia), modificado de Briggs *et al.* (1983). A) ejemplar completo de animal conodonto de morfología anguiliforme; B) Dibujo a cámara clara del mismo ejemplar donde se aprecia la región cefálica con las supuestas cápsulas ópticas, el aparato conodontal, una aleta caudal soportada por radios y parte de la musculatura miomérica; C) Dibujo a cámara clara de la región cefálica aumentada con la posición del aparato conodontal. Tomado de Navas-Parejo y Martínez-Pérez (2017).

cos y en sus afinidades biológicas, sino que además se estableció un marco de comparación para interpretar la posible función de los elementos conodontales (Briggs *et al.*, 1983). A pesar de las dificultades originales para investigar estos aspectos paleobiológicos, el desarrollo y aplicación de las últimas técnicas computacionales al estudio de los conodontos han permitido resolverlas parcialmente, motivo por el que las detallaremos brevemente a lo largo de este trabajo.

3. EL ESQUELETO DE LOS PRIMEROS VERTEBRADOS: EL APARATO CONODONTAL

Hoy en día sabemos con certeza que el “esqueleto” de los conodontos estaba compues-

to por un número variable de elementos de distintas morfologías, dispuestos en la región oral del animal y con una simetría bilateral según el eje rostrocaudal (Figura 3). Esta serie de elementos pertenecientes a un único individuo se denomina Aparato Conodontal. Sin embargo, llegar a esta conclusión costó cerca de un siglo, debido principalmente a que los conodontos aparecen como elementos discretos desarticulados y raramente como asociaciones. Es por ello que el registro fósil conocido de conodontos se describió como un conjunto de taxones distintos, donde cada forma se correspondía con una especie distinta. A pesar de ello, ya desde los inicios de las investigaciones del grupo, Hinde (1879) describió agrupaciones de elementos conodontales con varias formas asociadas, postulando la

idea de que varios tipos morfológicos podían pertenecer a una misma especie. Posteriormente, autores como Schmidt (1934), Scott (1934, 1942) o Du bois (1943) entre otros, encontraron asociaciones naturales de elementos y apuntaron a que el aparato conodontal podría estar compuesto por varios tipos de elementos. Todo esto significaba que los distintos tipos morfológicos, que anteriormente se habían tratado como géneros y especies diferentes, formaban parte del aparato de un mismo individuo. Sin embargo, las propuestas sobre el número de elementos que componían este aparato y su disposición en el animal discrepaban de forma importante. En la actualidad, la gran mayoría de aparatos descritos siguen la propuesta de Sweet (1981), quien consideró tres categorías morfológicas o posiciones principales para el Orden Ozarkodínida (el más abundante y diverso del grupo de los conodontos, así como probablemente el mejor conocido, y por ello normalmente utilizado para ejemplificar la estructura del aparato conodontal, ver Purnell y Donoghue, 1997), a las que denominó P, M y S (Figura 3). La posición P estaría ocupada por elementos pectiniformes o ramiformes muy modificados, de los que pueden aparecer dos tipos en un mismo aparato: P1 y P2. La posición M estaría ocupada por un elemento ramiforme que podía ser dolobrado, bipennado, digirado o coniforme. Finalmente, las posiciones S las ocuparían elementos ramiformes que pueden ser de 4 tipos: S1, S2, S3 y S4, los cuales forman una serie de transición de menor a mayor simetría. Además, como el aparato conodontal es simétrico, cada uno de los tipos estaría ocupado por una pareja de elementos simétricos axialmente, excepto en diversos aparatos donde algunos de los elementos S podían ser únicos (ver una descripción más detallada en Martínez-Pérez *et al.*, 2010; Navas-Parejo y Martínez-Pérez, 2017). No obstante, aunque parece ser que esta estructura básica es muy estable (se preserva en el tiempo y es común a gran parte de los taxones conocidos), el número de estos elementos, su arquitectura (posición dentro del propio aparato) y su forma puede variar considerablemente.

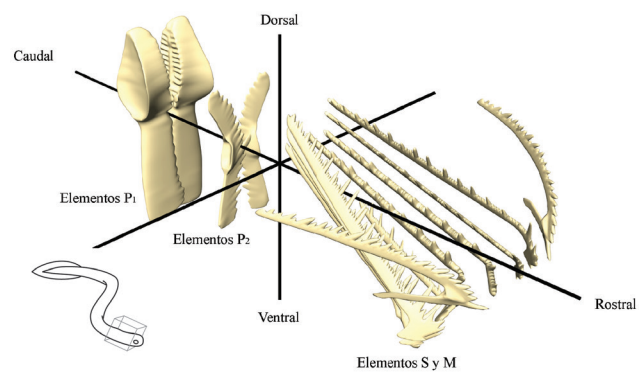


Fig. 3: esquema de la posición relativa de los diferentes elementos que conforman el aparato conodontal en Ozarkodínidos en su posición topológica relativa. Modificado de Martínez-Pérez *et al.* (2010) basado en Purnell *et al.* (2000).

El problema del estudio del registro fósil de los conodontos

Como ya hemos comentado anteriormente, casi cualquier aspecto sobre la biología de los conodontos es controvertido, principalmente debido a la naturaleza de su registro fósil, a la falta de representantes actuales y a su minúsculo tamaño. Esto se traduce en complicaciones para el estudio de su aparato, ya que, tras la muerte y descomposición del animal, los elementos que componen su aparato se desarticulan y mezclan, dificultando conocer el número, tipo y disposición de los diferentes elementos que lo componían. A pesar de ello, en condiciones excepcionales, los elementos que forman parte de un mismo animal pueden fosilizar juntos formando lo que se conoce como agrupaciones naturales (*Bedding Plane Assemblages*) o clústeres (elementos diagenéticamente fusionados). Aunque relativamente raros comparado con el abundante registro fósil de los conodontos, se han descrito clústeres y agrupaciones de diversos taxones desde el Ordovícico al Triásico (ver recopilación en Purnell y Donoghue, 1998). Este tipo de registros son conocidos casi desde el comienzo de los estudios del grupo. No obstante, su preservación, con dos o más elementos fusionados unos encima de otros, im-

pide normalmente visualizar la morfología y disposición de los distintos elementos. Esto, unido al propio sedimento en el que suelen estar embebidos y al minúsculo tamaño de los mismos, tradicionalmente ha dificultado enormemente su estudio, lo que se ha traducido en que no han aportado mucha información al debate sobre la estructura y composición del aparato conodontal. Es aquí donde vuelve a cobrar relevancia la aplicación de los nuevos métodos analíticos y computacionales desarrollados en las últimas décadas, pues estos han abierto la posibilidad de analizar de forma rutinaria este tipo de registro, tanto la composición y estructura del aparato conodontal como el significado funcional de sus elementos. De entre estas nuevas técnicas podemos destacar la tomografía de alta resolución (tomografía de sincrotrón), que ya ha permitido reconstruir tridimensionalmente los aparatos conodontales de varios taxones (Goudemand *et al.*, 2011, 2012; Zhang *et al.* 2017; Huang *et al.*, 2019a, b, c; Suttner *et al.* 2018; Agematsu *et al.*, 2017; Sun *et al.*, 2020, 2021; Murdock y Smith, 2021; Zeng *et al.*, 2021). Además, la generación de modelos tridimensionales derivados de la información tomográfica son básicos para la aplicación de técnicas computacionales biomecánicas como el Análisis de Elementos Finitos o análisis digital de la oclusión, para desentrañar la función y el desarrollo de sus elementos esqueléticos (Jones *et al.*, 2012a, b; Murdock *et al.*, 2013a, b, 2014; Martínez-Pérez *et al.* 2014a, b, 2016); así como para contribuir al estudio histológico de los mismos y ayudar a la comprensión sobre el desarrollo y composición de los tejidos esqueléticos que componen el esqueleto de los conodontos y sus implicaciones para análisis geoquímicos (Murdock *et al.*, 2013b; Mazza y Martínez-Pérez, 2015, 2016; Atakul-Özdemir *et al.*, 2021). Algunos de estos ejemplos los explicaremos a continuación con más detalle.

4. LAS BASES DE LA TOMOGRAFIA COMPUTARIZADA

Dada la fragilidad y valor de la mayoría de los restos de conodontos que tratamos de estu-

diar (clústeres y asociaciones naturales), la aplicación de técnicas tomográficas de alta resolución como el micro CT o *Synchrotron Radiation X-ray Tomographic Microscopy* (SRXTM) se han reafirmado como casi imprescindibles, no sólo para el estudio de los conodontos en particular sino para la paleontología en general. Esta técnica no destructiva permite obtener imágenes 2D de resolución submicrométrica lo que la hace ideal para estudiar internamente sus tejidos, tanto sus patrones como sus modos de crecimiento. Además, estas imágenes 2D son la base para producir modelos 3D que pueden ser disecionados en cualquier dirección, lo que permite su comparación y detallado estudio entre ellos y con otros organismos (Sutton *et al.*, 2014). Debido a que es una técnica no invasiva y a la alta resolución que puede alcanzar, haciendo visibles detalles por debajo de la micra, es una técnica idónea para el estudio de los conodontos, debido al pequeño tamaño de los mismos. El principio básico de las técnicas tomográficas consiste en el uso de rayos X, que tras atravesar el objeto en cuestión son registrados por detectores generando un perfil de intensidades o proyecciones que variará según las características internas de la muestra, atenuando el haz en función de la densidad y del número atómico de cada uno de los materiales que la compongan (Figura 4). El tomógrafo, realiza un alto número de proyecciones, las cuales son analizadas y tratadas con complejos algoritmos que finalizan con la reconstrucción de un tomograma o imagen 2D que representa una sección de la muestra de estudio. Este tomograma no es más que un conjunto de píxeles, en escala de grises, que reflejan la atenuación (absorción) de la materia en cada punto de la muestra, siendo un pixel blanco el resultado de un material muy denso que absorbe el 100% de la energía y no transmite nada, y un pixel negro aquel donde no hay absorción y el detector recibe toda la energía. Si se realiza una secuencia de imágenes, con la ayuda de un software especializado de visualización, no sólo podemos ser capaces de extraer la morfología y modelos 3D de los ejemplares estudiados, sino que nos

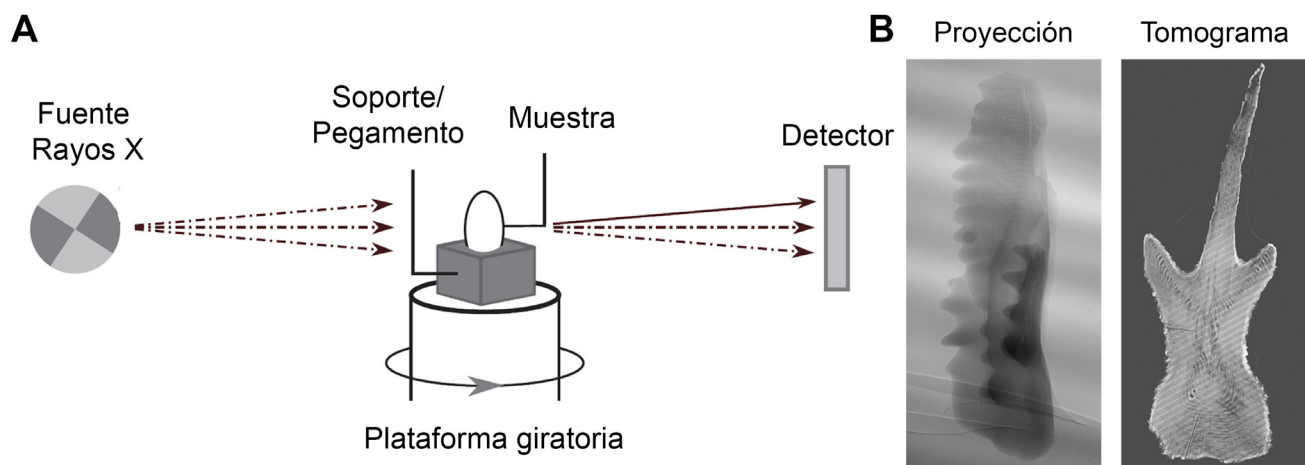


Fig. 4: A) Esquema del funcionamiento de un Tomógrafo; B) Proyección y Tomograma del conodonto *Epigondolella quadrata* del Triásico Superior de Italia. Esquema básico modificado de Sutton et al. (2014).

permite incluso diseccionar internamente los diferentes ejemplares y estructuras (Figura 5). En general, la aplicación de estas técnicas tomográficas permiten abordar problemas como la reconstrucción del aparato conodontal y la generación de modelos 3D de sus elementos, pero además, estos modelos son la base de posteriores análisis histológicos o funcionales, como el Análisis de Elementos Finitos que veremos ejemplificado más adelante.

5. TÉCNICAS COMPUTACIONALES APLICADAS AL ESTUDIO DE LOS CONODONTOS: ALGUNOS EJEMPLOS PRÁCTICOS

Reconstrucción tridimensional del aparato conodontal

Quizás, una de las grandes aportaciones de estas técnicas tomográficas de alta resolución es que en la última década se ha comenzado a aplicar de forma sistemática a la reconstrucción tridimensional de los aparatos conodontales de varios taxones (Goudemand et al., 2011, 2012; Zhang et al., 2017; Huang et al., 2019a, b, c; Suttner et al., 2018; Agematsu et al., 2017; Sun et al., 2020, 2021; Murdock y Smith, 2021; Zeng et al., 2021). La aplicación de esta técnica ha permitido diseccionar estos aparatos y manipularlos en un entorno completamente virtual, pudiendo visualizar

la morfología y variaciones entre los diferentes elementos de una forma sin precedentes (Figura 6), y lo que es más importante, reconstruir su estructura original en 3D. Estos modelos son la base para comprender cómo podría haber funcionado el aparato conodontal, y dar respuesta a las distintas hipótesis funcionales del mismo (ver apartado siguiente). Aun así, esta tarea es muy complicada, ya que ni existen modelos actuales sobre los que basarnos ni hay evidencias de impresiones musculares o tendones para inferir como podrían haber sido los movimientos que podrían haber desarrollado. Por estas razones sólo se ha publicado un trabajo utilizando la tomografía para sugerir un modelo cinético de los elementos (Goudemand et al., 2011), el cual ha sido posteriormente rebatido debido a los problemas que habrían tenido los elementos para moverse (Huang et al., 2019c). En cualquier caso, estos trabajos son cada vez más abundantes, permitiéndonos: (1) corroborar hipótesis previas sobre la composición, número de elementos y morfología de los mismos, viendo que algunos de éstos son muy estables en cuanto al número y posición relativa; (2) utilizarlos para clasificar las especies a nivel de familia o incluso género, a pesar de su variabilidad morfológica; y (3) por primera vez, plantear análisis complejos de los cambios morfológicos de estos elementos en su conjunto en un contexto ontogenético, es

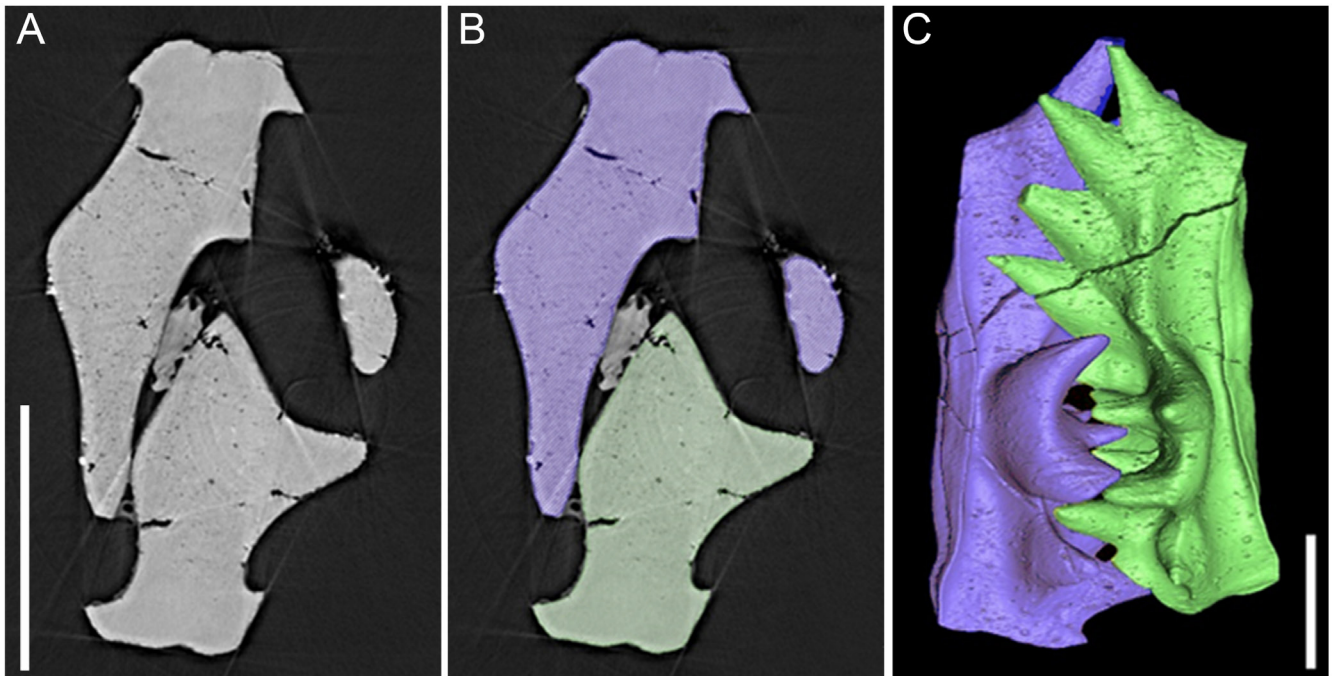


Fig. 5: A) Tomogramas de un clúster del conodonto *Pseudofurnishius* del Triásico Medio de Eslovenia; B) Mismo tomograma segmentado en el programa de visualización 3D Avizo®, asignando diferentes materiales a cada uno de los elementos a reconstruir tridimensionalmente; C) Modelos tridimensionales obtenidos a partir de los 2160 tomogramas segmentados. La barra de escala equivale a 100 μm .

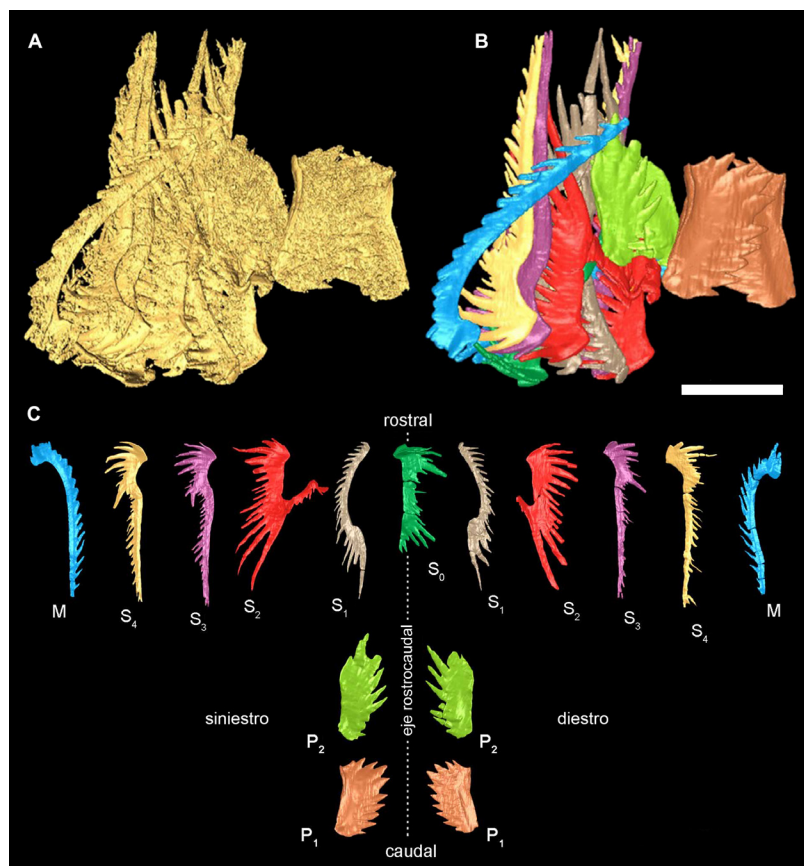


Fig. 6: A) Render de un clúster de *Nicoraella* del Triásico Medio de Luoping (Sur de China); B) Segmentación individual de los diferentes elementos que componen su aparato; C) Elementos conodontales individualizados del clúster anterior mostrando la composición del aparato y la morfología de los diferentes elementos. Modificado de Huang *et al.* (2019b). Barras de escala A y B equivalen a 400 μm ; C no está a escala.

decir, analizar cómo cambia el aparato conodontal a lo largo de la vida del animal. Gracias a la tomografía, el estudio de los aparatos ha abierto un gran número de posibilidades que verán sus frutos en los próximos años, permitiéndonos conocer desde diferentes puntos de vista la importancia del esqueleto de los primeros vertebrados.

Análisis funcional de los elementos conodontales

Aunque hemos visto que actualmente existen modelos contrastados sobre la arquitectura de los aparatos de numerosas especies, los temas relacionados con el funcionamiento de este aparato en vida siguen siendo uno de los grandes debates sobre la paleobiología del grupo. Este aspecto ha sido ampliamente discutido por diversos autores (ver, por ejemplo, Lindström, 1974; Nicoll, 1977, 1985, 1987, 1995; Conway-Morris, 1980; Bengtson, 1983; Purnell y von Bitter, 1992; Purnell, 1993, 1994, 1995; Donoghue y Purnell, 1999a,b; entre otros), existiendo dos interpretaciones principales. Por un lado, están aquellos que defienden la posibilidad de que el aparato conodontal sirviera como estructura de soporte de tejidos ciliados que atraparían y seleccionarían el alimento previo a su ingesta, apoyando la hipótesis que define a los conodontos como organismos suspensívoros o micrófagos filtradores (por ejemplo, Lindström, 1974; Conway-Morris, 1976; Nicoll, 1977, 1985, 1987, 1995; Turner *et al.*, 2010). Sin embargo, la otra interpretación sugeriría que este aparato podría usarse para atrapar y procesar el alimento de forma activa (macrófagos), realizando una función claramente masticadora (ver por ejemplo Purnell y von Bitter, 1992; Purnell, 1993, 1994, 1995; Donoghue y Purnell, 1999a, b). Según esta última propuesta, y atendiendo a la estructura del aparato de los ozarkodínidos, se cree que los elementos situados en una posición anterior (oral), elementos S y M, atraparían activamente la comida (Aldridge *et al.*, 1987; Purnell y Donoghue, 1997). Mientras que los elementos P, situados en una posición más caudal, triturarían y procesarían el alimento antes de ser ingerido.

Aunque existe bastante especulación sobre la función de los diferentes tipos de elementos en el aparato, las diferentes líneas de evidencias más recientes apoyan la idea de que, efectivamente, estos elementos P procesarían activamente el alimento, cortando o triturando pequeñas partículas de alimento. Estas líneas se centran principalmente en estudios de microdesgaste, microestructura, y más recientemente en análisis biomecánicos y de oclusión derivados de modelos tridimensionales obtenidos gracias a la tomografía. De esta manera, a pesar de las dificultades de estudio que ya hemos indicado a lo largo de este trabajo, se abre una vía para analizar cómo pudo ser el funcionamiento de los elementos conodontales y su interacción entre ellos, para poder valorar la eficiencia a la hora de poder procesar partículas de comida. Es así como desde la generación de modelos 3D de los aparatos, diversos trabajos han descrito meticulosamente el ciclo de oclusión entre pares opuestos de elementos P (Jones *et al.*, 2012b; Martínez-Pérez *et al.*, 2014a,b, 2016), demostrando que éste era muy eficiente, controlando el movimiento relativo entre los elementos opuestos (Figura 7). Sin embargo, diversos autores discrepan con esta idea, basándose principalmente en que la forma de crecimiento por acreción externa de nuevas capas de tejido es incompatible con un diente funcional (por ejemplo, Turner *et al.*, 2010; Blicek *et al.*, 2010). La posible solución a este dilema fue propuesta tiempo atrás por Bengtson (1976), quien sugirió la posibilidad de que los elementos conodontales estuvieran cubiertos por tejido blando secretor durante los periodos de reposo, los cuales podrían ser extruidos en el momento de ser usados como dientes (Bengtson, 1976).

Por otro lado, y en un intento de aportar nuevas evidencias para corroborar la hipótesis de la función dental, Donoghue (2001) fue el primero en sugerir que las variaciones en los tejidos en la corona de los conodontos representaban adaptaciones funcionales para disipar el estrés y acomodar mejor la tensión sin llegar al punto de fractura. Este tipo de adaptaciones han sido descritas en diversos grupos

de vertebrados, principalmente mamíferos, mostrándose como importantes adaptaciones que han permitido una gran diversificación de las estrategias tróficas en dichos animales (Rensberger, 1995, 1997; Rensberger y von Koenigswald, 1980; Koenigswald, 1988). Estas sugerencias, de nuevo, han sido recientemente demostradas con ayuda de la tomografía computarizada y el Análisis de Elementos Finitos, una importante herramienta utilizada tradicionalmente en ingeniería para simular el comportamiento mecánico de un objeto sometido a diferentes cargas. La aplicación de esta metodología a los elementos P de la especie *Gnathodus bilineatus* ha permitido, por primera vez, confirmar que las variaciones en la microestructura están directamente relacionadas con adaptaciones funcionales, lo que demuestra una estrecha correlación entre la distribución de tipos microestructurales complejos dentro del conodonto y puntos de

acumulación de estrés después de simular la oclusión de los elementos (Martínez-Pérez *et al.*, 2014a). Además, la utilización de esta técnica también ha demostrado cómo el cambio morfológico en la evolución de algunos grupos de conodontos parece disipar el estrés (Martínez-Pérez *et al.*, 2016), es decir, siguen una tendencia de cambio morfológico relacionado con una mejor acomodación del estrés mecánico, lo que indica una mejora en su adaptación a procesar comida más dura o simplemente mejorar notablemente el procesado del alimento.

Aunque las evidencias se acumulan a favor del uso de los elementos conodontales como “dientes” que procesarían activamente las partículas de comida, como ya hemos comentado, sigue habiendo autores que discrepan sobre ello, y siguen defiendiendo la hipótesis del organismo suspensívoro (Turner *et al.*, 2010; Blicek *et al.*, 2010). Así pues, actualmente am-

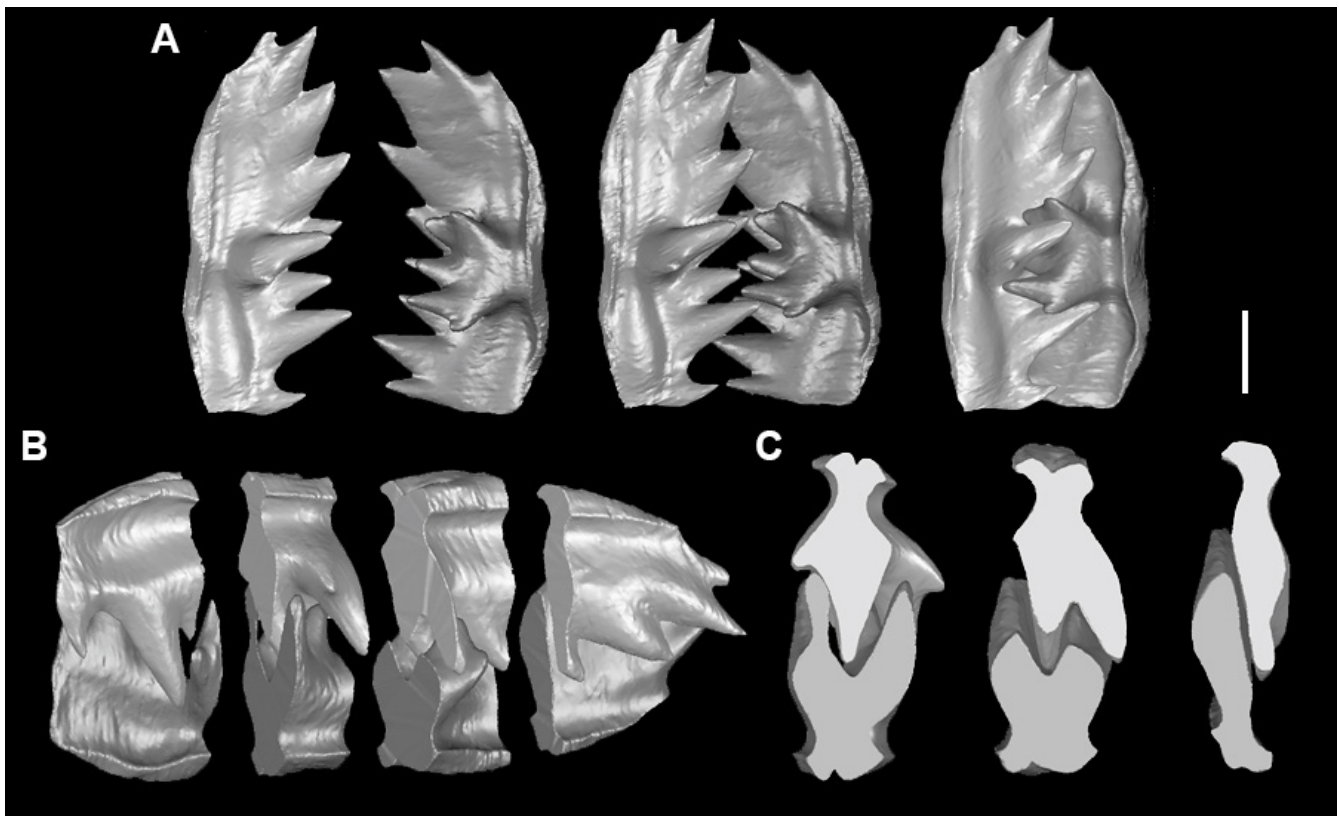


Fig. 7: Render de clúster del taxón *Pseudofurnishius* del Triásico Medio de Eslovenia. A) reconstrucción del ciclo oclusal de cómo sería el movimiento de aproximación entre los elementos opuestos a la hora de procesar el alimento; B) Secciones virtuales de los elementos P en el momento de máxima oclusión; C) Vista de las secciones de B donde se puede ver cómo interactúan las diferentes estructuras optimizando el movimiento entre ambos elementos opuestos. Barra de escala equivale a 100 μ m. Modificado de Martínez-Pérez *et al.* (2014b).

bas hipótesis siguen en discusión, y aunque pueda parecer un aspecto secundario dentro de la paleobiología del grupo, las estrategias tróficas de estos propuestos vertebrados primitivos son fundamentales para comprender adecuadamente el papel de estos organismos dentro de los primeros ecosistemas del pasado, pues es muy diferente si se interpretan como predadores activos en vez de como meros animales suspensívoros y viceversa.

Análisis de la ultraestructura de sus tejidos y su uso para reconstruir climas pasados

Los tejidos mineralizados de los conodontos están compuestos de carbonato de flúorapatito (Pietzner *et al.*, 1968; Sweet, 1988) cuya fórmula general es $\text{Ca}_5\text{Na}_{0.14}(\text{CO}_3)_{0.16}(\text{PO}_4)_{3.01}(\text{H}_2\text{O})_{0.85}\text{F}_{0.73}$, donde el oxígeno y otros elementos como el Ca (o el Sr sustituyendo a este último), están presentes. Este material es uno de los más duros de la naturaleza, diagenéticamente hablando, lo que confiere a los elementos conodontales una gran estabilidad química, preservando su composición original y señales isotópicas en la mayor parte de los casos. Es por ello que, debido a su abundancia en los sedimentos del Paleozoico hasta el Triásico y a su alto potencial para preservar las señales isotópicas primarias en sus tejidos, éstos han sido tradicionalmente objeto de estudio para reconstruir la historia de las paleotemperaturas de los mares pretéritos (ver, por ejemplo, Joachimski *et al.*, 2009). Sin embargo, algu-

nos autores han puesto en duda la utilización de algunos de los tejidos que componen el esqueleto de los conodontos (la llamada materia blanca que se encuentra en la parte interna de muchos conodontos), ya que presenta una abundante porosidad, hecho que en principio podría favorecer su permeabilidad y por tanto intercambios minerales durante los procesos de fosilización. Hasta ahora, dado el pequeño tamaño de estas vacuolas y que las técnicas histológicas (destruictivas) utilizadas impedían conocer la distribución y conectividad real en tres dimensiones, la respuesta a esta pregunta tenía difícil respuesta. Sin embargo, recientemente se ha podido caracterizar estructural y cristalográficamente estos tejidos con ayuda de técnicas nanotomográficas, analizando la naturaleza de esta porosidad y su conectividad (Atakul-Özdemir *et al.*, 2021). Este estudio, realizado mediante el escaneo de conodontos con resoluciones de pocos nanómetros, ha demostrado que esta porosidad no está conectada entre sí ni con el exterior, representando menos del 0.05% del volumen del tejido (Figura 8). Estas evidencias han llevado a estos autores a concluir que los tejidos mineralizados de los conodontos son poco permeables y por lo tanto potencialmente estables químicamente, lo que los hace aptos para análisis geoquímicos con el objetivo principal de reconstruir la historia de la paleotemperatura de los mares pretéritos.

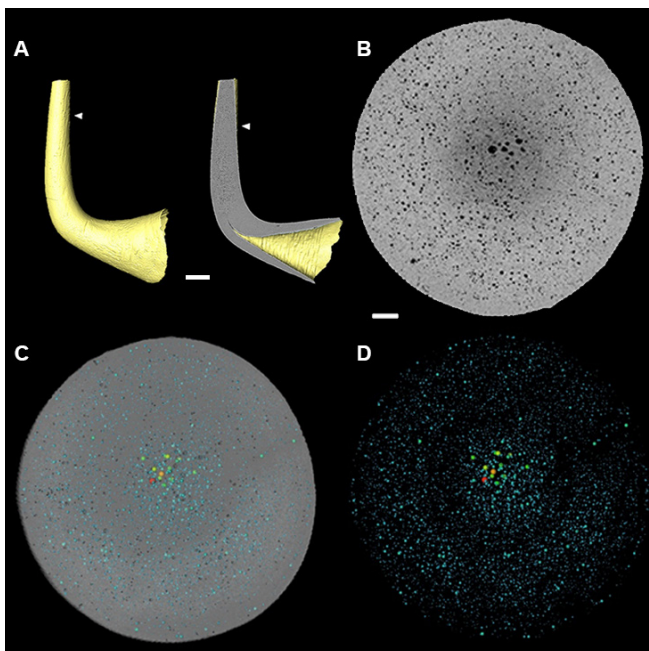


Fig. 8: A) Render de un elemento de *Teridontus nakamurai* del Cámbrico Superior de Australia mostrando su morfología externa y sus características histológicas internas (la flecha indica el lugar del escaneo a alta resolución); B) Escaneo de detalle de alta resolución donde se ve la porosidad del tejido, C y D) Análisis de porosidad, donde se parecía la distribución y tamaño de los poros y que estos no están conectados entre sí ni con el exterior. Barra de escala de A equivalen a 50 μm ; B-D 5 μm . Modificado de Atakul-Özdemir *et al.* (2021).

6. OBSERVACIONES FINALES

El desarrollo de nuevas tecnologías, en especial de la tomografía computarizada, ha abierto un campo de estudio sin precedentes en el mundo de la paleontología en general, y de los conodontos en particular. Esto cobra mayor relevancia si tenemos en cuenta el hecho de que los elementos conodontales representan la primera experimentación de nuestro propio linaje evolutivo con el desarrollo de un esqueleto mineralizado, lo que hace, si cabe, más interesante este tipo de estudios.

Por lo tanto, y aunque estamos al comienzo de una nueva era para los estudios de este enigmático y controvertido grupo de animales, todos los trabajos comentados en esta revisión, entre otros, ya han aportado información muy relevante, y por tanto contribuido significativamente a las discusiones sobre su interpretación biológica y su relevancia en los ecosistemas marinos pretéritos. En consecuencia, el acceso a todas estas nuevas herramientas, unido al abundante registro fósil de los conodontos y a su relevancia como archivos morfológicos y geoquímicos, pueden ayudar a que estos animales sean, por primera vez, reinterpretados en términos de su significado funcional y ecológico, abriéndonos un nuevo escenario para su estudio y permitiéndonos profundizar en la comprensión de la biología de este grupo de vertebrados primitivos.

Por último, destacar que queda mucho por hacer en el estudio de la paleobiología de los conodontos, por lo que es esperable que los nuevos hallazgos y estudios que se produzcan en los próximos años nos ayuden a conocer mejor este enigmático, pero fascinante, grupo de animales.

7. AGRADECIMIENTOS

Queremos agradecer a Ángel Carbonell, Presidente de la Asociación Isurus, su invitación a participar en la revista con este manuscrito. Este trabajo es una contribución al Proyecto PID2020-117373GA-I00 del Ministerio de Ciencia e Innovación. MVP es beneficiaria de un contrato predoctoral "Atracció de Talent" de la Universitat de València.

8. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

AGEMATSU, S., UESUGI, K., SANO, H. Y SASHIDA, K. (2017). *Reconstruction of the multielement apparatus of the earliest Triassic conodont, Hindeodus parvus, using synchrotron radiation X-ray micro-tomography*. Journal of Paleontology, 91 (6): 1220-1227.

ALDRIDGE, R.J., SMITH, M.P., NORBY, R.D. Y BRIGGS, D.E.G. (1987). *The architecture and function of Carboniferous polygnathacean conodont apparatuses*. En: Aldridge, R.J. (ed.), *Paleobiology of Conodonts*. British Micropaleontological Society series, Chichester, Sussex, Ellis Horwood: 63-75.

ATAKUL-ÖZDEMİR, A., WARREN, X., MARTIN, P. G., GUIZAR-SICAÍROS, M., HOLLER, M., MARONE, F., MARTÍNEZ-PÉREZ, C. Y DONOGHUE, P.C.J. (2021). *X-ray nanotomography and electron backscatter diffraction demonstrate the crystalline, heterogeneous and impermeable nature of conodont white matter*. Royal Society Open Science, 8 (8): 202013.

BENGTSON, S. (1976). *The structure of some Middle Cambrian conodonts, and the early evolution of conodont structure and function*. Lethaia, 9: 185-206.

BENGTSON, S. (1983). *A Functional model for the Conodont Apparatus*. Lethaia, 16 (1): 38.

BLIECK, A., TURNER, S., BURROW, C.J., SCHULTZE, H.P., REXROAD, C.B., BULTYNCK, P. Y NOWLAN, G.S. (2010) *Fossils, histology, and phylogeny: Why conodonts are not vertebrates*. Episodes, 33 (4): 234-241.

BRIGGS, D.E.G., CLARKSON, E.N.K. Y ALDRIDGE, R.J. (1983). *The conodont animal*. Lethaia, 16: 1-14.

CONWAY-MORRIS, S. (1976). *A new Cambrian lophophorate from the Burgess Shale of British Columbia*. Palaeontology, 19: 199-222.

- CONWAY-MORRIS, S. (1980). *Conodont function: fallacies of the tooth model*. *Lethaia*, 13: 107-108.
- DONOGHUE, P.C.J. Y PURNELL, M.A. (1999a). *Growth, function, and the conodont fossil record*. *Geology*, 27 (3): 251-254.
- DONOGHUE, P.C.J. Y PURNELL, M.A. (1999b). *Mammal-like occlusion in conodonts*. *Paleobiology*, 25 (1): 58-74.
- DONOGHUE, P.C.J. (2001). *Conodonts meet cladistics: recovering, relationships and assessing the completeness of the conodont fossil record*. *Paleontology*, 44 (1): 65-93.
- DONOGHUE, P.C.J. Y PURNELL, M.A. (2005). *Genome duplication, extinction and vertebrate evolution*. *Trends in ecology y Evolution*, 20 (6): 312-319.
- DONOGHUE, P.C.J. Y KEATING, J. N. (2014). *Early vertebrate evolution*. *Palaeontology*, 57 (5): 879-893.
- DU BOIS, E.P. (1943). *Evidence on the nature of conodonts*. *Journal of Paleontology*, 17: 155-159.
- EPSTEIN, A.C., EPSTEIN, J.B. Y HARRIS, L.D. (1977). *Conodont color alteration: an index to organic metamorphism*. U.S. Geological Survey Professional Paper: 1-27.
- GOUDEMANT, N., ORCHARD, M.J., URDY, S., BUCHER, H. Y TAFFOREAU, P. (2011). *Synchrotron-aided reconstruction of the conodont feeding apparatus and implications for the mouth of the first vertebrates*. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108 (21): 8720-8724.
- GOUDEMANT, N., ORCHARD, M.J., TAFFOREAU, P., URDY, S., BRUEHWILER, T., BRAYARD, A., GALFETTI, T. Y BUCHER, H. (2012). *Early Triassic conodont clusters from South China: revision of the architecture of the 15 element apparatuses of the superfamily Gondolelloidea*. *Palaeontology*, 55 (5): 1021-1034.
- HINDE, G.J. (1879). *On conodonts from the Chazy and Cincinnati Group of the Cambro-Silurian, and from the Hamilton and Genesee-Shale division of the Devonian, in Canada and the United States*. *Geological Society of London, Quarterly Journal*, 35: 351-369.
- HUANG, J., HU, S., ZHANG, Q., DONOGHUE, P.C., BENTON, M.J., ZHOU, C., MARTÍNEZ-PÉREZ, C., WEN, W., XIE, T., CHEN, Z.Q., LUO, M., YAO, H. Y ZHANG, K. (2019a). *Gondolelloid multielement conodont apparatus (Nicoraella) from the Middle Triassic of Yunnan Province, southwestern China*. *Palaeogeography, palaeoclimatology, palaeoecology*, 522: 98-110.
- HUANG, J.Y., MARTÍNEZ-PÉREZ, C., HU, S.X., DONOGHUE, P.C., ZHANG, Q.Y., ZHOU, C.Y., WEN, W., BENTON M.J., LUO, M., YOU, G.Z. Y ZHANG, K.X. (2019b). *Middle Triassic conodont apparatus architecture revealed by synchrotron X-ray microtomography*. *Palaeoworld*, 28 (4): 429-440.
- HUANG, J., MARTÍNEZ-PÉREZ, C., HU, S., ZHANG, Q., ZHANG, K., ZHOU, C., WEN, W., XIE, T., BENTON, M.J., CHEN, Z.Q., LUO, M. Y DONOGHUE, P.C. (2019c). *Apparatus architecture of the conodont Nicoraella kockelli (Gondolelloidea, Prioniodinina) constrains functional interpretations*. *Palaeontology*, 62 (5): 823-835.
- JOACHIMSKI, M.M., BREISIG, S., BUGGISCH, W., TALENT, J.A., MAWSON, R., GEREKE, M., MORROW, J.R., DAY, J. Y WEDDIGE, K. (2009). *Devonian climate and reef evolution: insights from oxygen isotopes in apatite*. *Earth and Planetary Science Letters*, 284: 3-4.
- JONES, D., EVANS, A.R., RAYFIELD, E.J., SIU, KK. Y DONOGHUE, P.C.J. (2012a). *Testing microstructural adaptation in the earliest dental tools*. *Biology Letters*, 8 (6): 952-955.

- JONES, D., EVANS, A.R., SIU, K.K.W., RAYFIELD, E.J. Y DONOGHUE, P.C.J. (2012b). *The sharpest tools in the box? Quantitative analysis of conodont element functional morphology*. Proceedings of the Royal Society of London B, 279: 2849–2854.
- KOENIGSWALD, VON W. (1988) *Enamel modification in enlarged front teeth among mammals and the various possible reinforcements of the enamel*. En: Russell, D.E., Sigogneau-Russell, D. (eds.), *Teeth Revisited*. Paris, Mémoires du muséum national d'histoire naturelle, série C, 53: 148–165.
- LINDSTRÖM, M. (1974). *The conodont apparatuses as a food gathering mechanism*. Paleontology, 17: 729-744.
- MARTÍNEZ-PÉREZ, C.M., PLASENCIA, P. Y BOTELLA, H. (2010). *Paleontología de conodontos: una revisión histórica*. Cidaris, (30): 179-186.
- MARTÍNEZ-PÉREZ, C., RAYFIELD, E.J., PURNELL, M.A. Y DONOGHUE, P.C.J. (2014a). *Finite element, occlusal, microwear and microstructural analyses indicate that conodont microstructure is adapted to dental function*. Palaeontology, 57 (5): 1059-1066.
- MARTÍNEZ-PÉREZ, C., PLASENCIA, P., JONES, D., KOLAR-JURKOVŠEK, T., SHA, J., BOTELLA, H. Y DONOGHUE, P.C.J. (2014b). *There is no general model for occlusal kinematics in conodonts*. Lethaia, 47 (4): 547-555.
- MARTÍNEZ-PÉREZ, C., RAYFIELD, E.J., BOTELLA, H. Y DONOGHUE, P.C.J. (2016). *Translating taxonomy into the evolution of conodont feeding ecology*. Geology, 44(4), 247-250.
- MAZZA, M. Y MARTÍNEZ-PÉREZ, C. (2015). *Unravelling conodont (Conodontia) ontogenetic processes in the Late Triassic through growth series reconstructions and X-ray microtomography*. Bollettino della Società Paleontologica Italiana, 54 (3): 161-186.
- MAZZA, M. Y MARTÍNEZ-PÉREZ, C. (2016). *Evolutionary convergence in conodonts revealed by synchrotron-based tomographic microscopy*. Palaeontologia Electronica, 19 (3): 52A.
- MURDOCK, D.J., SANSOM, I.J. Y DONOGHUE, P.C.J. (2013a). *Cutting the first 'teeth': a new approach to functional analysis of conodont elements*. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 280 (1768): 20131524.
- MURDOCK, D.J., DONG, X.P., REPETSKI, J.E., MARONE, F., STAMPANONI, M. Y DONOGHUE, P.C.J. (2013b). *The origin of conodonts and of vertebrate mineralized skeletons*. Nature, 502 (7472): 546-549.
- MURDOCK, D.J., RAYFIELD, E.J. Y DONOGHUE, P.C.J. (2014). *Functional adaptation underpinned the evolutionary assembly of the earliest vertebrate skeleton*. Evolution y development, 16 (6): 354-361.
- MURDOCK, D.J. Y SMITH, M.P. (2021). *Panderodus from the Waukesha Lagerstätte of Wisconsin, USA: a primitive macrophagous vertebrate predator*. Papers in Palaeontology, 7 (4): 1977-1993.
- NAVAS-PAREJO, P. Y MARTÍNEZ-PÉREZ C. (2017). *Paleobiología de Conodontos: anatomía, función y afinidades biológicas*. En: Paleobiología: Interpretando procesos de la vida pasada. (Coord. Sergio R.S. Cevalos-Ferriz & Alma Rosa Huerta Vergara). pp. 249-272 Universidad Autónoma de México, Facultad de Ciencias: Dirección General de Publicaciones y Fomento Editorial. ISBN 978-607-02-9343-6
- NICOLL, R.S. (1977). *Conodont apparatuses in an Upper Devonian palaeoniscoid fish from the Canning Basin, Western Australia*. Bureau of Mineral Resources Journal of Australian Geology and Geophysics, 2: 217-228.
- NICOLL, R.S. (1985). *Multielement composition of the conodont species Polygnathus*

- xylus xylus Stauffer, 1940 and Ozarkodina brevis (Bischoff y Ziegler, 1957) from the Upper Devonian of the Canning Basin, Western Australia. Bureau of Mineral Resources Journal of Australian Geology and Geophysics: 9, 133-147.
- NICOLL R.S. (1987). *Form and Function of the Pa element in the conodont animal*. En: Aldridge, R.J. (ed.), *Paleobiology of Conodonts*. British Micropaleontological Society series, Chichester, Sussex, Ellis Horwood: 77-90.
- NICOLL, R.S. (1995). *Conodont element morphology, apparatus reconstructions and element function: A new interpretation of conodont biology and taxonomic implications*. Courier Forschungsinstitut Senckenberg, 182: 247-262.
- PANDER, C.H. (1856). *Monography der fossilen Fische des Silurischen Systems der Russisch-Baltischen Gouvernements*. Akademie der Wissenschaften St. Petersburg: 91pp.
- PIETZNER, H., VAHL, J., WERNER, H. Y ZIEGLER, W. (1968). *Zur chemischen Zusammensetzung und Mikromorphologie der Conodonten*: Paleontographica, 128: 115-152.
- PLASENCIA, P. (2009). *Bioestratigrafía y paleobiología de conodontos del triásico medio del sector oriental de la Península Ibérica*. Universitat de València.
- PURNELL, M.A. Y VON BITTER, P.H. (1992). *Blade-shaped conodont elements functioned as cutting teeth*. Nature, 359: 629-630.
- PURNELL, M.A. (1993). *Feeding mechanisms of conodonts and the function of the earliest vertebrate hard tissue*. Geology, 21: 375-377.
- PURNELL, M.A. (1994). *Skeletal ontogeny and feeding mechanisms in conodonts*. Lethaia, 27: 129-138.
- PURNELL, M.A. (1995). *Microwear on conodont elements and macrophagy in the first vertebrates*. Nature, 374: 798-800.
- PURNELL, M.A. Y DONOGHUE, P.C.J. (1997). *Architecture and functional morphology of the skeletal apparatus of ozarkodinid conodonts*. Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B, 352: 1545-1564.
- PURNELL, M.A. Y DONOGHUE, P.C.J. (1998). *Skeletal architecture, homologies and taphonomy of ozarkodinid conodonts*. Palaeontology, 41 (1): 57-102.
- RENSBERGER, J.M. Y VON KOENIGSWALD, W. (1980). *Functional and phylogenetic interpretation of enamel microstructure in rhinoceroses*. Paleobiology, 6: 477-495.
- RENSBERGER, J.M. (1995). *Determination of stresses in mammalian dental enamel and their relevance to the interpretation of feeding behaviours in extinct taxa*. En: Thomason, J. (ed.), *Functional Morphology in Vertebrate Paleontology*. Cambridge, Cambridge University Press: 151-172.
- RENSBERGER, J.M. (1997). *Mechanical adaptations in enamel*. En: Koenigswald, W.V., Sander, P.M., *Tooth enamel microstructure*. Rotterdam, A.A. Baslkema: 237-257.
- SCHMIDT, H. (1934). *Conodonten-Funde in ursprunglichem Zusammenhang*. Paläontologische Zeitschrift, 16: 76-85.
- SCOTT, H.W. (1934). *The zoological relationships of the conodonts*. Journal of Paleontology, 8: 448-455.
- SCOTT, H.W. (1942). *Conodont assemblages from the Heath Shale Formation, Montana*. Journal of Paleontology, 16: 293-300.
- SMITH, M.M., SANSOM, I.J. Y SMITH, M.P. (1996). *Vertebrate mineralized tissues*. Modern Geology, 20: 303-319.

- SUN, Z., LIU, S., JI, C., JIANG, D. Y ZHOU, M. (2020). *Synchrotron-aided reconstruction of the prioniodinin multielement conodont apparatus (Hadrodontina) from the Lower Triassic of China*. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 560: 109913.
- SUN, Z., LIU, S., JI, C., JIANG, D. Y ZHOU, M. (2021). *Gondolelloid multielement conodont apparatus (Scythogondolella) from the Lower Triassic of Jiangsu, East China, revealed by high-resolution X-ray microtomography*. *Palaeoworld*, 30 (2): 286-295.
- SUTTNER, T.J., KIDO, E. Y BRIGUGLIO, A. (2018). *A new icriodontid conodont cluster with specific mesowear supports an alternative apparatus motion model for Icriodontidae*. *Journal of Systematic Palaeontology*, 16 (11): 909-926. PONER 2018 EN LUGAR DE 2017.
- SUTTON, M., RAHMAN, I., & GARWOOD, R. (2013). *Techniques for virtual palaeontology*. John Wiley & Sons.
- SWEET, W.C. (1981). *Glossary of morphological and structural terms for conodont elements and apparatuses*. En: Moore, R.C. (ed), *Treatise on Invertebrate Paleontology, Part W, Miscellanea Supplement 2, Conodonta*. Geological Society of America: 60-67.
- SWEET, W.C. (1988). *The Conodonta: Morphology, Taxonomy, Paleocology, and evolutionary history of a long-extinct animal phylum*. New York, Oxford, Clarendon Press, Oxford Monographs on Geology and Geophysics, 10: 212 pp.
- TURNER, S., BURROW, C.J., SCHULTZE, H.P., BLIECK, A., REIF, W.E., REXROAD, C.B., BULTYNCK, P. Y NOWLAN, G.S. (2010). *False teeth: conodont-vertebrate phylogenetic relationships revisited*. *Geodiversitas*, 32 (4): 545-594.
- ZENG, W., PURNELL, M.A., JIANG, H. Y ZHANG, M. (2021). *Late Triassic (Norian) Conodont Apparatuses Revealed by Conodont Clusters from Yunnan Province, Southwestern China*. *Journal of Earth Science*, 32 (3): 709-724.
- ZHANG, M., JIANG, H., PURNELL, M.A. Y LAI, X. (2017). *Testing hypotheses of element loss and instability in the apparatus composition of complex conodonts: articulated skeletons of Hindeodus*. *Palaeontology*, 60 (4): 595-608.

www.paleoisurus.com

asociacion@paleoisurus.com

