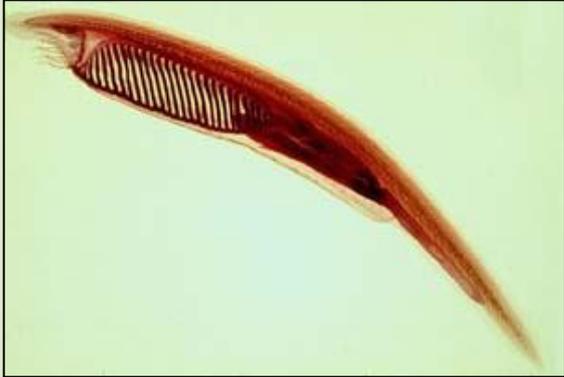
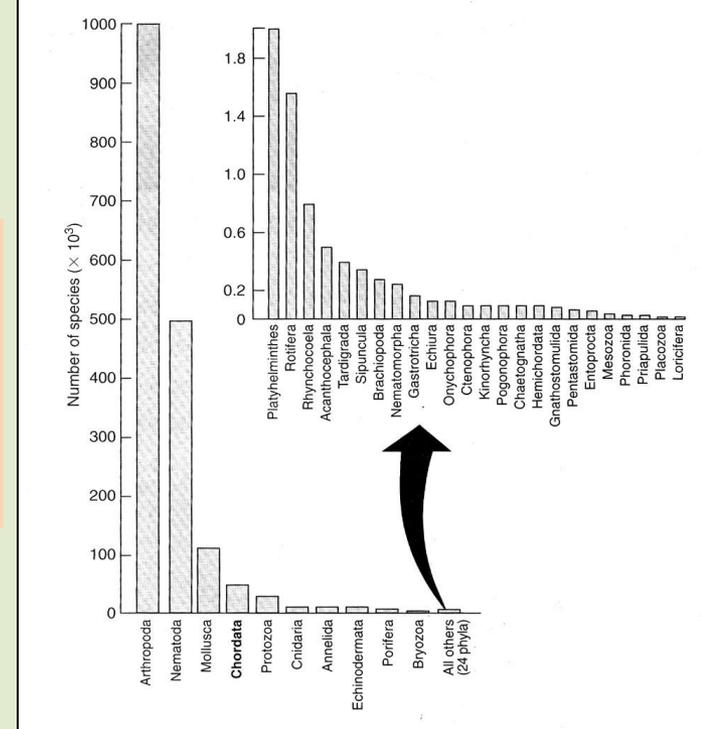


# Vertebrados 2023

## Origen y Evolución de los Cordados



- Diversidad morfológica, comportamental y ecológica.
- 50000 especies vivientes descritas (1/10 de las extintas).
- Máximo en el Plioceno y el Pleistoceno, desde entonces declive.

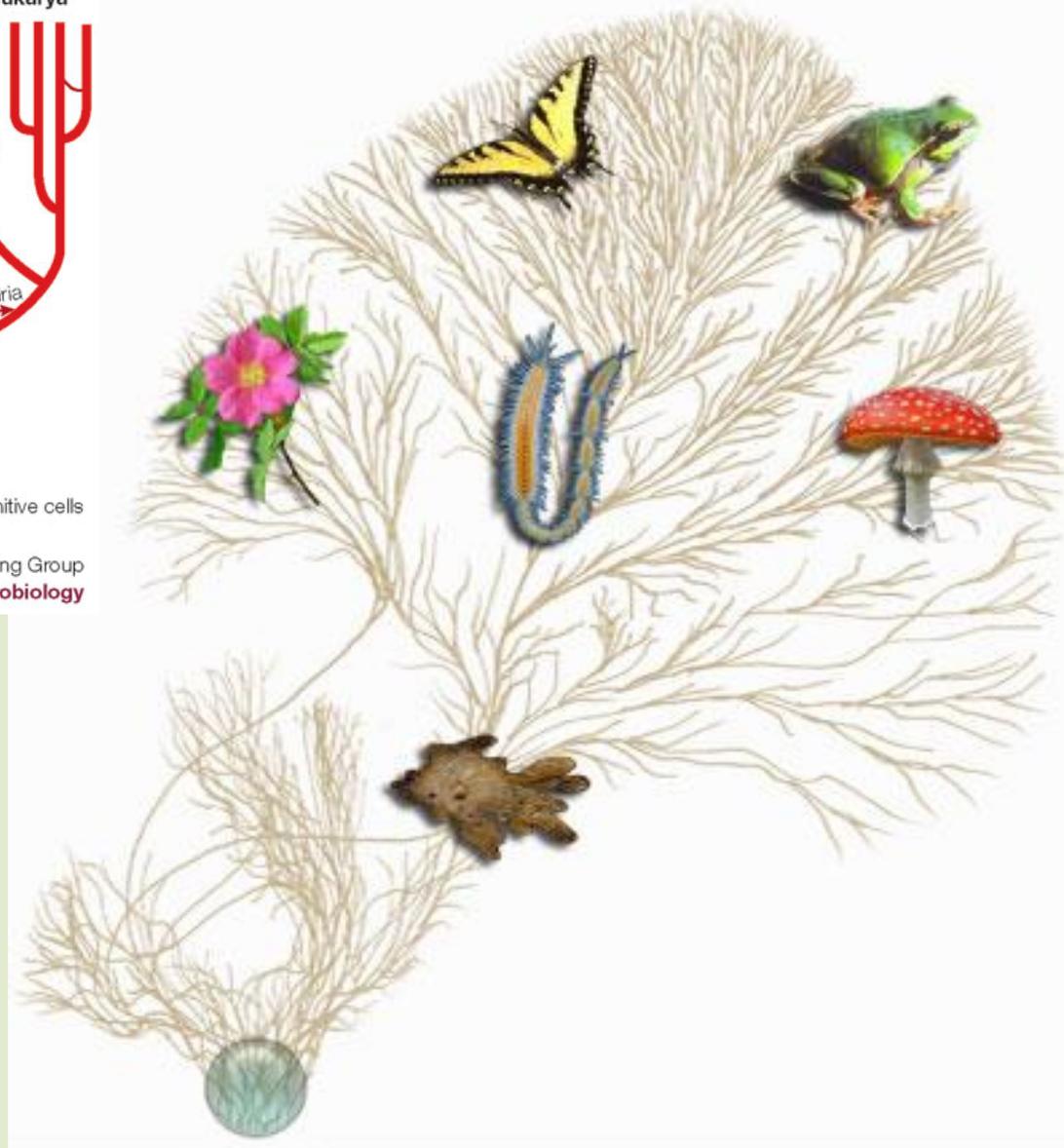
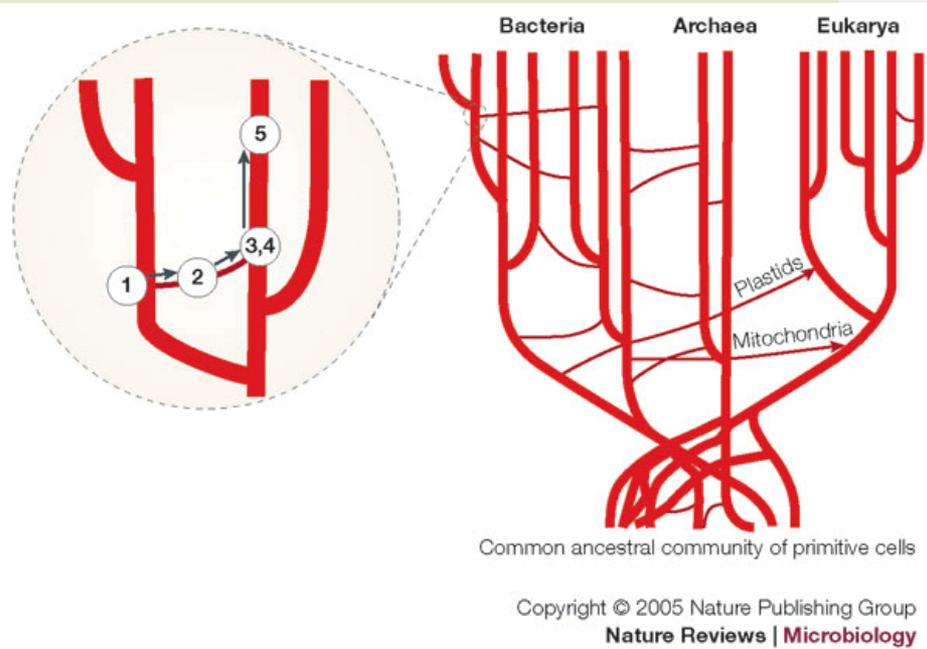


Dos procesos son particularmente relevantes en el éxito evolutivo de los cordados:

- la formación del plan corporal de los cordados
- el origen de los caracteres de los vertebrados

Estudios comparativos del genoma ha revelado el papel significativo de la duplicación de genes, incluidas la duplicación completa del genoma, la cual da origen a la expansión de las diferentes familias de genes.

**En el principio**



# El árbol de la vida

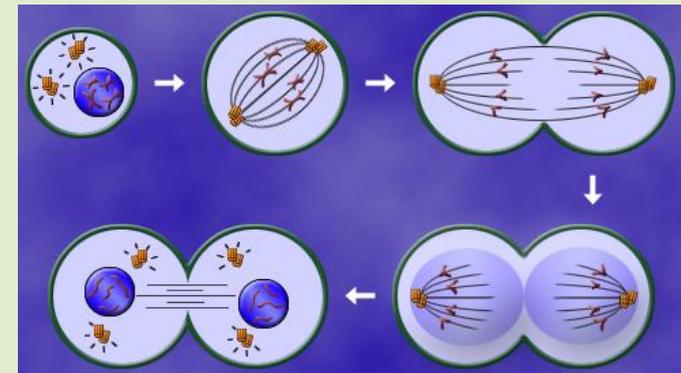
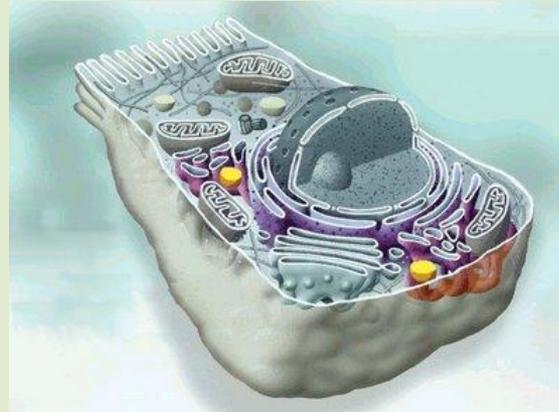
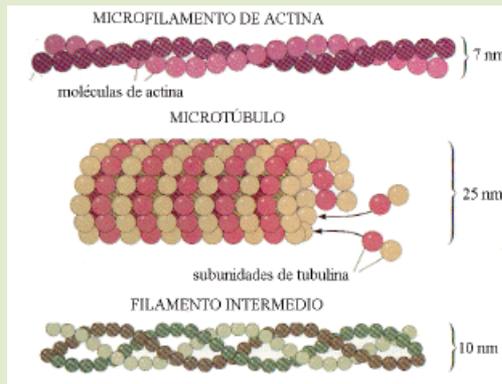
Al menos 7 eventos de transferencia horizontal (Ciccarelli et al. 2006)

# Eucariotas

**Citoesqueleto:** microtúbulos de Tubulina y microfilamentos de actina. Ancestralmente incluyendo extensiones móviles, los flagelos o cilias, que contienen un axonema de 9 dobletes microtubulraes perisféricos y 2 dos microtubulos centrales.

Sistema de **endomembranas** que consisten de retículo endoplasmico, cuerpos de Golgi, vacuolas, lysosomas, peroxisomas y cubierta nuclear.

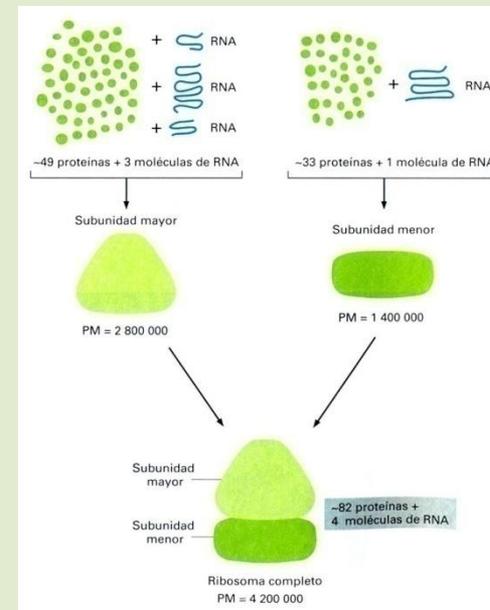
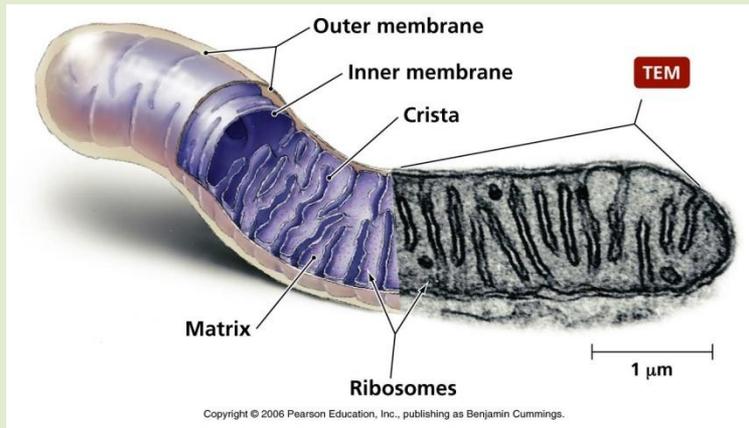
Genoma primario de cada célula consistente de múltiples cromosomas lineales contenido en un nucleo rodeado de membrana. Luego de la replicación del genoma los cromosomas se segregan por el proceso de **mitosis**.



# Eucariotas

**Mitocondrias**, organelos con diversas funciones, generalmente respiración aerobia, síntesis y breakdown de pequeñas moléculas como los lípidos y los aminoácidos. Las mitocondrias están rodeadas por dos membranas y usualmente contienen un pequeño genoma. Descendientes de un endosimbionte alpha-proteobacterial.

Maquinaria de traducción en la forma de ribosomas 80S, cada uno con cuatro moléculas de ARN y muchas proteínas, particionado en dos subunidades (40S) y (60S).



# Eucariotas

## Reproducción sexual

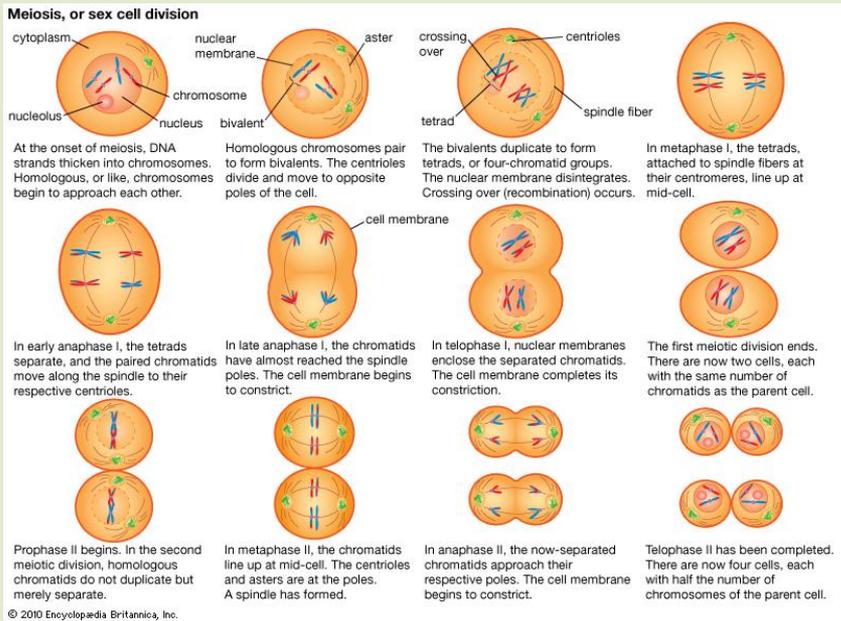


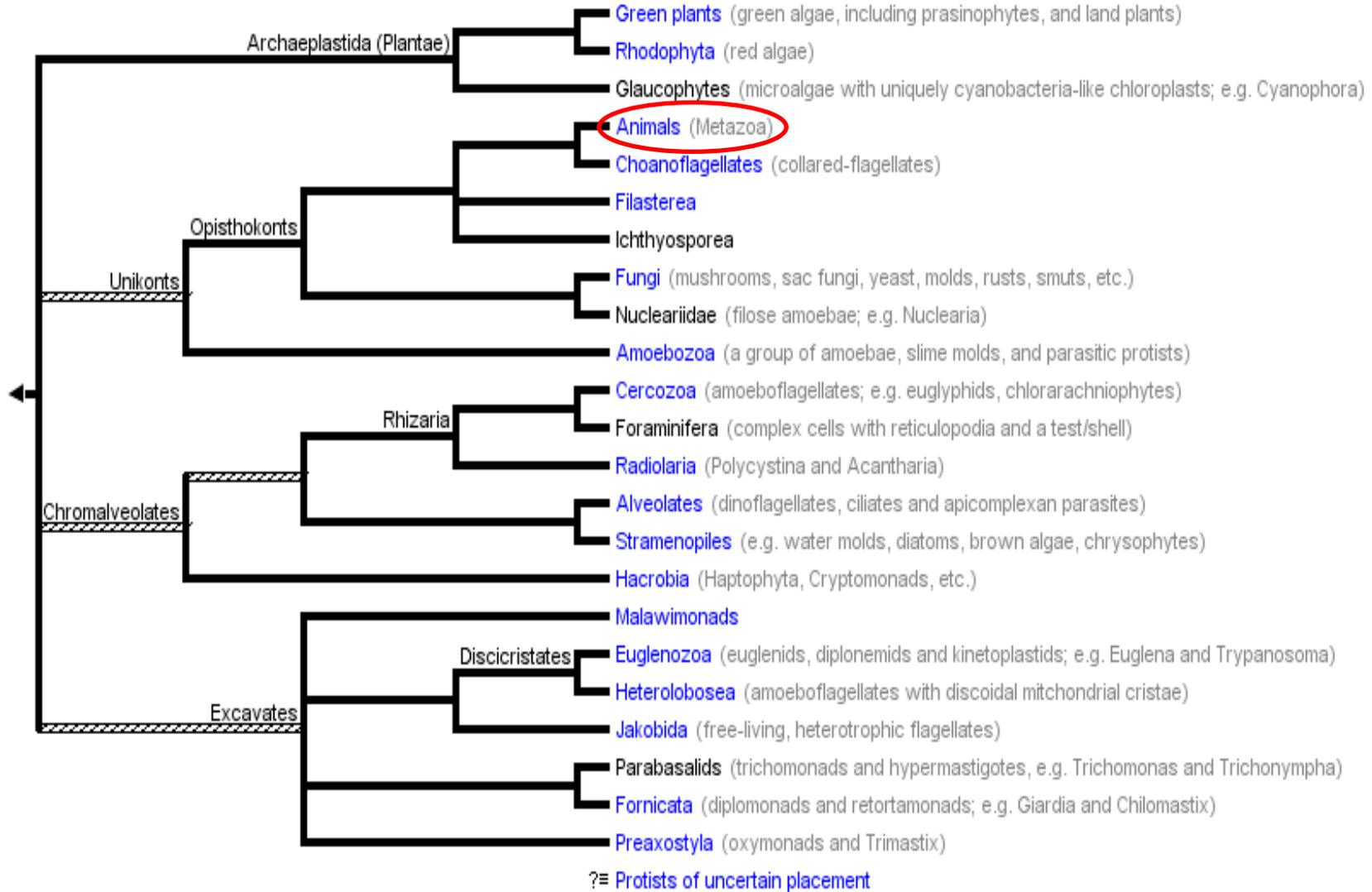
**Fecundación:** fusión de dos células sexualmente diferentes y de su núcleo

**Sexo:** diferenciación bipolar la cual condiciona la fertilización

Entonces la Reproducción Sexual involucra la combinación secundaria de la fecundación y la reproducción. O la bipolaridad conectada por la fecundación.

La fusión de células requiere luego un mecanismo que corrija la duplicación del material genético: **Meiosis**





## Metazoarios (34-37 phyla):

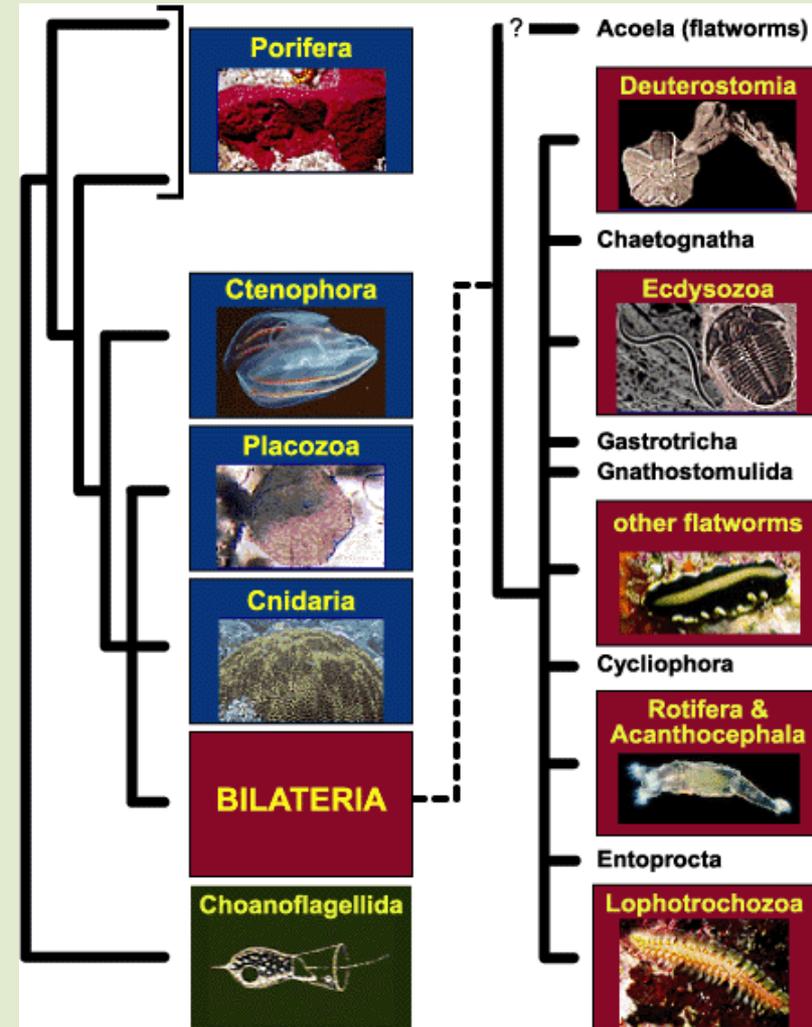
- Matriz extracelular compuesta de colágeno, proteoglicanos, glicoproteínas adhesivas e integrina (todos componentes estructurales entre las células).

Las propiedades mecánicas de estas moléculas son extremadamente importantes: pueden mineralizarse para formar huesos, conchas o espículas.

- Proteína Kinasa para la señalización celular.

- Uso de RFamide y la acetilcolina como neurotransmisores.

- Varias características de la gametogénesis.



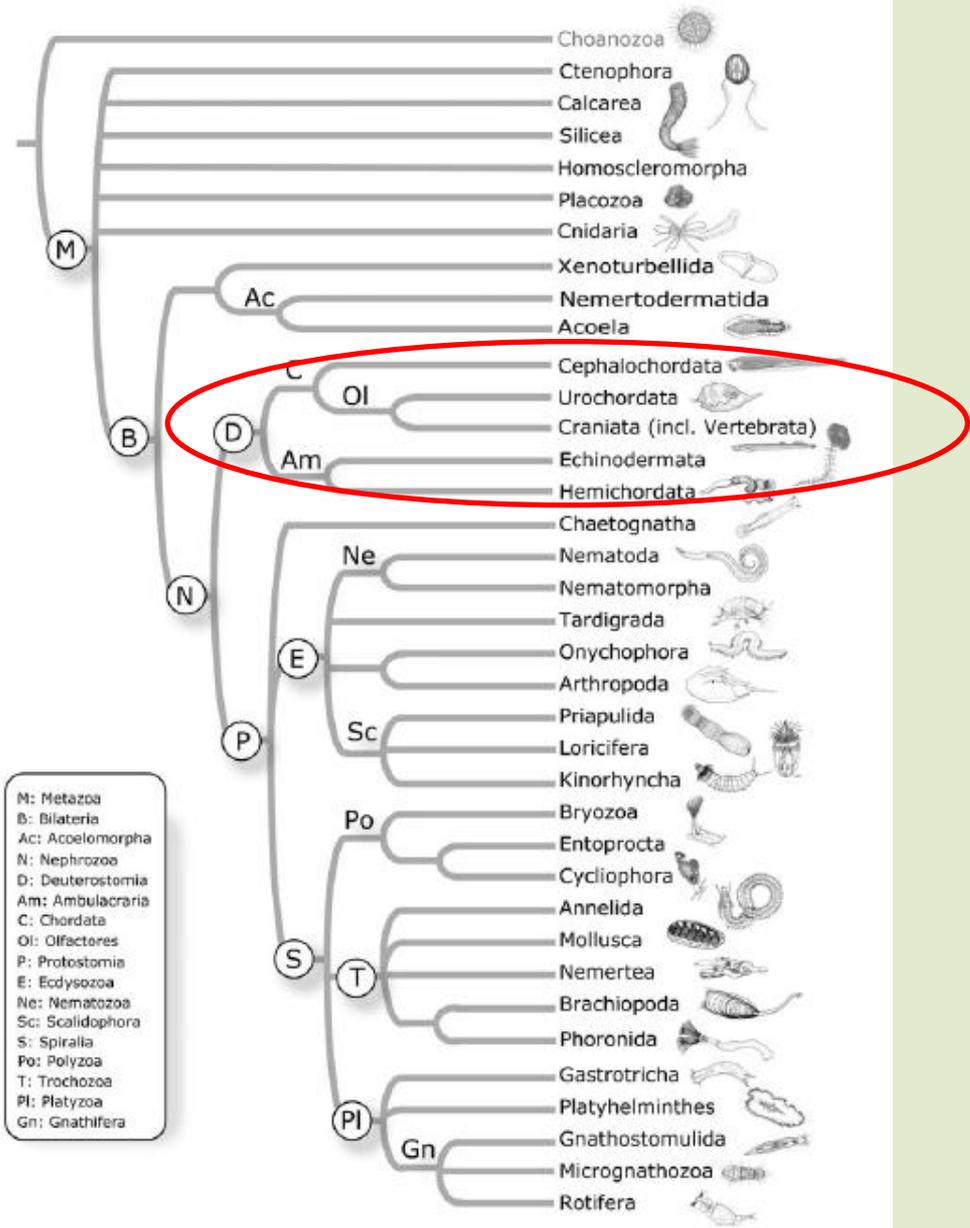
# Bilateria o Nephrozoa

- Organismos con simetría bilateral que les da un claro eje antero-posterior.
- Tres capas embrionarias: endo, ecto y mesodermo. Esta última forma los músculos y la mayoría de los órganos localizados entre el tracto digestivo y la cubierta externa del animal (en los Vertebrados también los sistemas circulatorio y esquelético).
- La mayoría muestran cefalización: la tendencia evolutiva a la concentración de estructuras sensoriales en la parte anterior del cuerpo.



# Deuterostomata (Cordados + Ambulacraria)

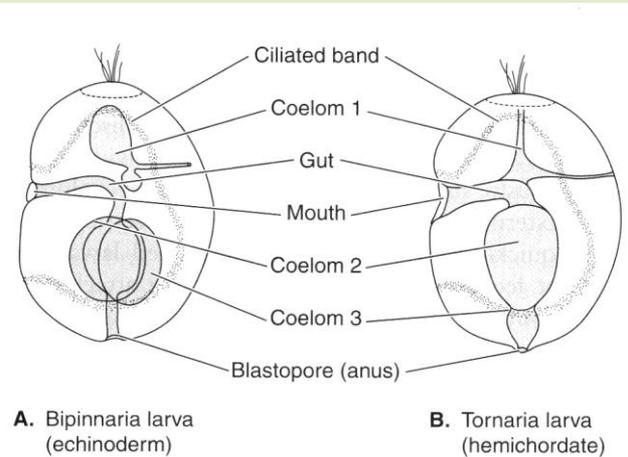
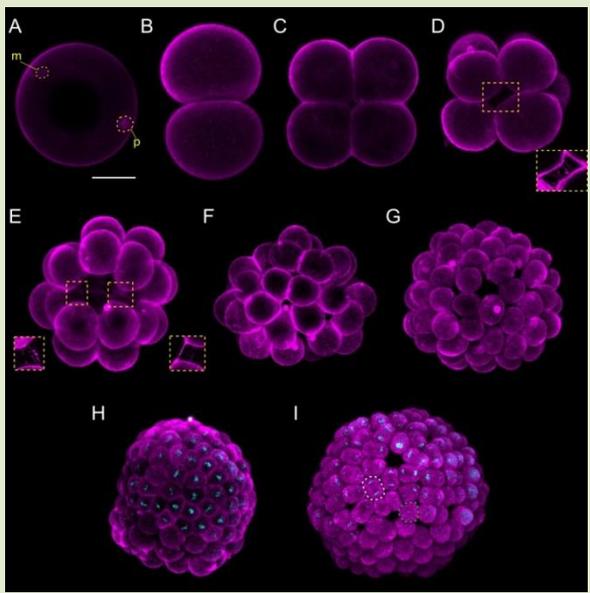
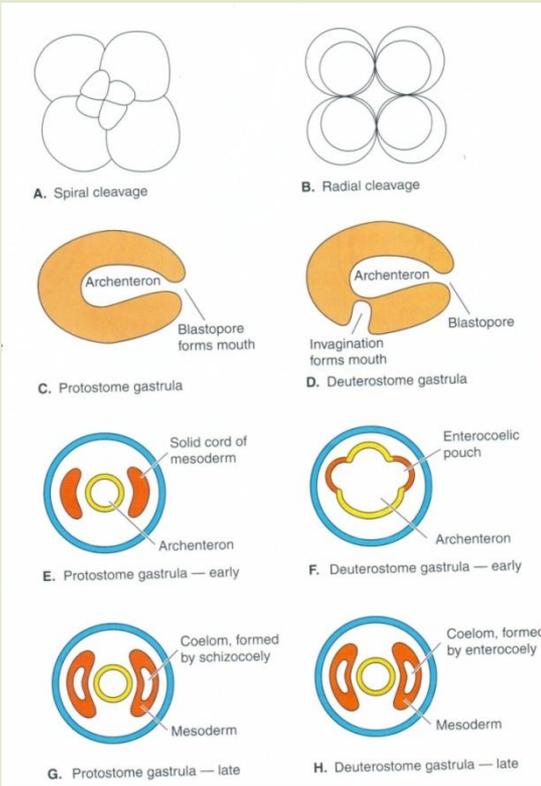
Fig. 1 Summary of relationships within Metazoa. Nodes labelled with circled letters (taxon-name abbreviations) have received broad consensus



- M: Metazoa
- B: Bilateria
- Ac: Acoelomorpha
- N: Nephrozoa
- D: Deuterostomia
- Am: Ambulacraria
- C: Chordata
- Oi: Olfactores
- P: Protostomia
- E: Ecdysozoa
- Ne: Nematozoa
- Sc: Scalidophora
- S: Spiralia
- Po: Polyzoa
- T: Trochozoa
- Pl: Platyzoa
- Gn: Gnathifera

# Deuterostomados

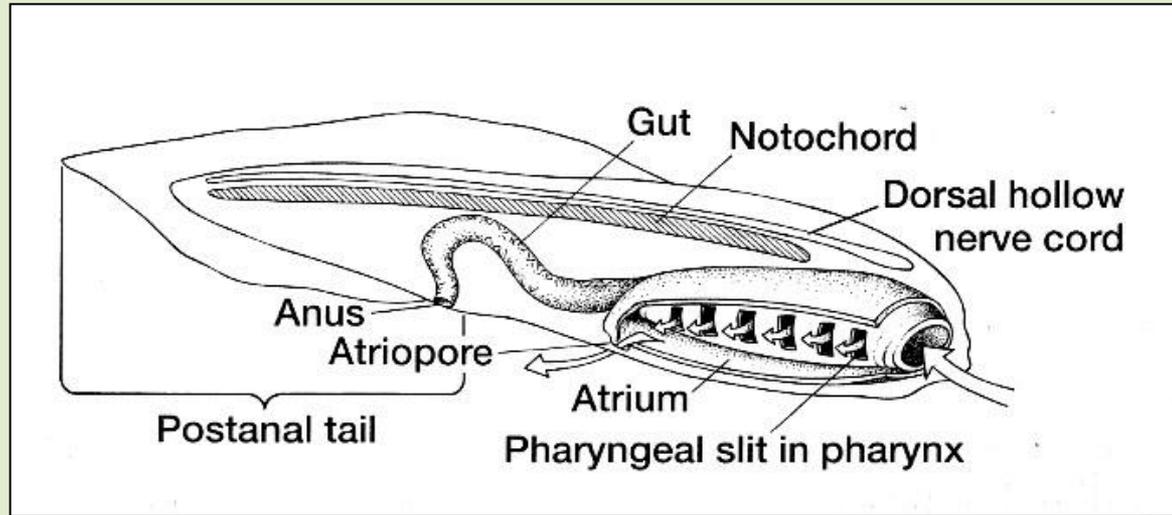
- Blastoporo típicamente se transforma en el ano del adulto, mientras que la boca se desarrolla como una nueva apertura al final del Arquenterón.
- Clivaje radial
- Enteroceloma (capas del mesodermo forman bolsillos desde el TD para formar la cavidad corporal)
- Esqueleto calcificado que cuando presente deriva generalmente del tejido mesodérmico.



**FIGURE 2-5**  
 Comparison of echinoderm and enteropneust larvae. *A*, Bipinnaria larva of an echinoderm. *B*, Tornaria larva of a hemichordate. In addition to the ciliated bands that are used for locomotion, note the overall similarity in larval shape, the organization of the gut cavity, and the tripartite coelom. We regard this type of larva as synapomorphic for deuterostomes.

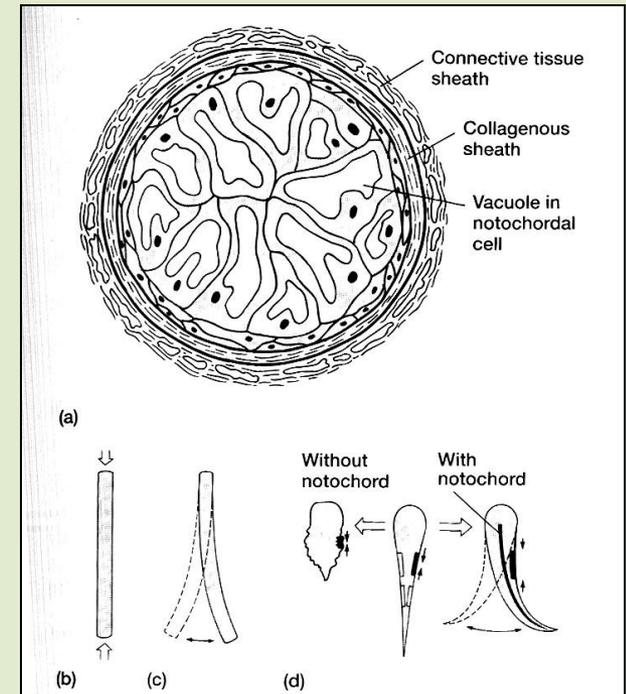
# Chordata

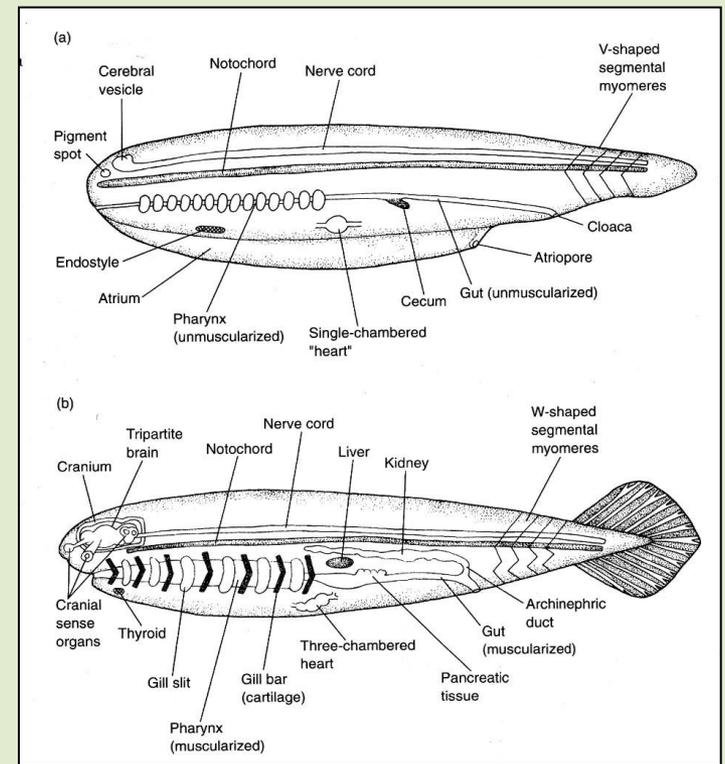
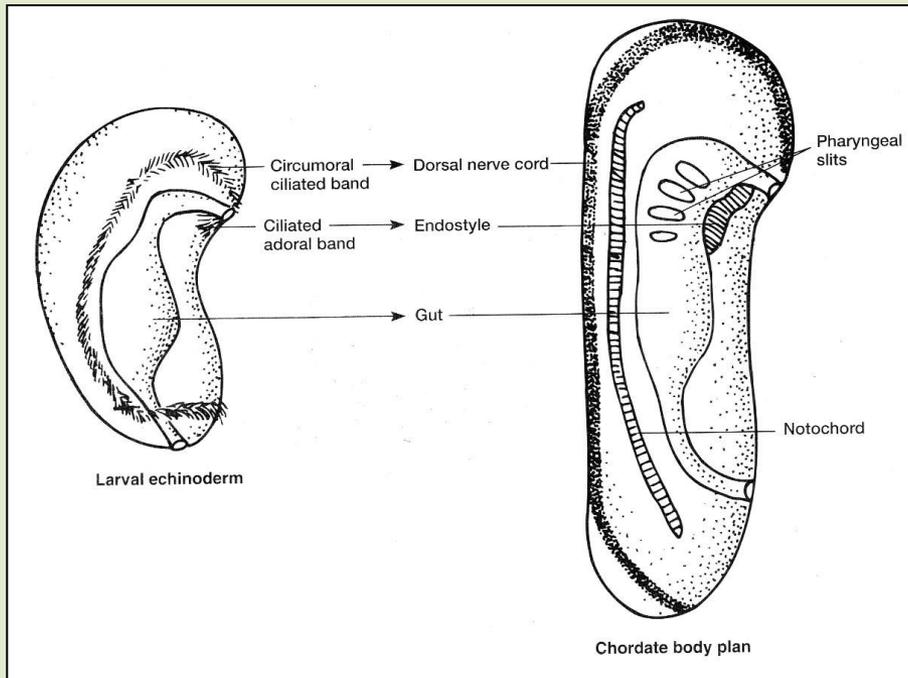
# Chordata (Origen aprox. 544 millones de años)



## Notocorda

- Bastón alargado y flexible (que no se colapsa) que surge de la pared dorsal del TD embrionario. Se ubica dorsal al celoma pero por debajo y paralelamente al sistema nervioso central.
- Centro celular y fluido (generalmente en vacuolas celulares o entre células) encapsulado en una capa dura de tejido fibroso.
- En la evolución del grupo es reemplazada por la columna vertebral, aunque se retiene a nivel embrionario.

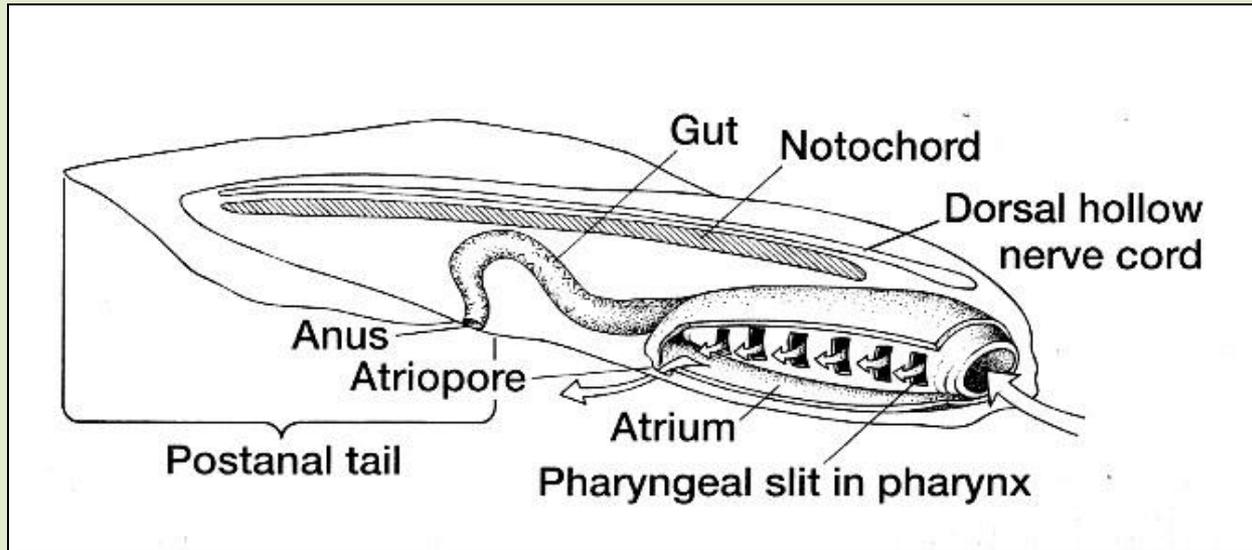




## Endostilo

- Lampreas larvales, Procordados adultos. Estructura ciliada, hendidura glandular en el piso de la faringe que segrega moco y es usada para atrapar alimento en la alimentación por filtrado. Homologa con la glándula tiroides de los vertebrados (se ve la transformación directamente en la metamorfosis de la lamprea). Ambos concentran yodo (del agua circundante o de la sangre).

- En los Craniados (animales de mayor tamaño) este sistema es ineficiente y las corrientes de agua son impulsadas por músculo.

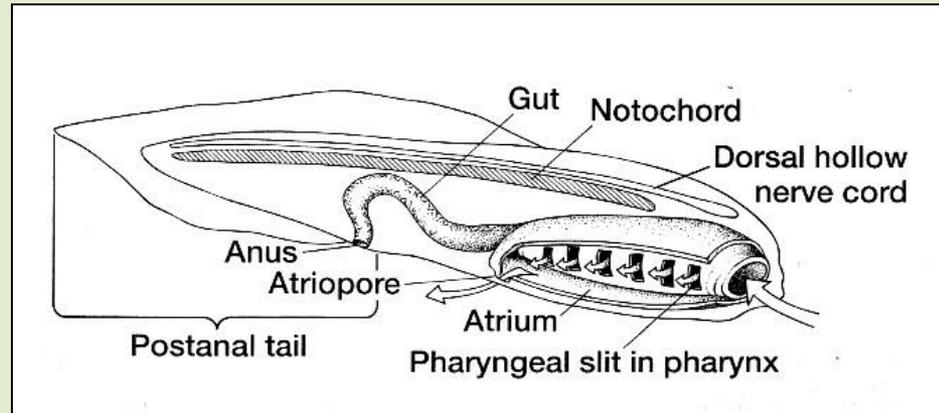


## Cordón Nerviosa Dorsal y Tubular

Derivada del ectodermo por un proceso de **invaginación**. Las futuras células nerviosas tubulares del embrión cordado se juntan dorsalmente en una placa neural engrosada dentro de la superficie del ectodermo.

## Cola Post-Anal

Elongación posterior del cuerpo que se extiende más allá del ano. Primariamente una extensión del aparato locomotor, la musculatura segmentada y la notocorda.



## ¿Hendiduras Faríngeas?

Temprano en el desarrollo embrionario y puede persistir en el estado adulto, o desaparecer antes del nacimiento o eclosión.

En evolución temprana función alimenticia, luego se asociaron con tejido respiratorio (branquias) pasaron a también a participar en la respiración.

En grupos basales la faringe se expande en una cesta faríngea y las hendiduras y sus paredes se multiplican en número aumentando la superficie de área expuesta a la corriente de agua.

Moco que cubre la faringe captura partículas de alimento de la suspensión.

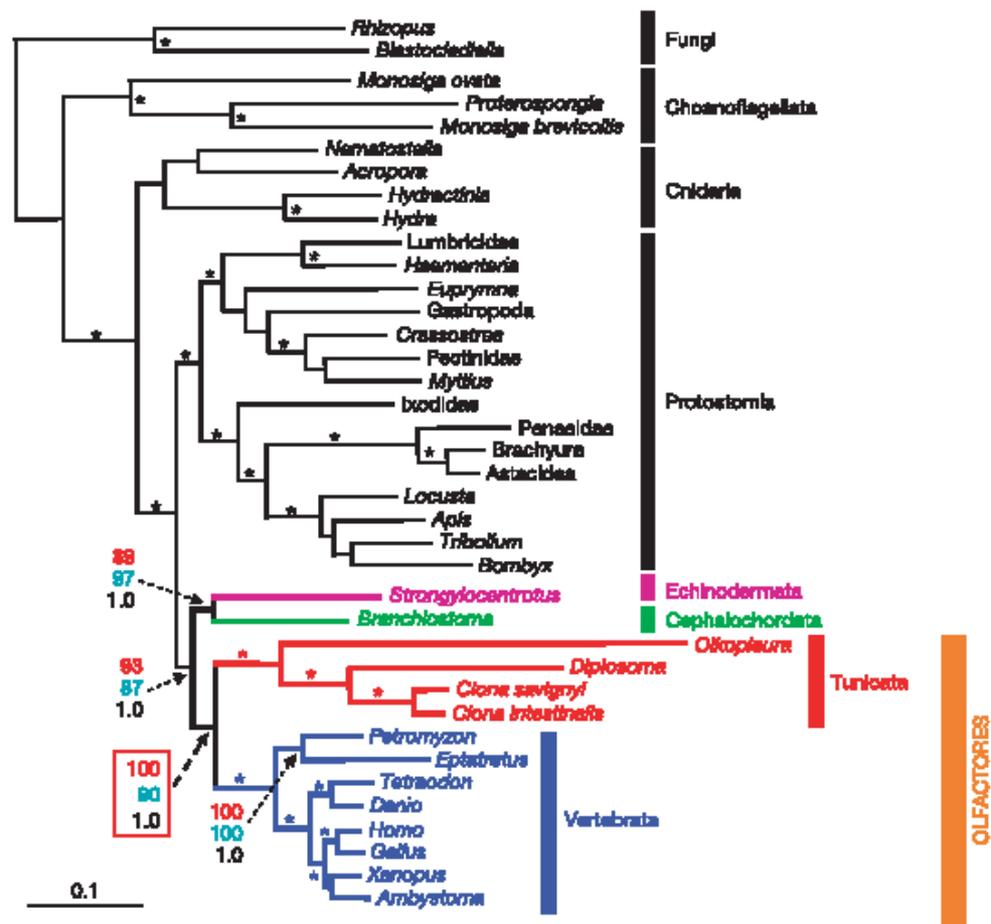
- Estas características pueden estar presentes solo brevemente durante el desarrollo embrionario o pueden persistir en el estadio adulto. Lo claro es que los cordados las exhiben siempre en algún momento de sus vidas.
- Además los cordados presentan simetría bilateral y segmentación. Es decir que bloques de músculo (miómeros) se ordenan secuencialmente a lo largo del cuerpo y cola como parte de la pared externa del cuerpo.

### **Ancestría de los Cordados**

**El registro fósil no preserva evidencia directa de formas intermedias entre cordados y otros animales, sin embargo podemos usar la diversidad de los animales vivos y las características que comparten (morfológicas y genómicas) para inferir el origen de los cordados.**

**Debate actual.**

**Casi todos los phyla de invertebrados han sido propuestos en algún momento como el más cercano a los cordados.**



**Figure 1 | Phylogenetic analyses of genomic data strongly support the grouping of tunicates and vertebrates into Olfactores.** ML tree obtained from the analysis of 33,800 aligned amino acid positions under a WAG substitution matrix plus a four-category gamma rate correction ( $\alpha = 0.5$ ) using two independent reconstruction algorithms (see Supplementary Information). Weighted maximum parsimony and bayesian inference using

the same WAG + F +  $\Gamma_4$  model and WAG + F +  $\Gamma_4$  plus covarion model also retrieved the same topology (see Supplementary Information). Bootstrap proportions obtained after 100 ML (red) and 1,000 MP replicates (blue), as well as bayesian posterior probabilities (black) are shown for selected branches. A star indicates that all three values are maximal (100%, 100% and 1.0). Scale bar indicates number of changes per site.

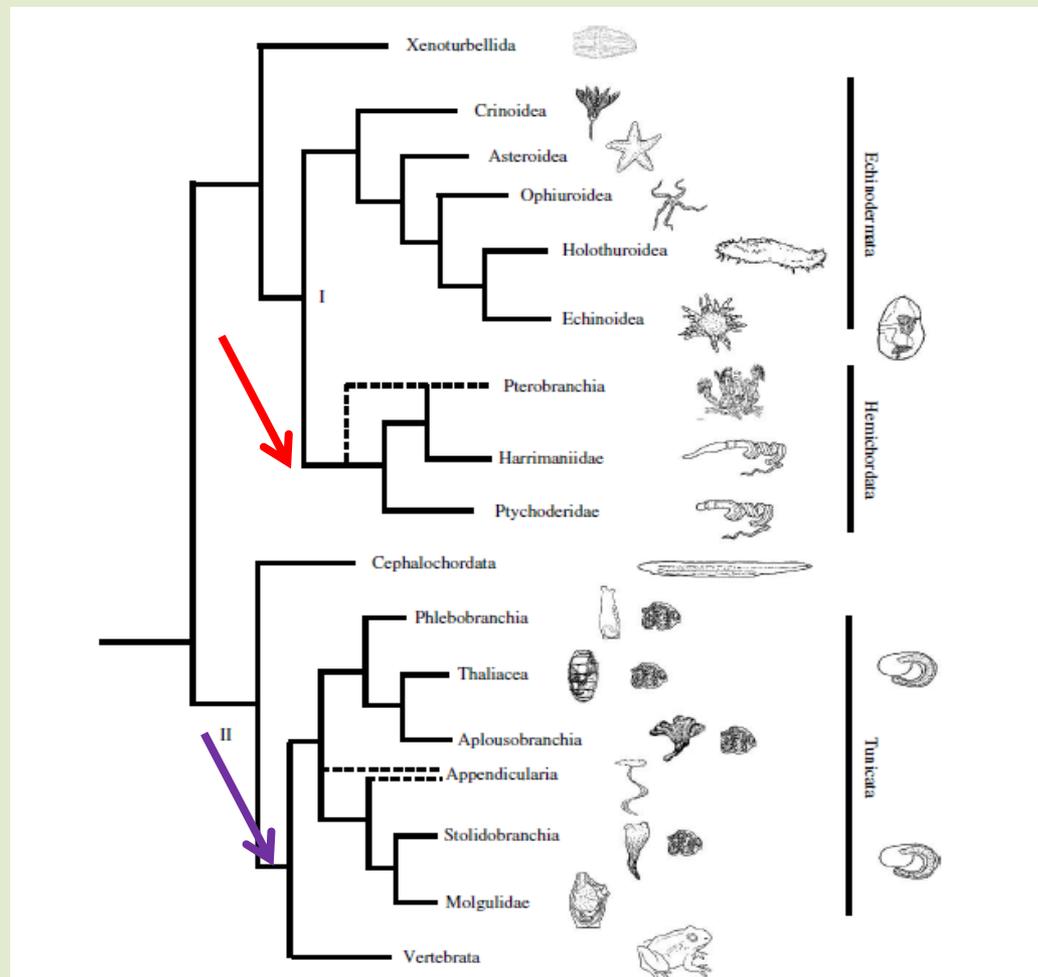
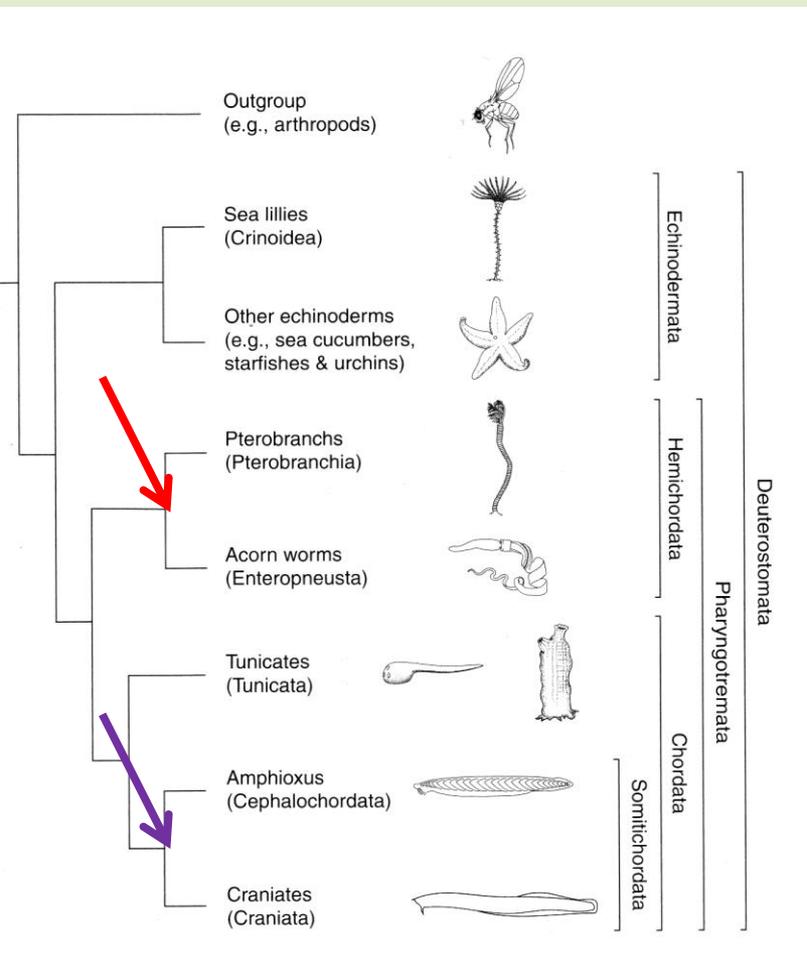
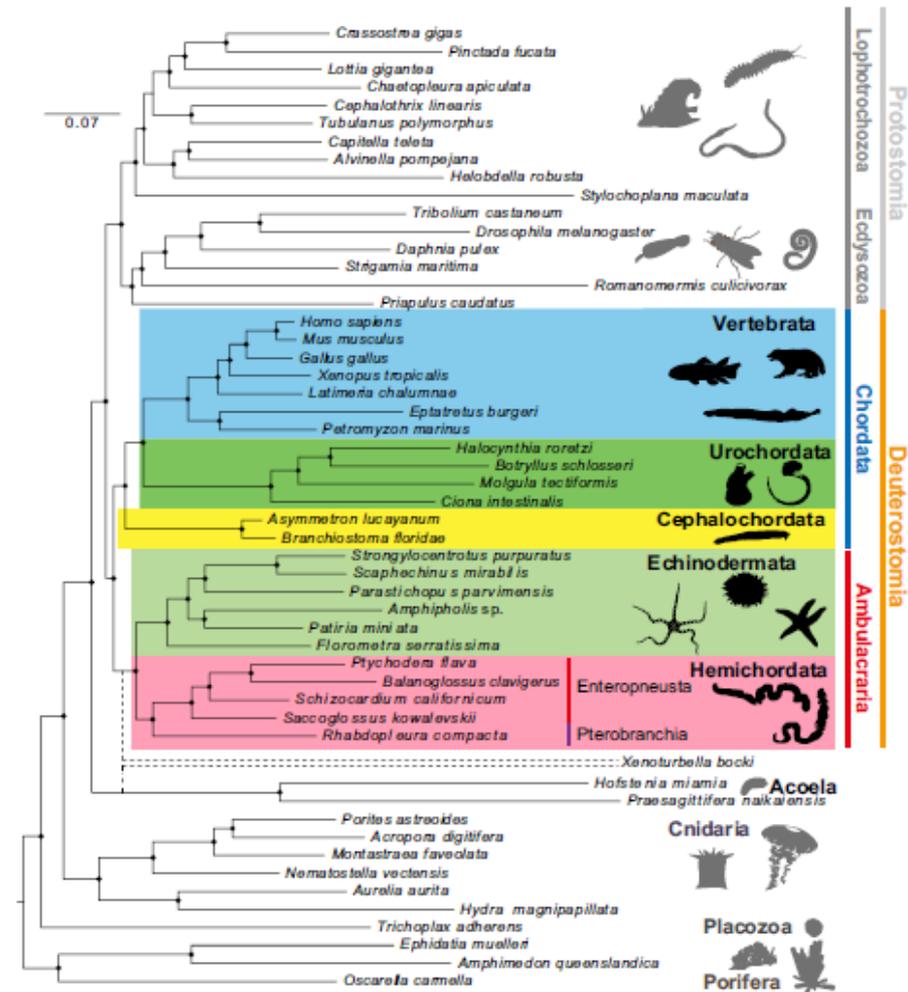
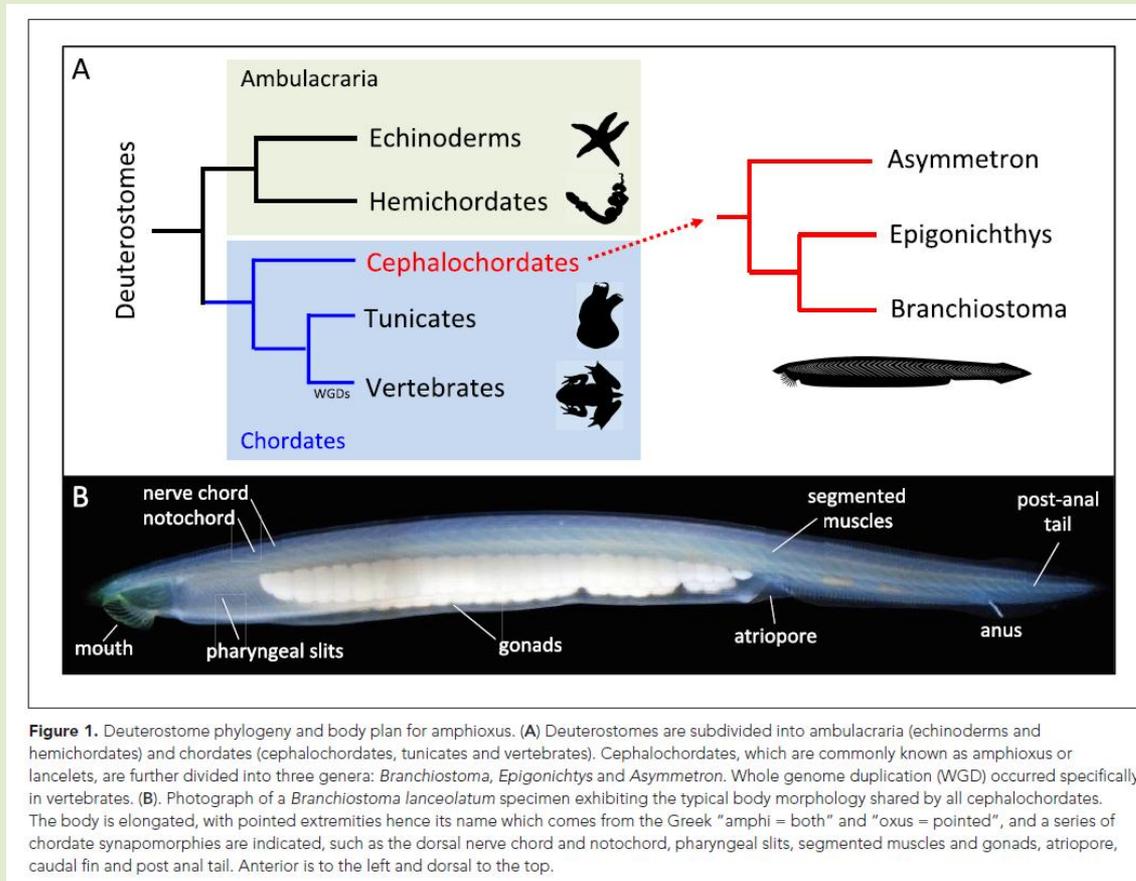


Figure 1. Current deuterostome phylogeny, according to available molecular and morphological data. Dotted lines, clades of uncertainty where conflicting data have been obtained. I and II mark clades where the evidence for a monophyletic group is very high. (I) Ambulacraria is made up of hemichordates and echinoderms. Mitochondrial, ribosomal and genomic evidence are in accord for this grouping. The Ambulacraria develop similarly through gastrulation and share larvae that feed by ciliated bands, strengthening their sister group relationship. Genomic evidence suggests that xenoturbellids may be a sister group to the Ambulacraria, but it is also possible that they are an out-group to the rest of the deuterostomes. (II) Chordates are a monophyletic group that share a specific body plan, but mitochondrial and genomic evidence are in conflict about the position of the tunicates. Mitochondrial and ribosomal evidence place cephalochordates as sister group to the vertebrates, whereas genomic evidence places tunicates as the sister group to the vertebrates. Adapted from Zeng & Swalla (2005).



**FIGURE 4.1 Molecular phylogeny of deuterostome taxa within the metazoan tree.** Echinoderms are shown in light green, hemichordates in magenta, cephalochordates in yellow, urochordates in dark green, and vertebrates in blue. This maximum-likelihood tree was obtained with a supermatrix of 506,428 amino acid residues gathered from 1564 orthologous genes, using a  $\Gamma$ +LG model partitioned for each gene. Plain circles at nodes denote maximal bootstrap support. (From Simakov, O., Kawashima, T., Marlétaz, F., Jenkins, J., Koyanagi, R., Mitros, T., Hisata, K., Bredeson, J., Shoguchi, E., Gyoja, F., Yue, J.X., Chen, Y.C., Freeman, R.M., Sasaki, A., Hikosaka-Katayama, T., Sato, A., Fujie, M., Baughman, K.W., Levine, J., Gonzalez, P., Cameron, C., Fritzenwanker, J.H., Pani, A.M., Goto, H., Kanda, M., Arakaki, N., Yamasaki, S., Qu, J., Cree, A., Ding, Y., Dinh, H.H., Dugan, S., Holder, M., Jhangiani, S.N., Kovar, C.L., Lee, S.L., Lewis, L.R., Morton, D., Nazareth, L.V., Okwuonu, G., Santibanez, J., Chen, R., Richards, S., Muzny, D.M., Gillis, A., Peshkin, L., Wu, M., Humphreys, T., Su, Y.H., Putnam, N.H., Schmutz, J., Fujiyama, A., Yu, J.K., Tagawa, K., Worley, K.C., Gibbs, R.A., Kirschner, M.W., Lowe, C.J., Satoh, N., Rokhsar, D.S., Gerhart, J., 2015. Hemichordate genomes and deuterostome origins. *Nature* 527, 459–464.)

# Cephalochordata (35 especies)



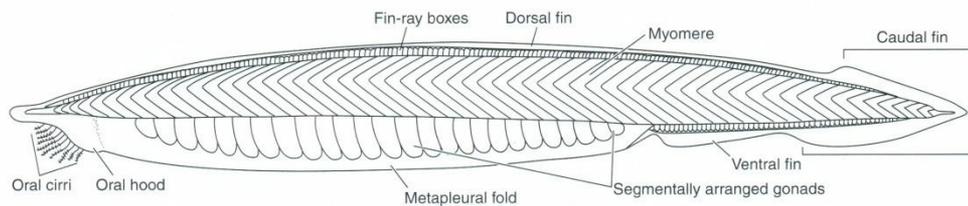
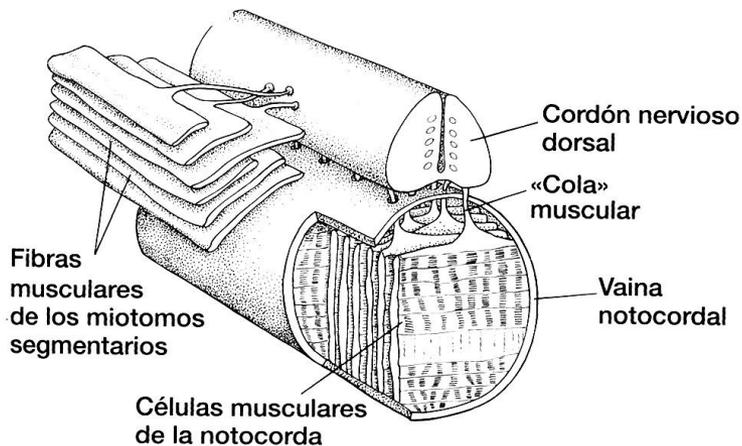
Pequeños filtradores (ciliares) marinos bentónicos

Tres géneros: *Branchiostoma*, *Epigonichthys*, *Asymmetron*

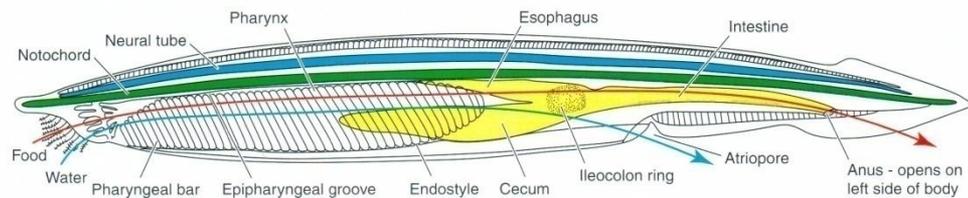
Por su posición filogenética y su morfología estereotípica y arquitectura genómica son modelos clave para entender la evolución de los cordados

# Cephalochordata (35 especies)

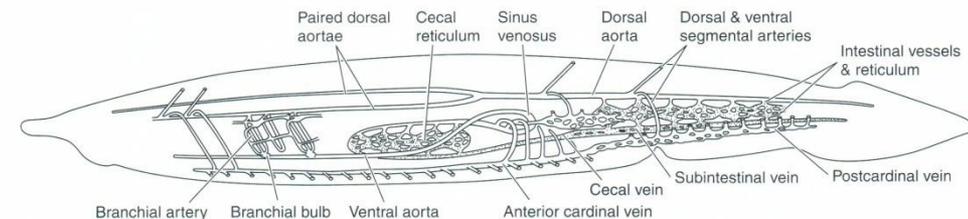
- Larvas marinas pelágicos
- Adultos costeros enterrados
- Características clásicas de cordado
- Aunque notocorda de estructura diferente (muscular)
- Contacto musculo-cuerda dorsal también muscular
- Circulación simple sin corazón



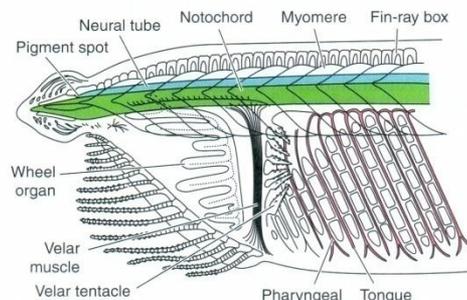
A. External view of left side



B. General internal anatomy



C. Circulatory system



D. Anterior portion of body

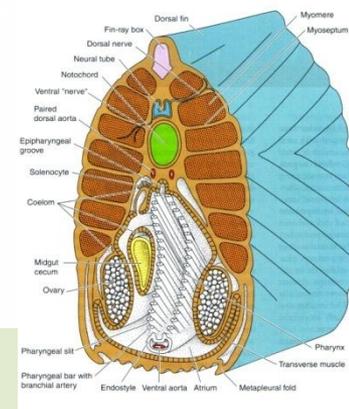
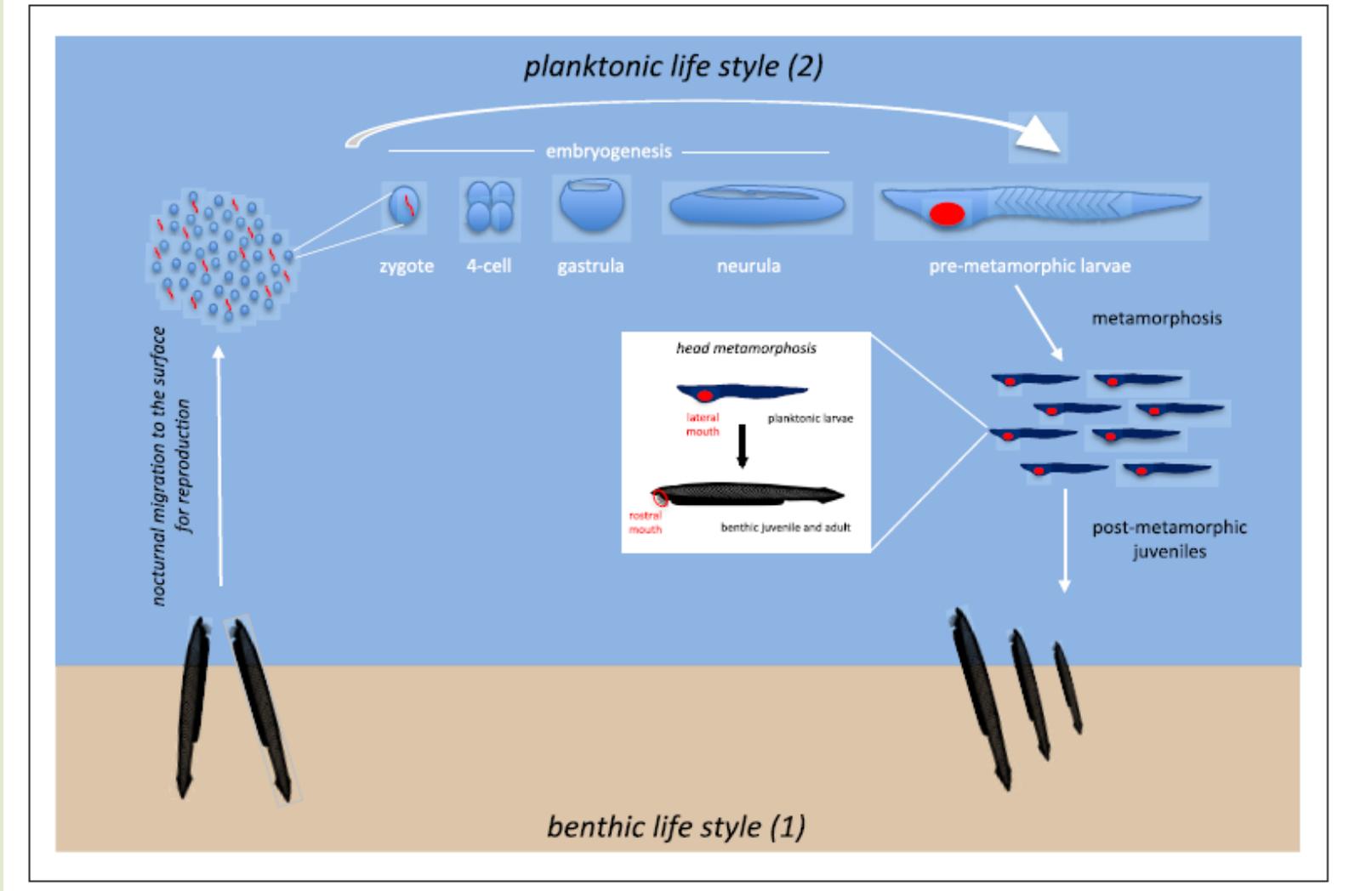


FIGURE 2-9 Schematic cross-section through the posterior portion of the pharynx of amphioxus. The section is viewed from the front, so that the right side of the drawing shows the left side of the animal (e.g., the midgut caecum lies on the right side of the pharynx).



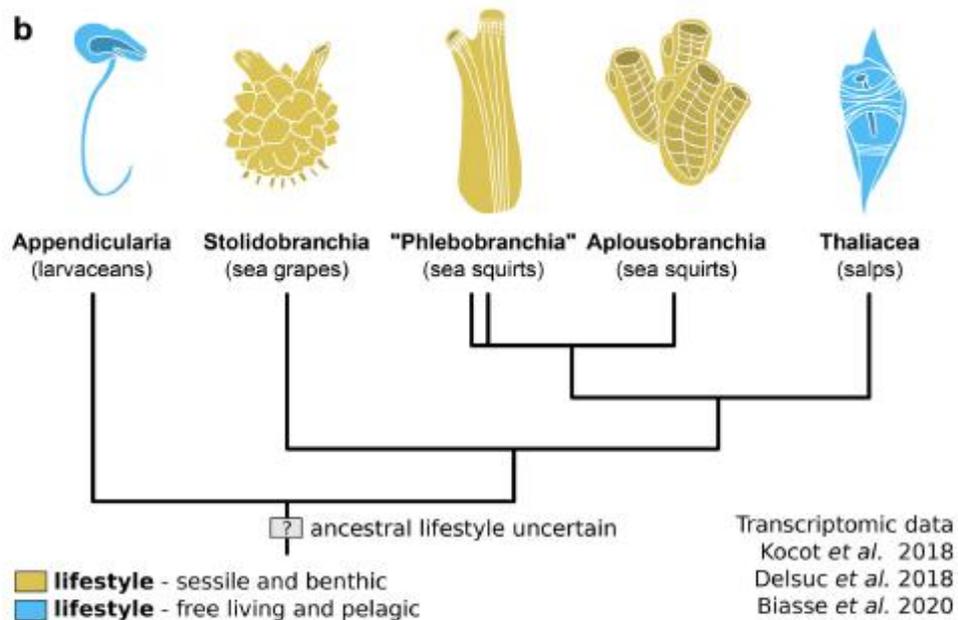
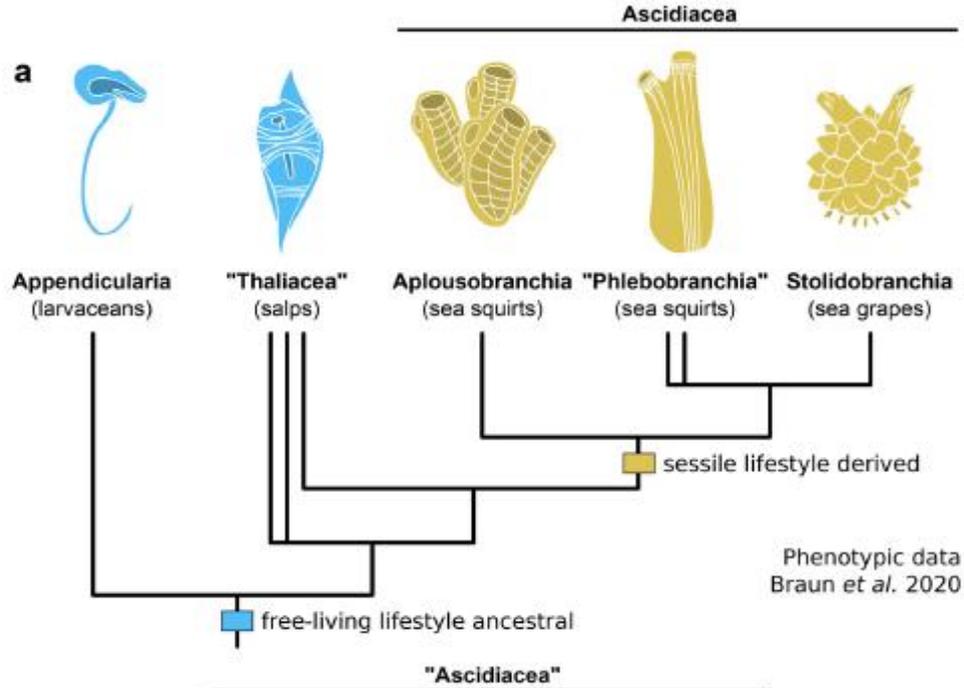
El desarrollo embrionario temprano sigue un camino intermedio entre los ambulacrales y los vertebrados: Blastula tipo estrella de mar, Gastrula tipo Urocrodado y Neurula tipo vertebrado.

La metamorfosis está mediada por hormona tiroidea

# Urochordata (3000 especies)

- Características de los Cordados: Notocorda, Cola postanal, Hendiduras faríngeas con endostilo, Cuerda Nerviosa dorsal y hueca
- Filtradores marinos
- Rodeados de una túnica (tunicina) un tipo de celulosa. Estos son los únicos animales capaces que sintetizan celulosa aparentemente a través de una transferencia horizontal de los genes de la síntesis de la celulosa
- La túnica podría funcionar como una estructura protectora similar a la concha de los moluscos
- Los tunicados presentan gran diversidad de estrategias de historias de vida: solitarios, coloniales sésiles, de vida libre y de reproducción asexual.



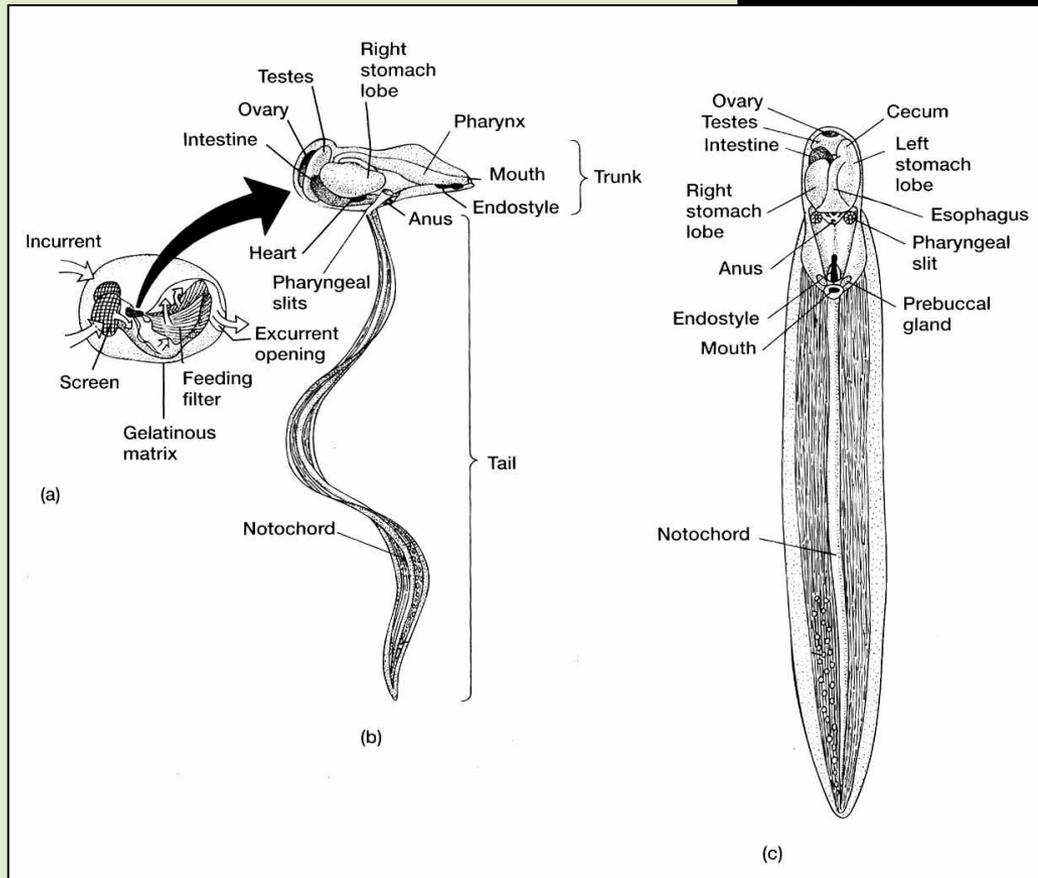


**Fig. 1 | Competing hypotheses for phylogenetic relationships among extant tunicates.** **a** Phenotypic data supports the monophyly of ascidiaceans, all of which are sessile and epibenthic as adults, and suggests the paraphyly of the free living

and pelagic thaliaceans<sup>5</sup>. **b** Transcriptomic data suggests that ascidiaceans are paraphyletic, and supports monophyly of thaliaceans<sup>4,6,8</sup>.

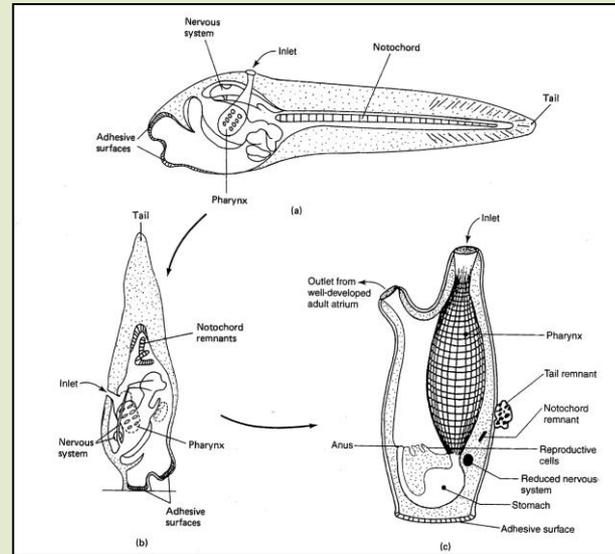
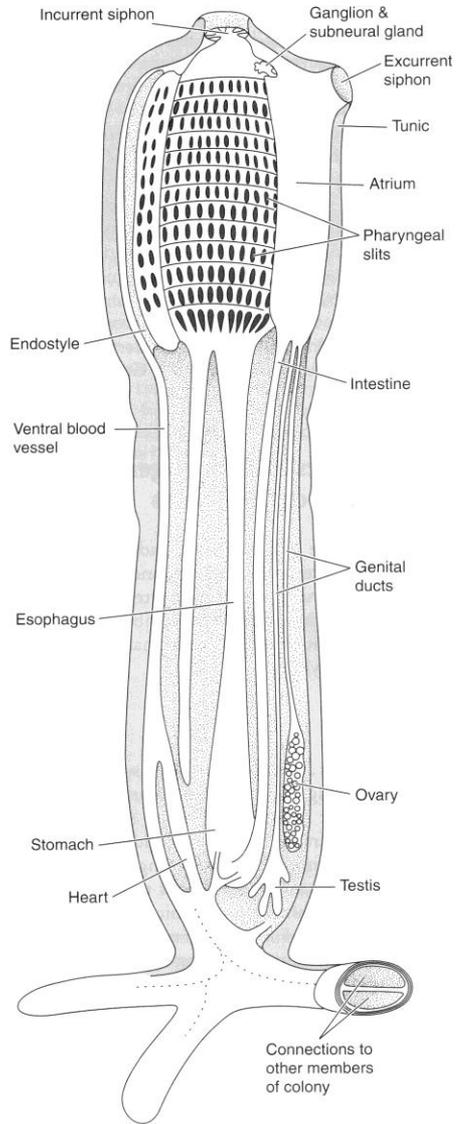
## Clase Larvacea (Apendicularia)

- Planctónicos filtradores
- Sin estadio larval
- Mayoría hermafroditas protándricos
- Claves en la red trófica

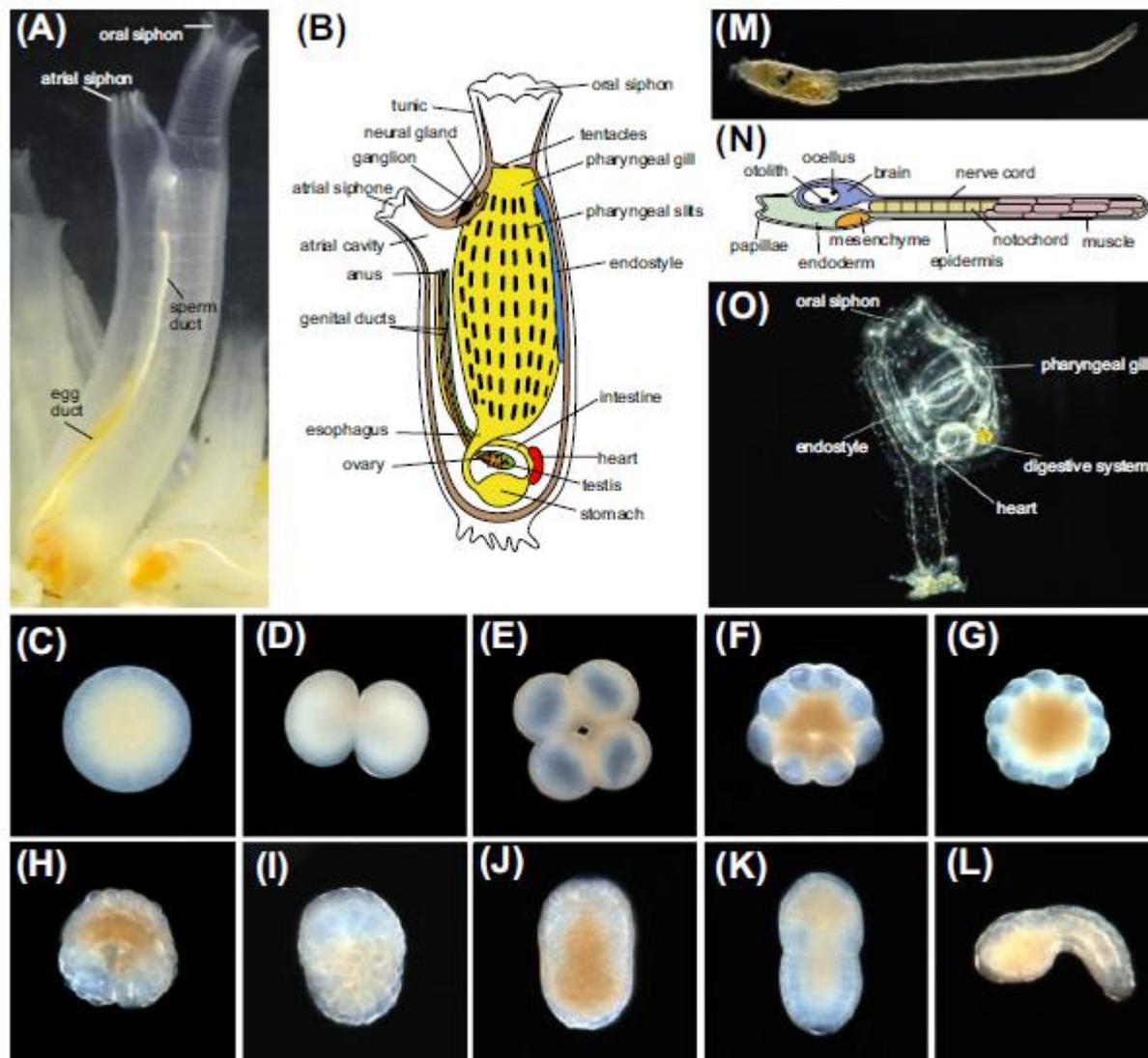


## Clase Ascidiacea

- Coloniales o solitarios
- Larva planctónica: no se alimenta, fase dispersiva
- Adultos sésiles: hendiduras faríngeas
- Notocorda, luz extracelular rellena de líquido
- Hermafroditas



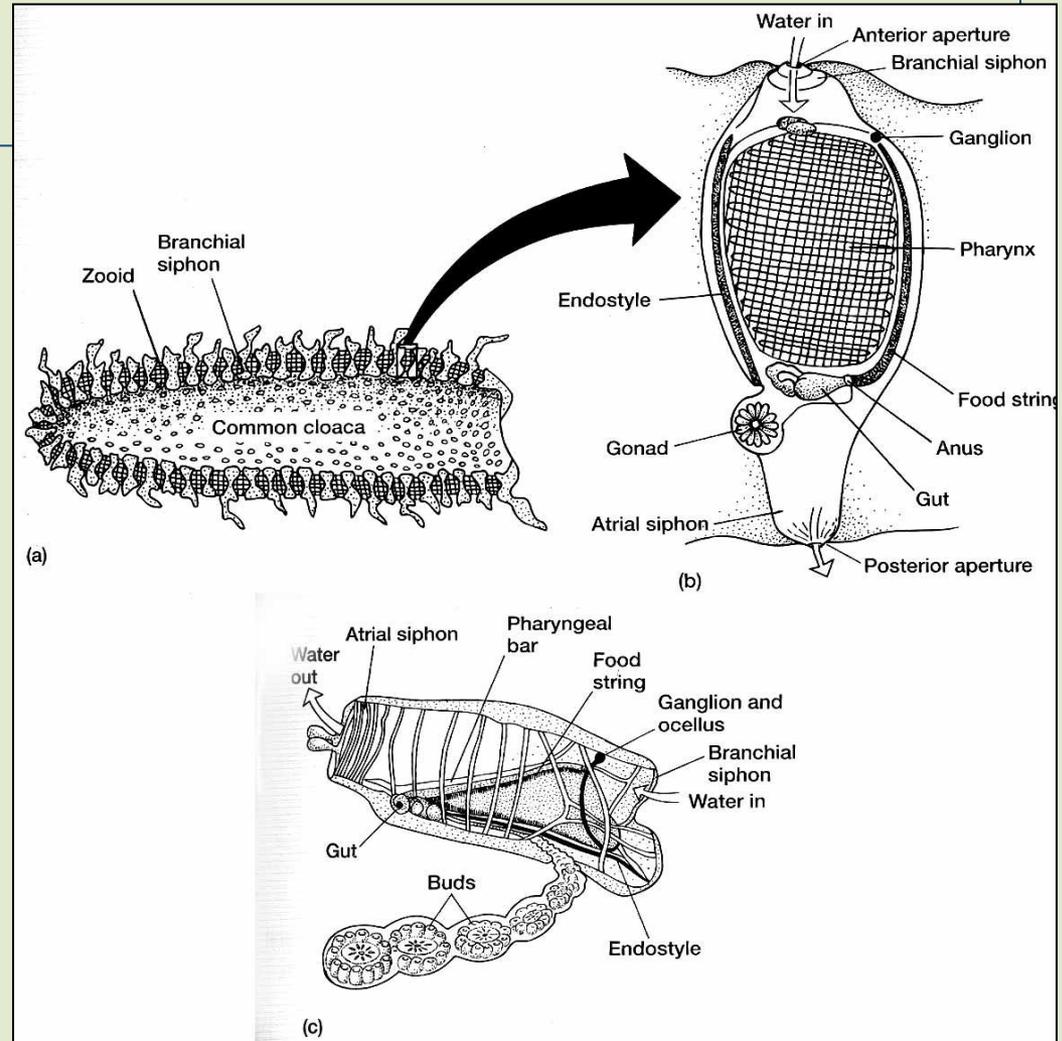
**FIGURE 2-6**  
Anatomy of a colonial adult ascidian. (Modified from Jollie.)



**FIGURE 1.5** Urochordates (Tunicates). The ascidian, *Ciona intestinalis*. (A) An adult with oral (incurrent) and atrial (outcurrent) siphons. The *white* duct is the sperm duct and the *orange* duct paralleling it is the oviduct. (B) Diagram illustrating adult organs and tissues. (C–L) Embryogenesis. Embryos were dechorionated to reveal their outer morphology. (C) Fertilized egg, (D) 2-cell embryo, (E) 4-cell embryo, (F) 16-cell embryo, (G) 32-cell embryo, (H) gastrula (~150 cells), (I, J) neurula, (K, L) tailbud embryos, and (M) tadpole larva. (N) Diagram illustrating larval organs and tissues. (O) A juvenile a few days after metamorphosis, with internal structures labeled.

## Clase Thaliacea (salpas)

- Pelágicos o coloniales
- Ciclo de vida complejo: varios estadios intermedios entre larva y adulto (siempre un estadio colonial)
- Reproducción sexuada y asexuada
- Hendiduras faríngeas



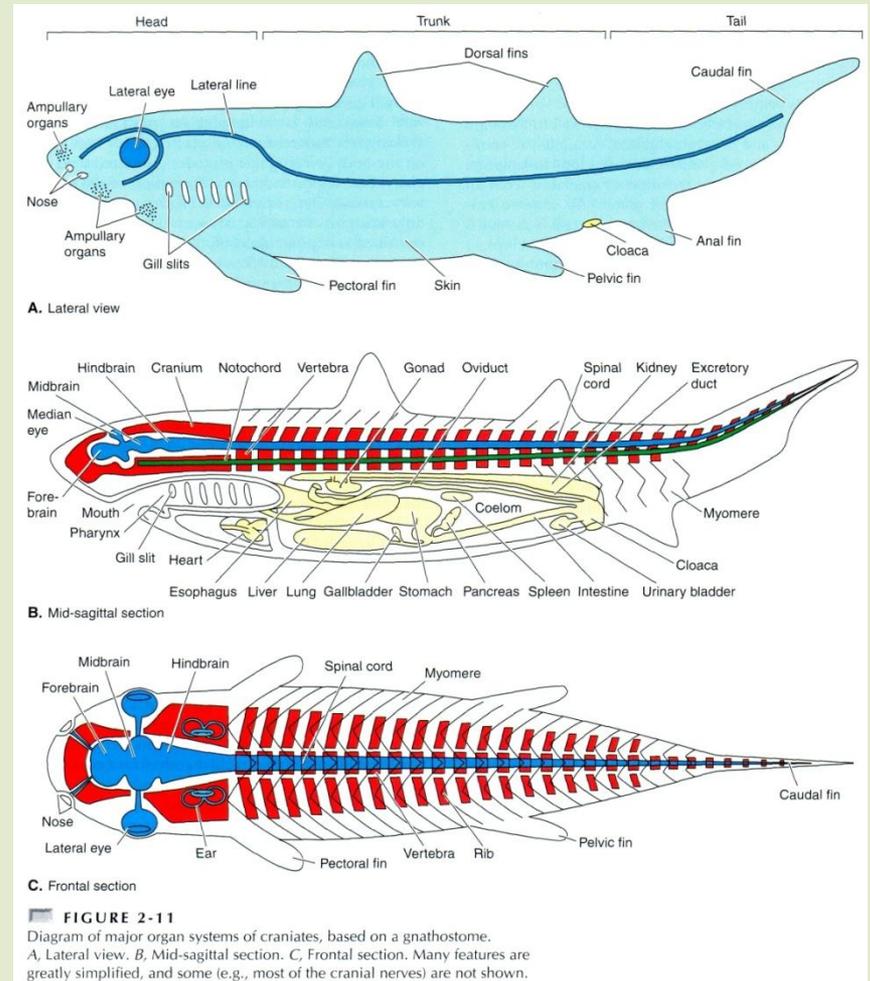
# Craniata

La evolución de muchas de las características de los craneados están correlacionadas con su relativo alto nivel de actividad y gran tamaño.

Generalmente cabeza bien distinguida del cuerpo (**cefalización**).

**Placodas neurogénicas** (únicas para los craneados):

**Engrosamientos del ectodermo** que se invaginan o delaminan para formar células sensoriales receptoras y neuronas sensoriales: nariz, oídos, línea lateral, sistema electrosensorial, sistema gustativo.



Cerebro tripartito: extremo anterior del tubo neural.

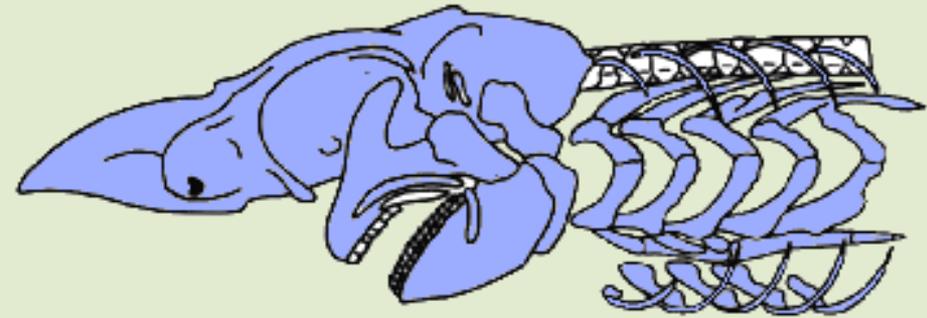
**Proencéfalo** (integra información olfatoria)

**Mesencéfalo** (integra información visual y sonora)

**Rhombencéfalo** (región de transición entre el cerebro y la espina dorsal). También recibe información del sistema gustativo, el oído, la línea lateral y los órganos electroreceptores.

Todos protegidos por el **Cráneo** (hueso o cartílago)

**Hueso** (fosfato de calcio) es único para los Craniados



Animales muy activos necesitan:

**Columna Vertebral** (locomoción).

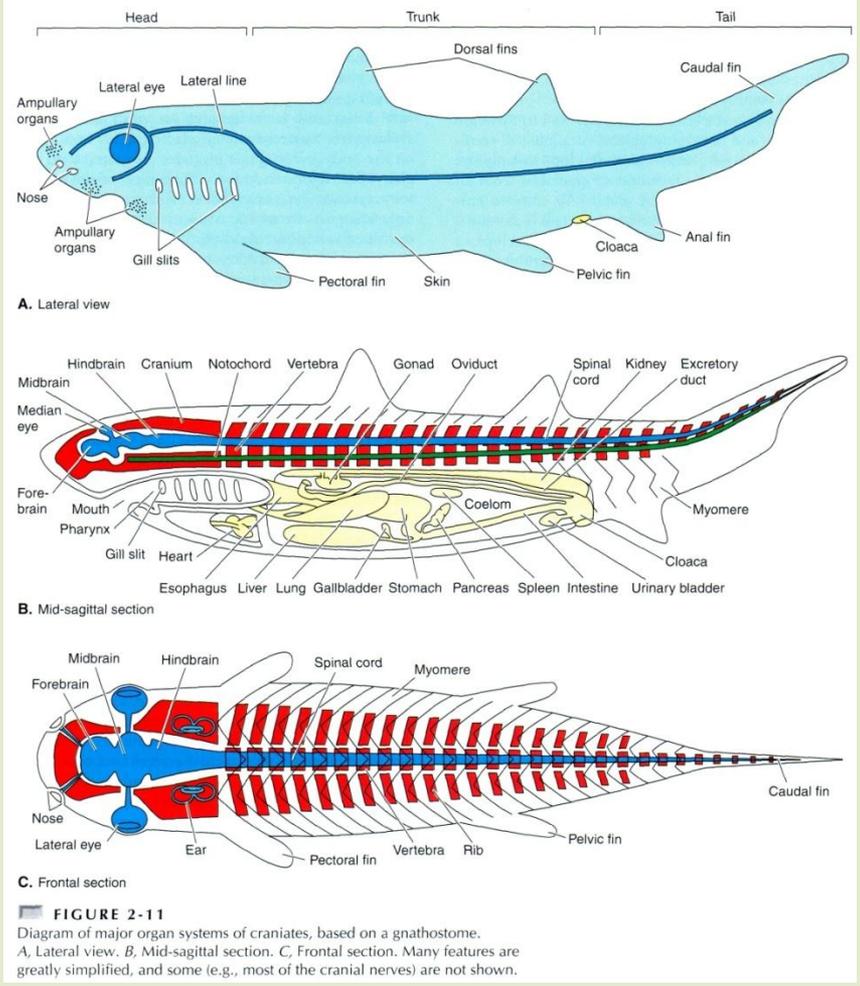
Vértebras se desarrollan alrededor del tubo neural y la notocorda.

Aumento de actividad y tamaño necesitan:

Aumento de actividad metabólica: más consumo de oxígeno, alimento, más capacidad de digestión y absorción. **Complejo sistema endócrino** regulatorio del metabolismo.

**Branquias** (formadas en las paredes de las hendiduras faríngeas y soportadas por los arcos branquiales)

**Tubo digestivo** muscularizado.

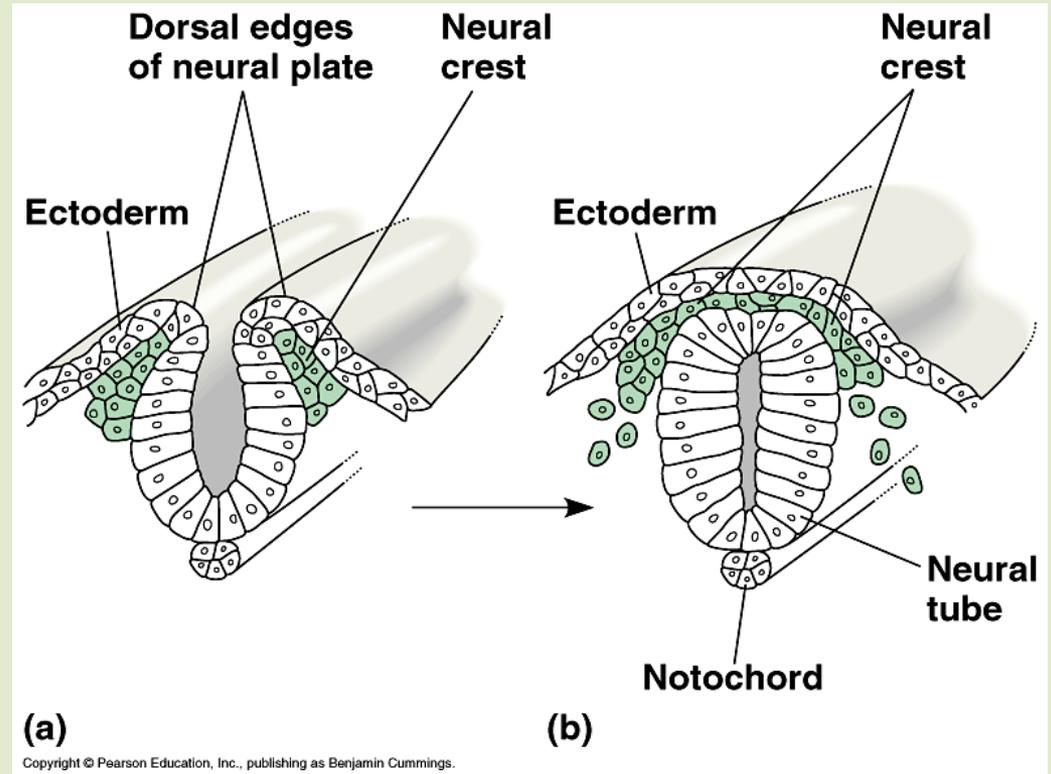


**Cresta Neural:** única de los craniados.

Grupo de células embrionarias que se separan del tubo nervioso en desarrollo.

Migración a muchas partes del cuerpo dando lugar a muchas estructuras importantes y también regulan varios aspectos del desarrollo.

- Esqueleto branquial
- Neuronas motoras que inervan los músculos del tubo digestivo.
- Neuronas sensoriales de la piel
- Dentina de los dientes
- Todas las células pigmentadas
- Partes de órganos endócrinos

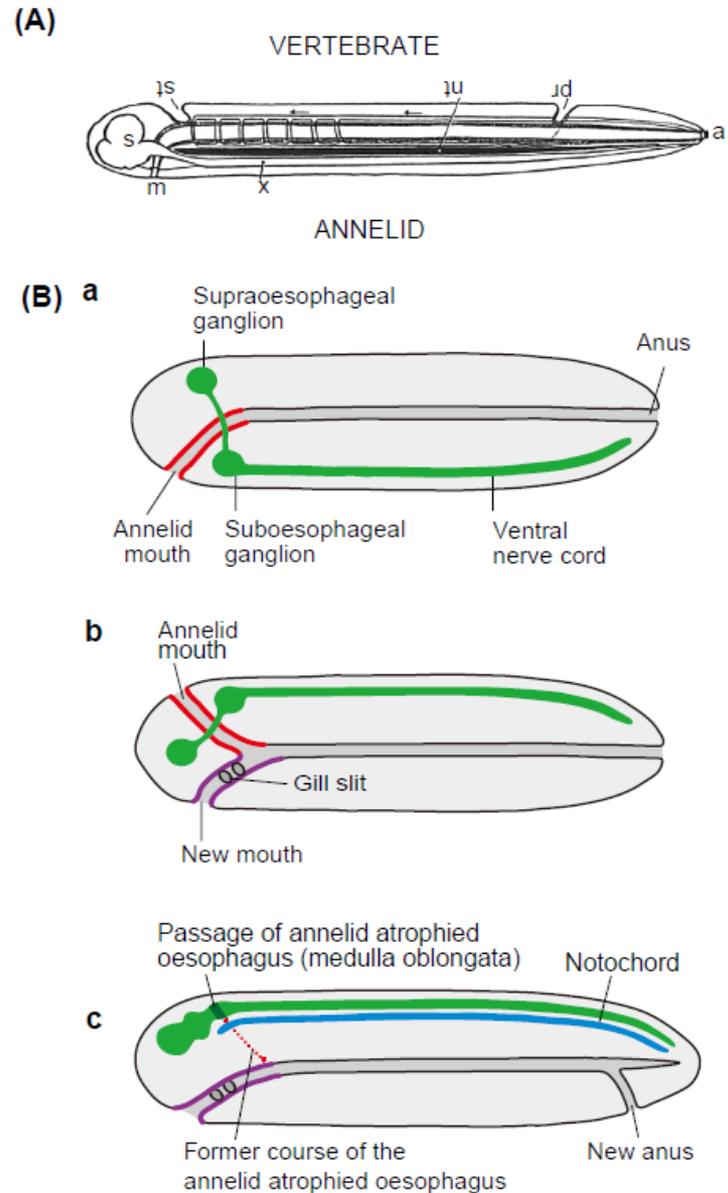


OJO!

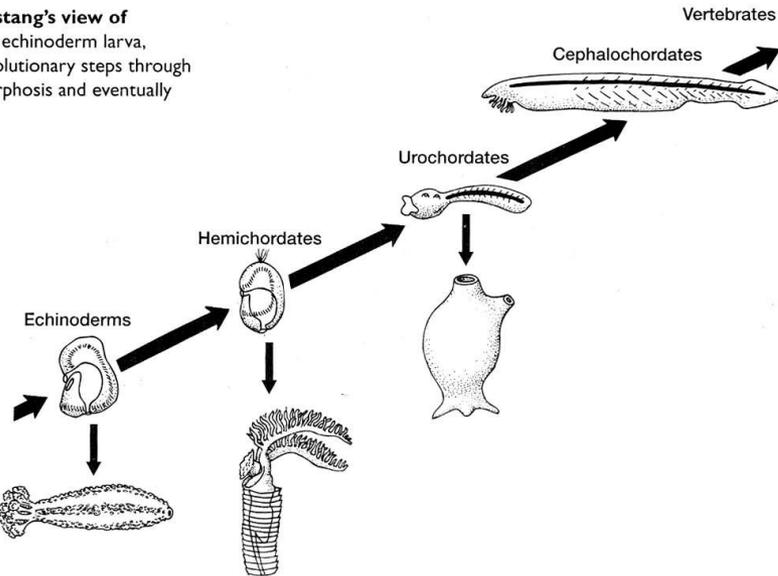
Los Urocordados tienen un tipo celular similar a la cresta neural!

# Origen de Chordata

# La teoría Anélido inverso



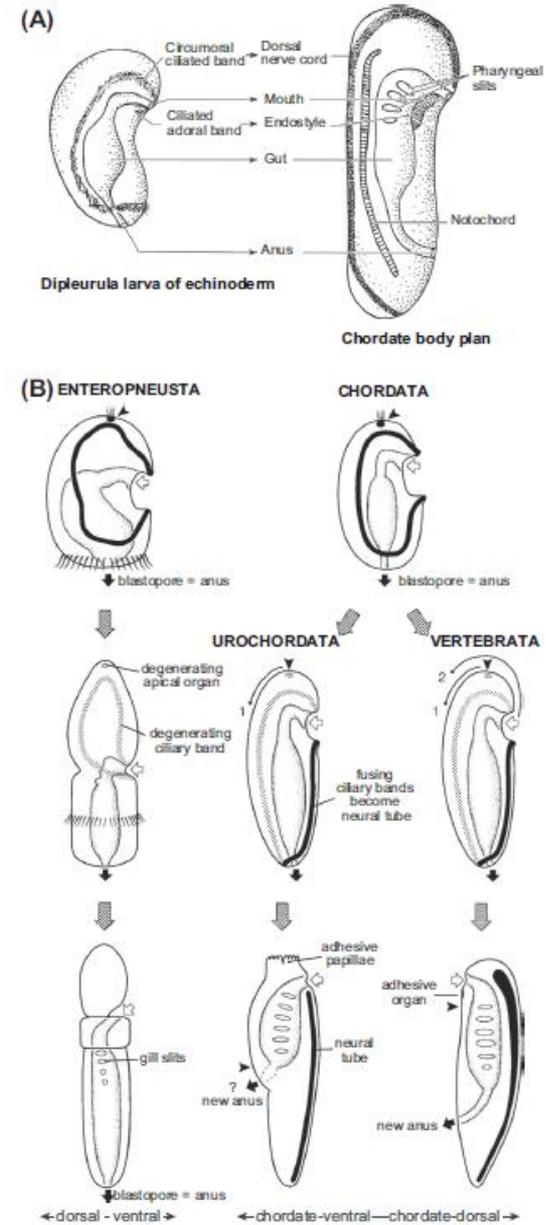
**FIGURE 2.31 Summary of Garstang's view of vertebrate origins.** Beginning with an echinoderm larva, Garstang proposed a series of lateral evolutionary steps through the larval stages that involved paedomorphosis and eventually produced chordates.

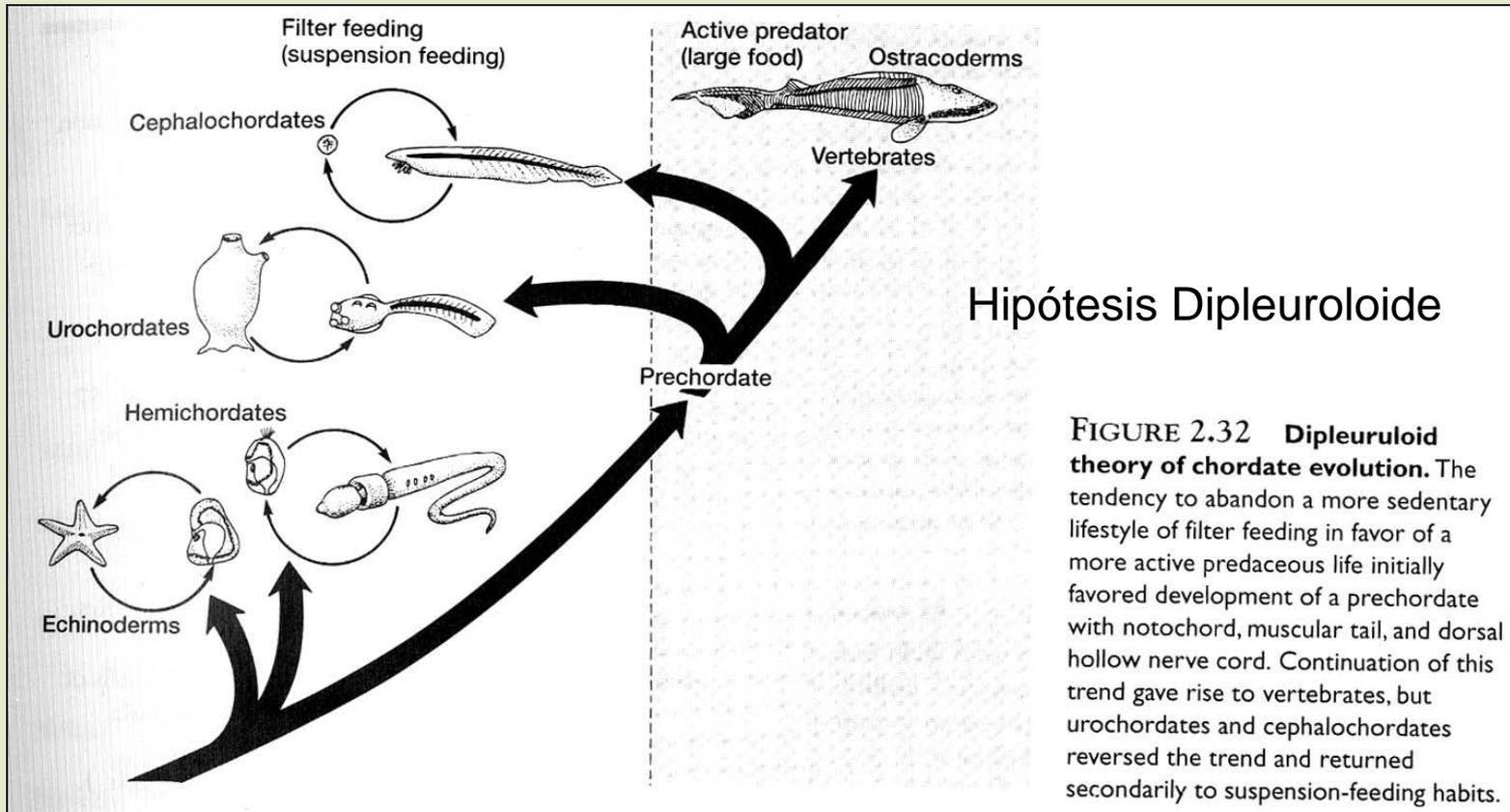


Evolución mediada por la Heterocronia

Presión selectiva relacionada con un aumento de tamaño. Cilias a músculos.

## Hipótesis Auricularia

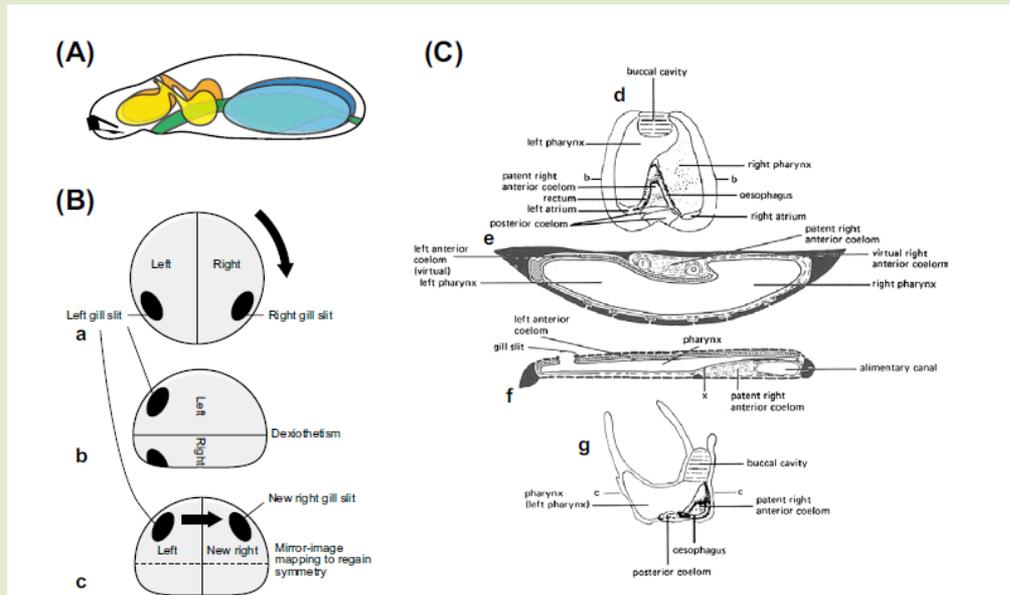




- Ancestro común de Hemicordados y Equinodermos: características comunes.
- Hendiduras faríngeas de Hemicordados derivadas secundariamente.
- Precordado predador
- Línea de los cordados mediada por aumento de tamaño y cambios tróficos asociados

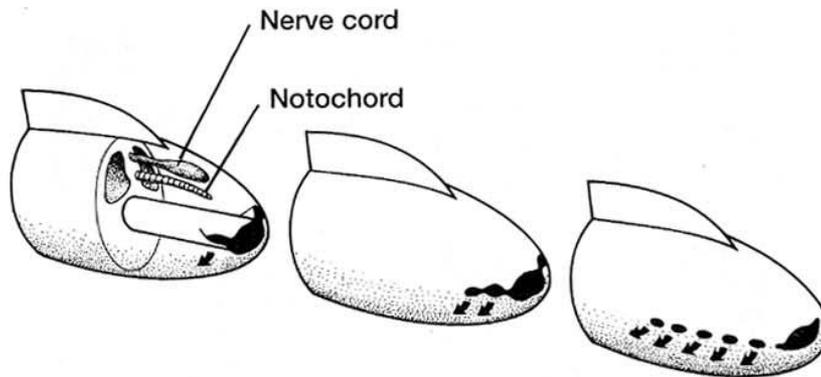
Richard Jefferies (1986). Los cordados habrían evolucionado de un linaje de Equinodermos fósiles, un clado llamado *Calcichordata*.

Aunque esta hipótesis **no tiene soporte**, indica que los equinodermos extintos tenían faringe.

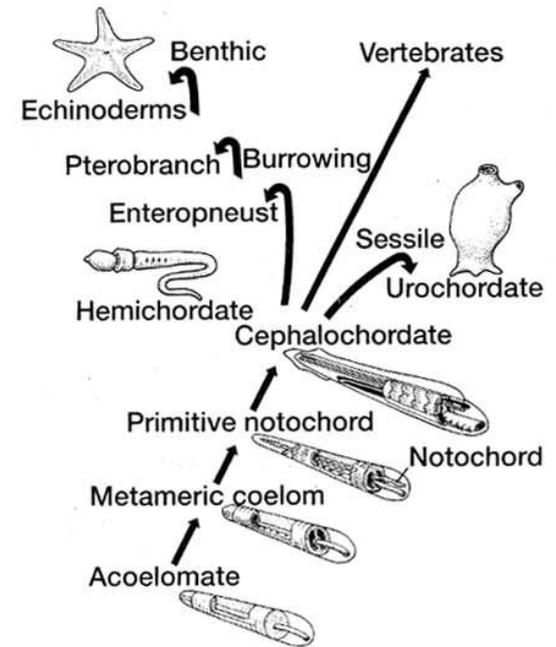


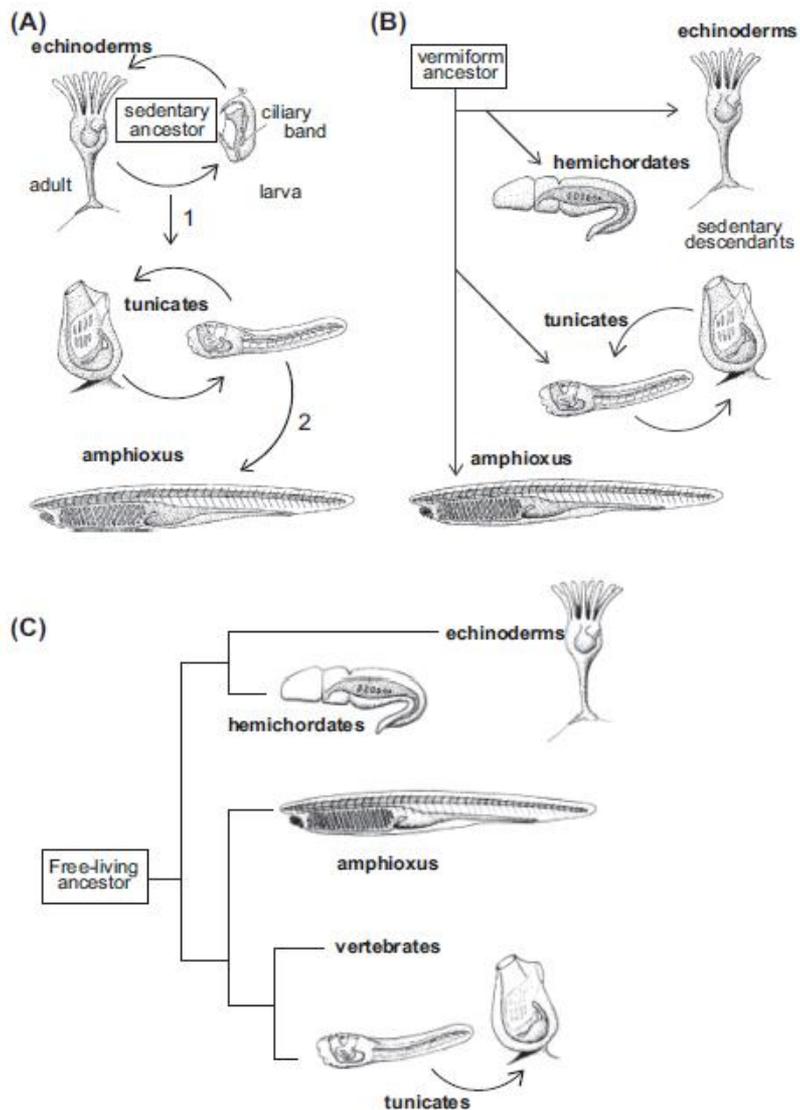
**FIGURE 2.4** Calcichordate hypothesis. (A) A hypothetical larva of primitive echinoderms. (B) Diagram showing changes in the left-right asymmetry in Dexiothetes (echinoderms + chordates) results from dexiothetism—an episode in their ancestry when an animal resembling the recent pterobranch, *Cephalodiscus*, lay right-side downward on the sea floor. (c) Migrate left-right organ pairing. (C) The body plan of the carpoids. (d) Head of the mitrate (dorsal view). (e) Transverse section through b-b in d. (f) Transverse section of the cornuted through c-c in g. (g) Head of the cornuted (dorsal view). In the origin of mitrates, a right pharynx branched from the left pharynx, lifted up the cavity and contents of the right mandibular somite, and faced them into a medial position hanging from the top of the head. *Black* indicates skeleton. (From Jefferies, R.P.S., Brown, N.A., Daley, P.E.J., 1996. *The early phylogeny of chordates and echinoderms and the origin of chordate left-right asymmetry and bilateral symmetry*. *Acta Zoologica (Stockholm)* 77, 101–122.)

- Notocorda antes de Hendiduras Faríngeas?
- Cefalocordados los Deuterostomados más ancestrales?
- Problema General de interpretación de Homologías



**BOX FIGURE 2** Evolution of pharyngeal slits suggested by Gutmann. Pharyngeal slits evolved after the notochord. They could not have arisen before because open slits in the lateral body wall would have disrupted the hydrostatic skeleton by allowing fluid to escape. Slits appear first at the corners of the mouth (left), where they allow filtered water to exit. As they enlarge (middle and right), the body flanks weaken, favoring the evolution of vertical supportive rods between successive pharyngeal slits.





(A) Los adultos ancestrales permanecen sésiles mientras sus larvas móviles evolucionan en dos pasos:

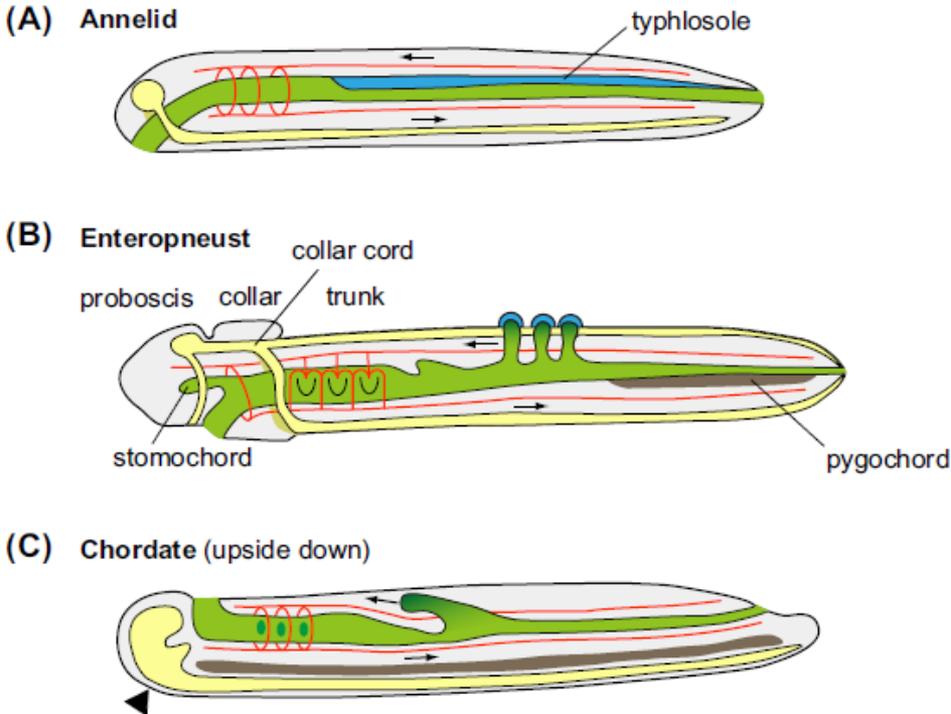
- (1) procordado tipo renacuajo
- (2) forma más avanzada completamente móvil.

(B) Adultos móviles gusanoides (vermiformes) (nadadores o cavícolas)

(C) Ancestro de los deuterostomados forma móvil de vida libre. Ancestro de los Cordados y Vertebrados también

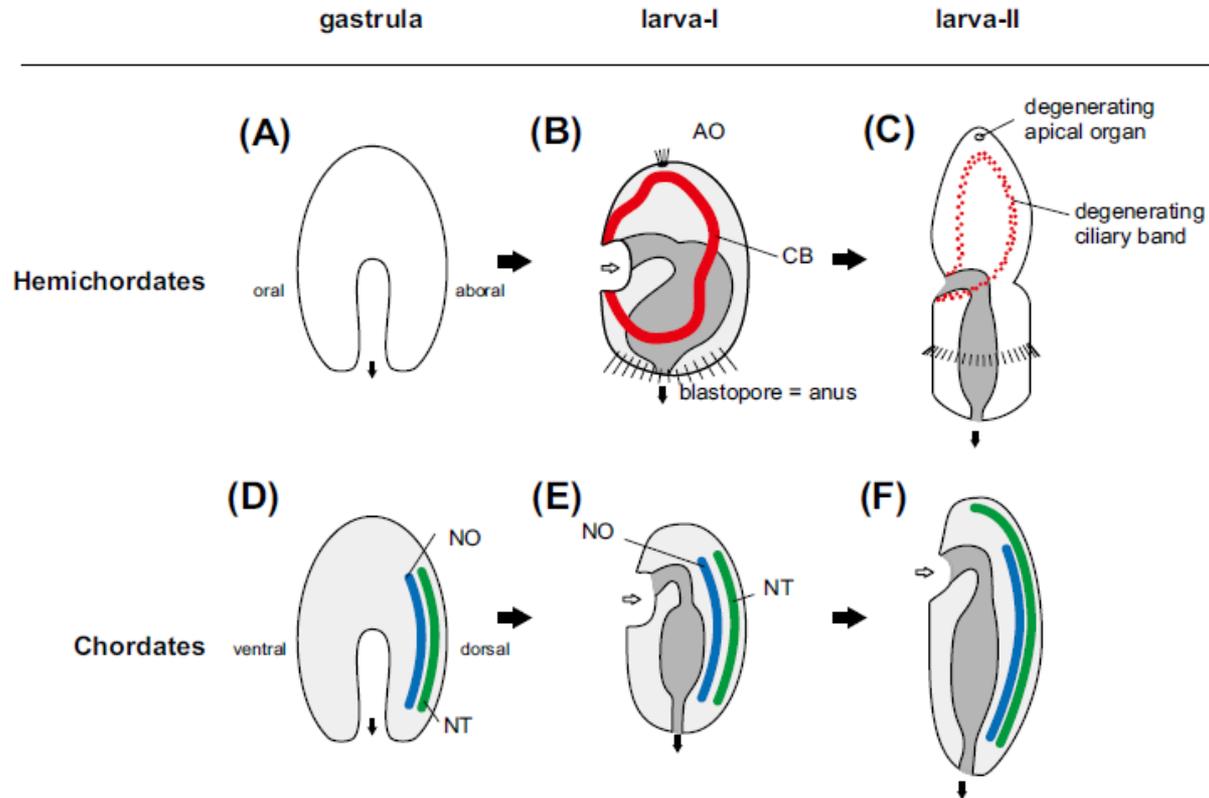
**FIGURE 2.5 A sessile or free-living chordate ancestor.** (A) The origin of advanced chordates, represented here by amphioxus, from a series of sessile ancestors, which is essentially the GBR (Garstang-Berrill-Romer) hypothesis, as expounded variously by Garstang, Berrill, and Romer. Ancestral adults remain sessile whereas their motile larvae evolve progressively in two steps. The first is to (1) a tadpole-like protochordate and then to (2) a more advanced and fully motile form. (From Lacalli, T.C., 2005. Protochordate body plan and the evolutionary role of larvae: old controversies resolved? *Canadian Journal of Zoology* 83, 216–224.) (B) The main alternative to the GBR hypothesis. Throughout the evolutionary sequence, the ancestral adult is assumed to be a motile, somewhat vermiform animal, either swimming or burrowing. A selection of its descendants

Avances en genética del desarrollo reavivó la teoría del anélido invertido: posición de los genes responsables de la formación del eje principal del cuerpo.



**FIGURE 2.6** A modern inversion hypothesis. Comparison of generalized body plans of an annelid (A), an enteropneust (B), and a chordate (C) with the chordate turned upside down. The direction of blood flow (*arrows*) and the relative positions of the gut (*green*), the principal nerve cord (*yellow*), and the chordate notochord/enteropneust pygochord (*brown*) are the same. Likewise, the paired hepatic outpockets in the enteropneust lie in a region comparable to the typhlosole (*blue*) in the annelid and to the liver in the chordate (*dark green*). Note that the proposed homology between the enteropneust stomochord and the chordate notochord has been repeatedly contested. The *arrowhead* indicates the position of the mouth in the putative gastroneurialian ancestor of chordates. Note that the functional mouth of the chordate is a new mouth. (Modified from Nübler-Jung, K., Arendt, D., 1996. *Enteropneusts and chordate evolution. Current Biology* 6, 352–353.)

# Hipótesis de dorsalización aboral

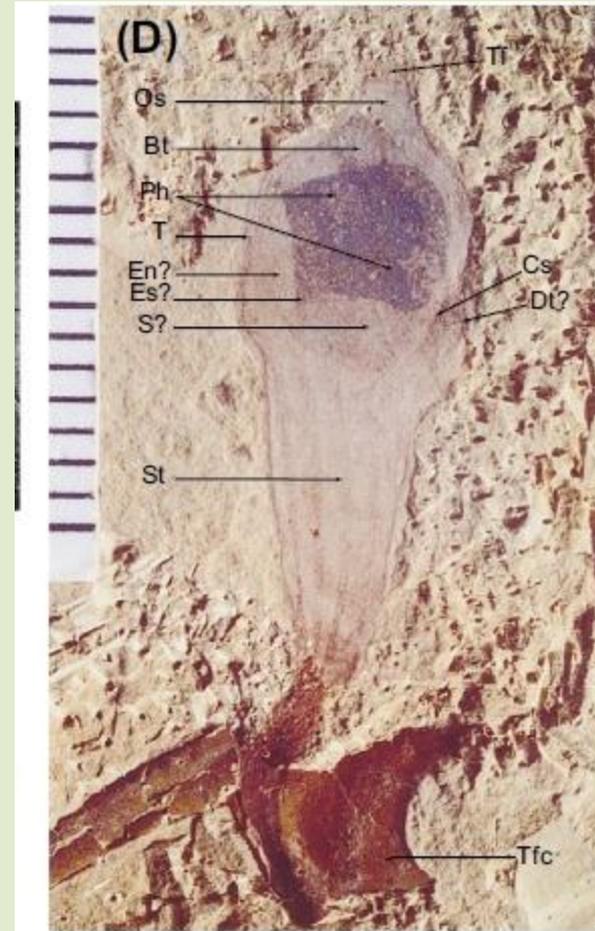
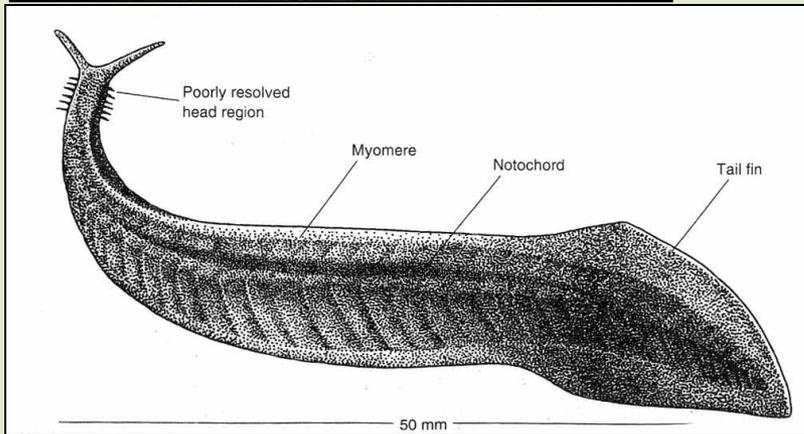


**FIGURE 2.7** Schematic outlining the aboral dorsalization hypothesis. It explains the development of fish-like larvae with a dorsal neural tube and notochord during chordate evolution. Embryogenesis of (A–C) hemichordates and (D–F) chordates. It should be emphasized that the neural tube and notochord formed on the dorsal side of the embryo are completely novel structures without any relationship to the collar cord and stomochord of enteropneust hemichordate juveniles, respectively. *AO*, apical sensory organ; *CB*, ciliary band; *NT*, neural tube; *NO*, notochord. *White arrows* indicate mouth and *black arrows* anus. See the main text for details. (From Satoh, N., 2008. *An aboral-dorsalization hypothesis for chordate origin. Genesis* 46, 614–622.)

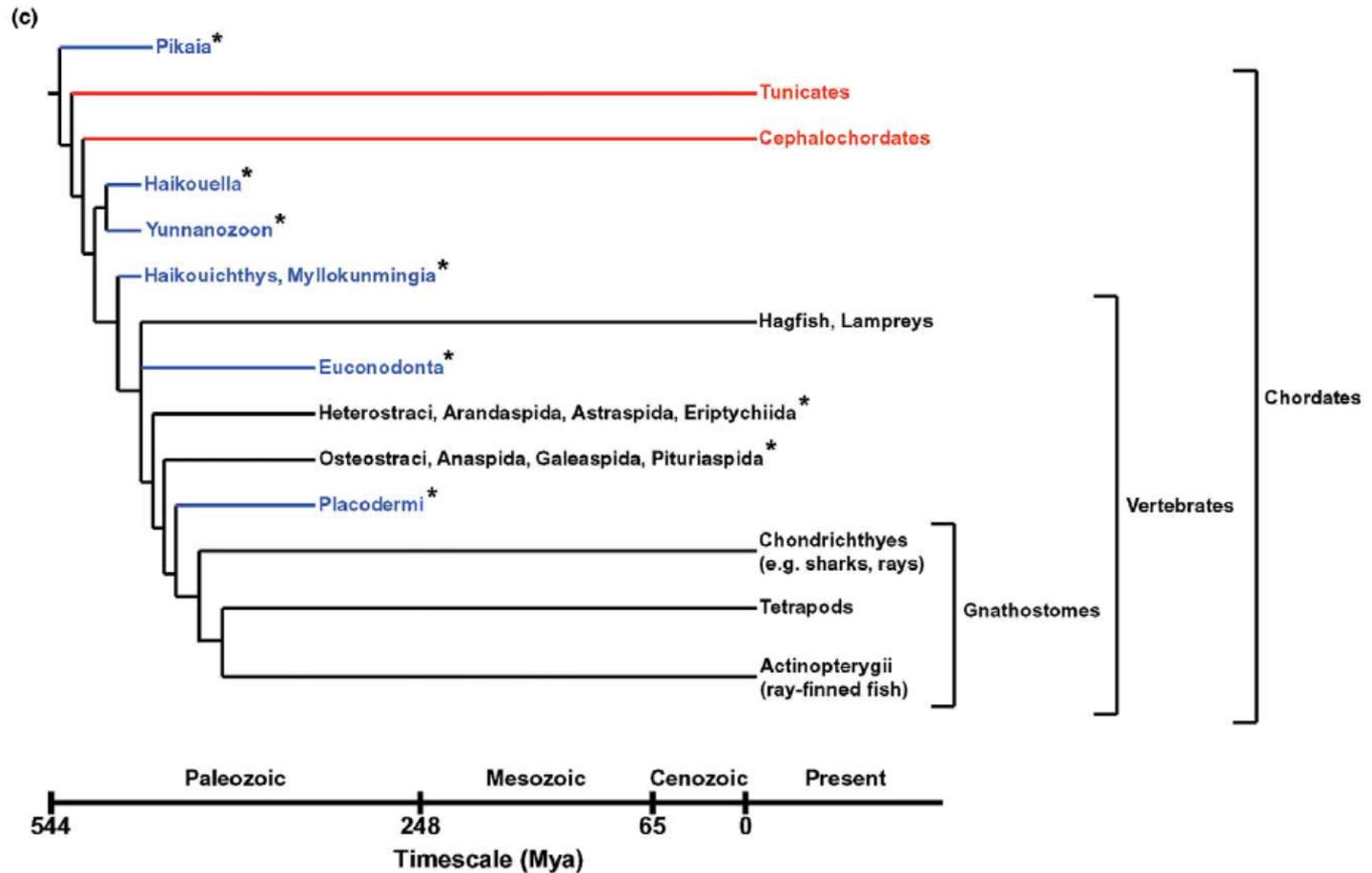
# Ancestros (registro fósil)

*Pikaia* (Burgess)

- **Notocorda**
- **Hendiduras faríngeas**
- **Mytomos**



Ascidiaceae del Cámbrico en China.  
Bt, tentáculos bucales; Cs, sifón cloacal, Dt? Cola degenerada?; Os, sifón oral; En?, endostilo?; Es?, esófago?; Ph, faringe; S?, estómago?; St, tallo; T, tunica;



**Figure 1.** Deuterostome and chordate phylogenies. (a) Consensus view of deuterostome phylogeny. Echinoderms and hemichordates establish the Ambulacraria and represent the sister group of all other living deuterostomes. Within the chordates, tunicates are the sister group of all other chordates. Cephalochordates are the sister group of vertebrates, which include hagfish, lampreys and gnathostomes. Hagfish and lampreys (as the cyclostomes) group together and represent the sister group of the gnathostomes, a phylogenetic position that is still disputed. The tunicate and cephalochordate branches are in red. (b) New deuterostome phylogeny based on recent phylogenetic analyses [24,25]. Echinoderms and hemichordates establish the Ambulacraria and represent the sister group of all other living deuterostomes. Within the chordates, cephalochordates are the sister group of all other chordates and the tunicates are the sister group of the vertebrates, which include hagfish, lampreys and gnathostomes. The cephalochordate and tunicate branches are in red. (c) Phylogeny of living and extinct chordates (based on [21,22]) showing that, for a complete understanding of early vertebrate evolution, paleontological data must be included. Cephalochordates and tunicates are in red and the fossils discussed in the text (*Pikaia*, *Haikouella*, *Yunnanozoon*, *Haikouichthys*, *Myllokunmingia*, the euconodonts and the placoderms) are in blue. Extinct taxa are marked with a '\*'; the branch lengths of extinct taxa mark the time when the corresponding phylum disappeared from the fossil record. See [66] for an alternative opinion on phylogenetic relationships of extinct vertebrate taxa.

